

**Elektrophysiologische und psychophysische
Untersuchung der auditorischen
Bewegungswahrnehmung des Menschen**

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades

**doctor rerum naturalium
(Dr. rer. nat.)**

genehmigt durch die Fakultät für Naturwissenschaften
der Otto-von-Guericke-Universität Magdeburg

von: Dipl.-Ing. Ramona Grzeschik

geb. am 23. Juni 1979 in Magdeburg

Gutachter: apl. Prof. Dr. rer. nat. habil. Michael B. Hoffmann

Prof. Dr. Stefan Debener

eingereicht am: 14. Mai 2013

verteidigt am: 29. Oktober 2013

Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die von mir eingereichte Dissertation zum dem Thema

Elektrophysiologische und psychophysische Untersuchung der auditorischen
Bewegungswahrnehmung des Menschen

selbständig verfasst, nicht schon als Dissertation verwendet habe und die benutzten Hilfsmittel und Quellen vollständig angegeben wurden.

Weiterhin erkläre ich, dass ich weder diese noch eine andere Arbeit zur Erlangung des akademischen Grades doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.) an anderen Einrichtungen eingereicht habe.

Magdeburg, den 14. Mai 2013

Ramona Grzeschik

Inhaltsverzeichnis

| | |
|------------------------------------------------------------------------|-----------|
| Zusammenfassung | 1 |
| Abstract | 3 |
| Einleitung | 5 |
| 1 Grundlagen und Zielstellung | 7 |
| 1.1 Verarbeitung auditorischer Informationen im Gehirn | 7 |
| 1.1.1 Die Hörbahn: vom Innenohr zum auditorischen Kortex | 7 |
| 1.1.2 Richtungshören | 10 |
| 1.2 Methodische Grundlagen | 15 |
| 1.2.1 Die Elektroenzephalographie (EEG) | 15 |
| 1.2.2 Virtuelle auditorische Realität | 21 |
| 1.2.3 Die Psychophysik in der Wahrnehmungsforschung | 23 |
| 1.3 Ziele dieser Arbeit | 29 |
| 2 Allgemeine Methodik | 31 |
| 2.1 Probanden | 31 |
| 2.2 Reize | 32 |
| 2.3 EEG Messungen | 34 |
| 2.4 Psychoakustische Vormessungen | 34 |
| 2.5 Versuchsaufbau EEG | 34 |
| 2.6 Datenanalyse | 35 |
| 2.6.1 Vorbereitung der Rohdaten mit BrainVision Analyzer 2.0 | 35 |
| 2.6.2 Bearbeitung der Daten mit Igor Pro V6.1 | 36 |

| | | |
|----------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| 2.7 | Statistik | 36 |
| 2.7.1 | Prüfung der Signifikanz der AEP-Komponenten | 36 |
| 2.7.2 | Einzelgipfelanalyse | 36 |
| 2.8 | Psychoakustische Experimente | 37 |
| 3 | Experimenteller Teil | 39 |
| 3.1 | Bewegungsbeginn-AEP und Einfluss der Vorgeschichte - Experiment 1 . . . | 41 |
| 3.1.1 | Methoden | 41 |
| 3.1.2 | Ergebnisse | 43 |
| 3.1.3 | Diskussion | 48 |
| 3.2 | Einfluss der Bewegungsrichtung der Vorgeschichte auf Bewegungsbeginn- AEPs - Experiment 2 | 50 |
| 3.2.1 | Methoden | 51 |
| 3.2.2 | Ergebnisse | 53 |
| 3.2.3 | Diskussion | 56 |
| 3.3 | Einfluss von Reizähnlichkeit auf das Bewegungspotential - Experimente 3 bis 5 | 57 |
| 3.3.1 | Experiment 3 | 57 |
| 3.3.2 | Experiment 4 | 62 |
| 3.3.3 | Experiment 5 | 67 |
| 3.3.4 | Diskussion der Experimente 3 bis 5 | 71 |
| 3.4 | Ermittlung von Richtungsspezifität mit einem optimierten Design - Expe- rimente 6 und 7 | 72 |
| 3.4.1 | Experiment 6 | 73 |
| 3.4.2 | Experiment 7 | 79 |
| 3.4.3 | Diskussion der Experimente 6 und 7 | 84 |
| 3.5 | Psychoakustik: Experiment 1 | 87 |
| 3.5.1 | Methoden | 87 |
| 3.5.2 | Ergebnisse | 88 |
| 3.5.3 | Diskussion | 88 |
| 3.6 | Psychoakustik: Experiment 2 - mit visueller Rückmeldung | 89 |

| | | |
|----------|----------------------------------------------------------------|------------|
| 3.6.1 | Methoden | 90 |
| 3.6.2 | Ergebnisse | 90 |
| 3.6.3 | Diskussion | 91 |
| 4 | Allgemeine Diskussion | 93 |
| 4.1 | Die Ergebnisse in der Diskussion | 93 |
| 4.1.1 | Der AEP-Komplex cN1-cP2 | 94 |
| 4.1.2 | Die cN1 Komponente des Bewegungsbeginn-AEPs | 95 |
| 4.1.3 | Die cP2 Komponente des Bewegungsbeginn-AEPs | 96 |
| 4.1.4 | Weitere Einflussfaktoren auf das Bewegungsbeginn-AEP | 96 |
| 4.2 | Adaptation der Bewegungswahrnehmung beim Menschen | 101 |
| 4.3 | Anatomie des bewegten Richtungshörens | 102 |
| 4.3.1 | Vögel | 103 |
| 4.3.2 | Säugetiere | 103 |
| 4.3.3 | Primaten | 104 |
| 4.3.4 | Mensch | 105 |
| 4.4 | Fazit und Ausblick | 107 |
| | Literaturverzeichnis | 109 |
| | Abbildungsverzeichnis | 122 |
| | Tabellenverzeichnis | 123 |
| | Verzeichnis der Abkürzungen und Fachbegriffe | 125 |

Zusammenfassung

Die Fähigkeit wahrzunehmen, wohin sich ein Objekt bewegt, ist von fundamentaler Bedeutung für unsere Interaktion mit der Umwelt. Die Detektion bewegter Objekte und die Bestimmung derer Bewegungsrichtung wird durch spezialisierte Neuronen, den sogenannten Bewegungsdetektoren, ermöglicht. Diese zeichnen sich durch die Richtungsspezifität ihrer Antworten aus. Sie antworten also stärker auf Reize, die sich in Vorzugsrichtung des Detektors bewegen, als auf Reize, die sich in eine andere Richtung bewegen. Nach einer Adaptation mit der bevorzugten Richtung fällt die Antwort geringer aus als auf eine nicht-bevorzugte Richtung. Während elektrophysiologische und psychophysische Untersuchungen zur Adaptation des Bewegungssehens des Menschen wesentliche Einblicke in die Bewegungswahrnehmung erbracht haben, ist das Instrument der Bewegungsadaptation für die Untersuchung des Bewegungshörens bislang ignoriert worden.

Im Rahmen dieser Arbeit wurden EEG-Experimente an Normalprobanden durchgeführt, um die Richtungsspezifität von auditorischer Bewegung zu untersuchen. Dafür wurden Adaptationsparadigmen verwendet. Die Ergebnisse zeigten, dass die Ausprägung des auditorisch evozierten Potentials auf Bewegung (Bewegungsbeginn-AEP) entscheidend von der Vorgeschichte vor dem Testreiz abhängt, wobei sich Adaptations- und Gewöhnungseffekte hierbei zu überlagern scheinen. Des Weiteren wurde nachgewiesen, dass das Bewegungsbeginn-AEP sowohl bewegungs- als auch richtungsspezifisch von der Bewegungsvorgeschichte abhängt. Letzteres zeigte sich insbesondere durch eine Reduktion der Antwort an der cN1 Amplitude. Um den Einfluss der Vorgeschichte auf die Bewegungswahrnehmung genauer zu differenzieren, wurden zusätzlich psychoakustische Experimente durchgeführt. Dabei zeigte sich, dass es Probanden prinzipiell möglich ist, Reizvarianten von weißem Gaußschem Rauschen zu unterscheiden. Repetitive Reize mit denselben Reizvarianten könnten also möglicherweise Gewöhnungseffekte auslösen.

Zusammenfassend wurde in dieser Arbeit ein Einfluss der Vorgeschichte auf das Bewegungspotential belegt. Insbesondere wurde der Nachweis erbracht, dass die cN1 ein Kandidat für ein elektrophysiologisches Korrelat auditorischer Bewegungsdetektoren ist.

Abstract

The perception of a moving object is of fundamental importance for our interaction with the environment. The detection of motion and specifically its direction is provided by special neurons. These *motion detectors* are characterised by a direction-specificity, i.e., they show a stronger response for a preferred direction than for a non-preferred direction. After adaptation with the preferred motion direction the response will be weaker to the same direction than to any other directions. Since adaptation paradigms are well established in electrophysical (EEG) and psychophysical studies investigating motion perception in vision, motion-adaptation as a tool to investigate the neural substrates of auditory motion perception has been ignored so far.

In the present thesis, the direction-specificity of auditory motion was investigated using an adaptation paradigm in several EEG experiments with normal participants. The results demonstrated that the motion-onset AEP (auditory evoked potentials) depends on motion history both motion- and direction-specifically. The latter is characterised by a reduction of the cN1 amplitude. Further, other aspects of the motion history, such as habituation effects or long-term adaptation, are likely to influence the motion-onset AEP. To quantify these effects on motion perception, psychoacoustical experiments were performed additionally. The results reveal that in principle a distinction of Gaussian white noise samples is not impossible. They therefore underline that habituation to repeated noise samples might be possible.

In conclusion, the influence of motion history on the motion-onset-potential was demonstrated. Specifically the cN1 represents a candidate for an electrophysical correlate of auditory motion detectors.

Einleitung

Bewegungswahrnehmung, sowohl visuell als auch auditorisch, ist eine bedeutende sensorische Fähigkeit des Menschen, um seine Umgebung wahrzunehmen und sich in ihr zu bewegen. Im Gegensatz zu der auditorischen Sensorik sind die kortikalen Mechanismen der Bewegungswahrnehmung von Objekten im Visuellen weitestgehend untersucht worden. Speziell bei der auditorischen Bewegungswahrnehmung geht es darum, eine Geräuschquelle zu lokalisieren und die Bewegungsrichtung und -geschwindigkeit zu erkennen. Hinweisreize, wie Lautstärkeänderung (engl. interaural level/intensity differences - ILD/IID) und zeitlicher Verlauf des akustischen Reizes (engl. interaural time differences - ITD), sind bekannte Größen, die bei der Bewegungswahrnehmung eine wichtige Rolle spielen. Unbekannt hingegen sind die neuronalen Mechanismen, die dieser Bewegungsverarbeitung zugrunde liegen. Eine Reihe von Studien wurde durchgeführt, um diese Verarbeitung zu untersuchen. Mit fMRT-Messungen (Griffiths et al., 1998; Baumgart, Gaschler-Markefski, Woldorff, Heinze & Scheich, 1999; Lewis, Beauchamp & DeYoe, 2000; Bremmer et al., 2001; Warren, Zielinski, Green, Rauschecker & Griffiths, 2002), Untersuchungen von Läsionspatienten (Griffiths et al., 1996; Clarke et al., 2002; Ducommun et al., 2004) und Verhaltensexperimenten (Grantham, 1986, 1997; Getzmann, 2008) wurden beim Menschen grundlegende erste Erkenntnisse erzielt. Des Weiteren gab die elektrophysiologische Untersuchung von Tieren über die allgemeinen neuronalen Mechanismen Aufschluss (Spitzer & Semple, 1991; Ahissar, Ahissar, Bergman & Vaadia, 1992; Moiseff & Hare-sign, 1992; Toronchuk, Stumpf & Cynader, 1992). Um insbesondere zeitliche Abläufe der Bewegungswahrnehmung beim Menschen zu untersuchen, bietet sich die Messung von Auditorisch Evozierten Potentialen (AEPs) zu Beginn einer präsentierten Bewegung an (Bewegungsbeginn-AEP). Es wurden schon einige Studien durchgeführt, die dieses Bewegungsbeginn-AEP direkt nach einer Darbietung eines stationären Reizes untersucht haben. Sie alle zeigen eine AEP-Antwort, welche durch eine frontozentrale Antwort um 140 ms („change N1“, cN1) und 230 ms („change P2“, cP2) nach Bewegungsbeginn gekennzeichnet ist (Ducommun et al., 2002; Krumbholz, Hewson-Stoate & Schonwiesner, 2007; Getzmann, 2009; Getzmann & Lewald, 2010a, 2012). Bei all diesen Ergebnissen gilt es zu

beachten, dass eine Reihe verschiedener Mechanismen zu den gefundenen AEPs beitragen können. Neben der Erkennung von Bewegung spielt die Lautstärkeänderung oder die räumliche Änderung des akustischen Objektes eine bedeutende Rolle. Somit kann angenommen werden, dass eine Vielzahl von Generatoren zu den AEPs beitragen.

Die Untersuchung von Bewegungswahrnehmung setzt die Erkennung von Signalen sogenannter Bewegungsdetektoren voraus. Diese können durch ihre besondere Eigenschaft, der Richtungsspezifität, erkannt werden (Borst & Egelhaaf, 1989; Wagner et al., 1997). Eine Zelle mit diesen Eigenschaften wird stärker antworten, wenn ihr eine Bewegungsrichtung präsentiert wird, auf die ihr Detektor „programmiert“ ist, als auf eine andere Bewegungsrichtung [Überblick zur visuellen Bewegungsdetektion (DeYoe & Van Essen, 1988)]. Da mittels EEG aber zumeist Massenableitungen gemessen werden, ist das Erkennen solcher Detektoren weitaus schwieriger. Mit Hilfe der richtungsspezifischen Bewegungsadaptation kann man diesem Problem entgegenwirken. Wenn Bewegungsadaptatoren vorhanden sind, wird die Antwort auf eine adaptierte Bewegungsrichtung schwächer ausfallen als auf eine nicht adaptierte Bewegungsrichtung, beispielsweise der entgegengesetzten Bewegungsrichtung. In der visuellen Bewegungsdetektion ist diese Methode bereits erfolgreich auf das Visuelle Evozierte Potential zu Bewegungsbeginn (Bewegungsbeginn-VEP) angewendet worden, um die neuronalen Mechanismen der visuellen Bewegungswahrnehmung zu untersuchen (Bach & Ullrich, 1994; Hoffmann et al., 1999; Bach & Hoffmann, 2000; Hoffmann et al., 2001; Hoffmann & Bach, 2002; Maurer & Bach, 2003; Heinrich et al., 2004; Lorteije et al., 2007, 2008).

Das steigende Interesse an der Untersuchung der auditorischen Bewegungswahrnehmung wirft die Frage auf, ob sich die auditorische Bewegungsadaptation in ähnlicher Weise auf das AEP auswirkt wie auf das VEP. In der Bewegungswahrnehmung konnten schon ähnliche Adaptationseigenschaften für auditorische (Dong et al., 2000; Grantham, 1998; Neelon & Jenison, 2003, 2004) und visuelle [Überblick (Mather et al., 1998)] Bewegungsadaptation beim Menschen beobachtet werden. Des Weiteren scheint sich die Adaptation in beiden Sinnesmodalitäten innerhalb kurzer Zeit einzustellen [auditorisch: (Neelon & Jenison, 2004), visuell: (Hoffmann et al., 1999; Bex et al., 1999)]. Insgesamt steht fest, dass die Adaptation auf Bewegung eine wichtige Rolle bei der Bewegungswahrnehmung und -verarbeitung spielt. Das Ziel dieser Arbeit ist es, mit Hilfe dieses Ansatzes dem Verständnis der auditorischen Bewegungswahrnehmung, insbesondere deren neuronaler Mechanismen, ein Stück näher zu kommen.

Kapitel 1

Grundlagen und Zielstellung

Dieses Kapitel widmet sich zunächst den physiologischen Grundlagen der auditorischen Reizverarbeitung und den relevanten methodischen Grundlagen. Abschließend werden die Fragestellungen der vorliegenden Arbeit dargestellt.

1.1 Verarbeitung auditorischer Informationen im Gehirn

Zunächst werden die anatomischen Grundlagen des Hörens erläutert, gefolgt von der näheren Beschreibung des Richtungshörens, welches dem Menschen ermöglicht, Lokalisation und Bewegungsrichtung eines entfernten akustischen Reizes zu bestimmen.

1.1.1 Die Hörbahn: vom Innenohr zum auditorischen Kortex

Die Hörbahn als Teil des Hörsystems verbindet die Ohren als periphere Organe mit der primären und sekundären Hörrinde als Orte der Reizverarbeitung (siehe Abbildung 1.1). Die akustischen Reize treffen als Schallwellen auf die Ohrmuschel und werden wie in einem Trichter über den Gehörgang zum Trommelfell geleitet. Von dort aus senden die Gehörknöchelchen die Signale durch das Mittelohr in Richtung Innenohr, wo sich die mit Lymphflüssigkeit gefüllte, aus drei Kammern bestehende, Cochlea („Schnecke“) befindet. Auf der Basilarmembran im Inneren der Cochlea ist das Corti'sche Organ mit den Haarzellen, den Sinneszellen des Ohres, angeordnet. Sie sind in innere (ca. 3.000 Stück, in Richtung Drehachse der Cochlea weisend) und äußere (ca. 13.000 Stück) Haarzellen aufgeteilt. Die inneren Haarzellen stellen etwa 95% der Hörnervenfasern, da von ihnen mehrere Fasern abgehen (Divergenz), wohingegen mehrere äußere Haarzellen auf eine

Hörnervenfaser konvergieren (Pollmann, 2008, S. 62-64).

Die von der Cochlea ausgehenden Hörnervenfaser leiten ihre Impulse zu den sich in der Medulla oblongata befindlichen Nuclei cochleares in tonotoper Organisation (Gliederung nach Tonhöhe bzw. Tonfrequenz), entsprechend der afferenten Fasern aus den Schneckenwindungen. Vom anterioren Teil des Ncl. cochlearis zieht ein geringer Teil der Hörnervenfaser auf der ipsilateralen Seite nach dorsal, während der größte Teil als Faserbündel nach kontralateral zieht. Dieses Faserbündel passiert als Lemniscus lateralis weitere Kerne und wird dort mit kreuzenden Fasern erneut verschaltet, um danach mit den noch unverschalteten Fasern weiter in Richtung Colliculi inferiores zu ziehen. Von hier aus kreuzt ein Teil der Fasern in ipsilateraler Richtung, ein anderer Teil zieht weiter zum Corpus geniculatum mediale, einem Kern des Thalamus. Hier werden die Fasern erneut verschaltet, um dann als Hörstrahlung zur primären Hörrinde zu ziehen. Bemerkenswerterweise wird die tonotope Organisation während der gesamten Weiterleitung von der Cochlea zur primären Hörrinde beibehalten, wodurch somit die Grundlage für das Erkennen unterschiedlicher Frequenzen gelegt wird. Da an mehreren Stellen der Hörbahn Teile der ursprünglich gekreuzten Fasern aus dem Lemniscus lateralis wieder zurück nach ipsilateral kreuzen, erhält die primäre Hörrinde Informationen aus beiden Cochleae. Eine einseitige Schädigung der Hörbahn führt somit nicht zum kompletten einseitigen Hörverlust (Trepel, 2004, S. 228).

Die primäre Hörrinde befindet sich im dorsalen Bereich des Temporallappens und wird aus den querliegenden Gyri temporales transversi, oder auch Heschl-Querwindungen, gebildet. Sie wird als auditorischer Kortex bezeichnet und nimmt das Areal 41 nach Brodmann ein (Greenstein & Greenstein, 1999). Auch hier besteht die tonotope Anordnung fort, wobei tiefe Frequenzen eher anterolateral und hohe Frequenzen eher posteromedial verarbeitet werden. Als primäres Projektionsziel der Hörbahn ist sie für die Bewusstwerdung eines auditorischen Reizes verantwortlich, nicht aber für dessen Interpretation. Das bedeutet, dass hiermit nur Laute oder Lautmuster wahrgenommen werden können, niemals aber Melodien oder Wörter. Deren Verarbeitung erfolgt erst danach in der sekundären Hörrinde (Trepel, 2004, S. 229).

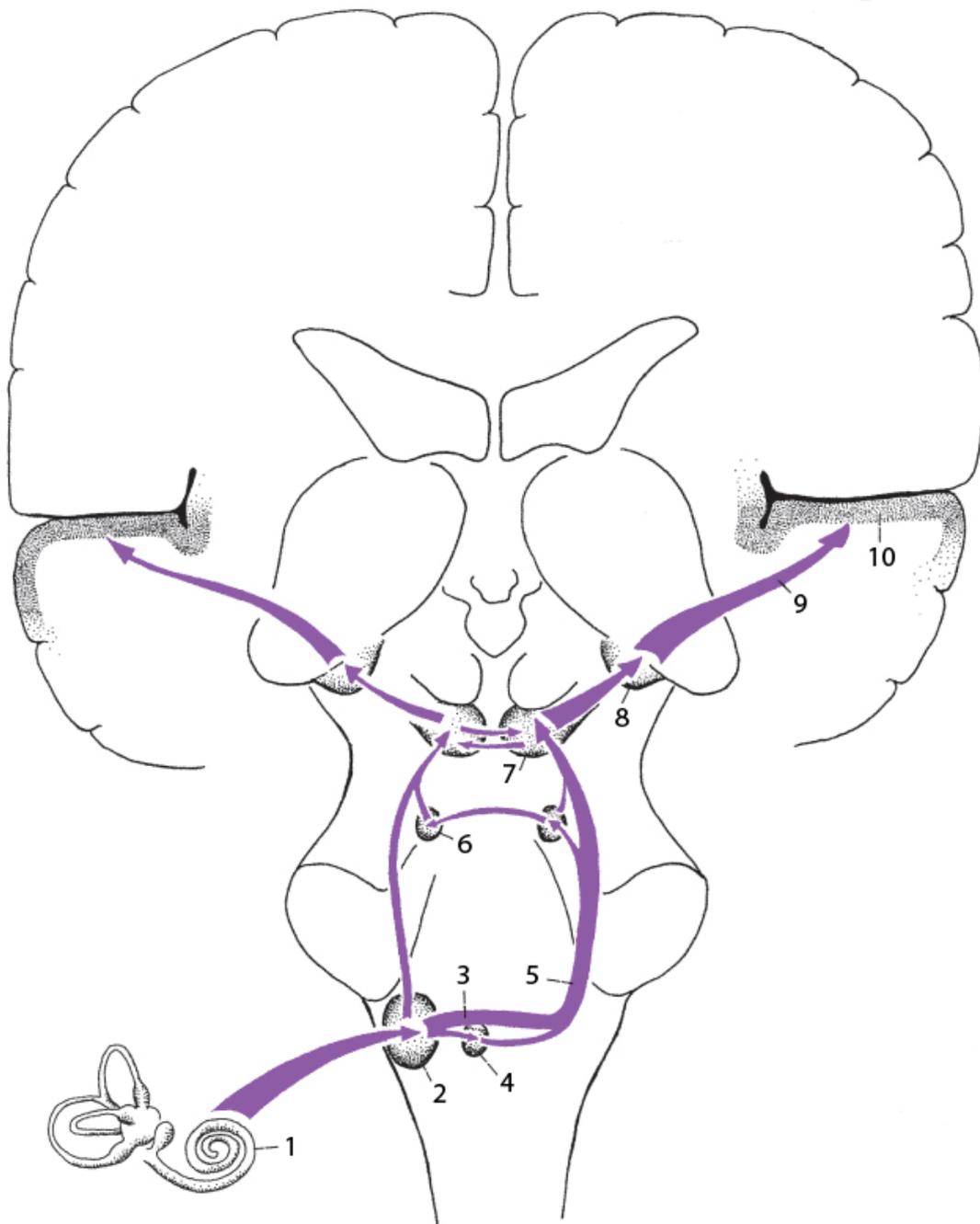


Abbildung 1.1: Darstellung der Hörbahn für eine Seite: 1. Cochlea, 2. Ncll. cochleares, 3. Corpus trapezoideum, 4. Ncll. olivares superiores & Ncl. corporis trapezoidei, 5. Lemniscus lateralis, 6. Ncll. lemnisci lateralis, 7. Colliculus inferior, 8. Corpus geniculatum mediale (Teil des Thalamus), 9. Hörstrahlung, 10. primäre Hörrinde (Trepel, 2004).

1.1.2 Richtungshören

Das Richtungshören wird u.A. durch die Konvergenz der Hörinformation beider Seiten ermöglicht. Sie erfolgt bereits auf Hirnstammebene in den Nuclei olivaris superiores (obere Olivenkerne), einem Kernkomplex im Medulla oblongata. Die Neuronen der Olivenkerne sind an der Lokalisation von Schallquellen beteiligt, indem sie Laufzeit- und Pegelunterschiede (ITD und ILD) zwischen beiden Ohren verarbeiten.

Laufzeitunterschiede - ITD

Laufzeitunterschiede (engl. interaural time differences - ITD) stellen einen Hinweis für das Richtungshören dar. Wird dem Hörer ein Ton von der Seite präsentiert, so trifft der Schall das der Schallquelle näher gelegene Ohr früher als das entferntere Ohr. Da der Ton um den Kopf herum „wandert“ tritt eine zeitliche Verzögerung ein, welche maximal bei ca. $700\ \mu\text{s}$ liegen kann. Je zentraler der Ton präsentiert wird, desto geringer ist die Laufzeitverzögerung. So ist es möglich, eine Verzögerung von $10\ \mu\text{s}$ wahrzunehmen, was nur wenigen Grad entspricht. Die Verarbeitung dieses Hinweisreizes erfolgt in der medialen oberen Olive (engl. medial superior olive - MSO). Trifft der Ton auf das Ohr auf, so wird der Schall über die Haarzellen zu einem Impuls umgewandelt, welcher über den Hirnnerven VIII (Nervus vestibulocochlearis) und den Schneckenkern (Nucleus cochleares) zur medialen oberen Olive gesendet wird. Der selbe Ton löst diese Abfolge auch für das andere Ohr aus. In der MSO sind die Enden der Axone von Neuronen des kontralateralen anteroventralen Schneckenkerns über eine Fläche verteilt. Sobald die Aktionspotentiale in diesem Zielkern ausgelöst werden, rufen sie exzitatorische synaptische Potentiale in nachfolgenden Zellen hervor. Die Exzitation von nur einem Ohr reicht nicht aus, um ein Neuron in der MSO anzuregen. Für Neurone an bestimmten Stellen dieses Kerns ist eine gegebene Verzögerung bei der akustischen Stimulation eines Ohres genau abgestimmt mit der Übertragung des akustischen Signals von dem anderen Ohr. Somit werden diese Zellen erst dann angeregt, wenn sie simultan exzitatorische Eingangssignale von beiden Ohren empfangen. Die Anordnung dieser Zellen in der MSO stellt somit eine abgestufte Repräsentation von unterschiedlichen ITDs dar. Dieser Kern beinhaltet sozusagen eine Landkarte der Positionen von Tonquellen entlang des Azimuts (Hudspeth, 2000).

Pegelunterschiede - ILD

Ein weiterer bedeutender Hinweis für das Richtungshören ist das Erkennen von Unterschieden in der Lautstärke eines wahrgenommenen Tons (engl. interaural level/intensity

differences - ILD/IID). Da der Kopf eine gewisse Geräuschabsorption verursacht, wird der Ton mit dem Ohr lauter wahrgenommen, welches sich näher an der Geräuschquelle befindet als mit dem anderen Ohr. Die Verarbeitung dieser Informationen erfolgt in der lateralen oberen Olive (lateral superior olive - LSO). Sie empfängt Signale aus beiden Schneckenkernen, wobei ipsilaterale Projektionen direkt ankommen und kontralaterale durch den Trapezkörperkern (Nucleus corporis trapezoide) geleitet werden. Beide Eingänge arbeiten für gewöhnlich entgegengesetzt. Ein bestimmtes Neuron in der LSO antwortet am besten, wenn die Intensität eines Tons, der auf einer Seite des Körpers auftritt, stärker ist als der Ton, der auf der anderen Seite auftritt. Wie auch bei den ITDs, muss die LSO Informationen von beiden Ohren empfangen, eines exzitatorisch (ipsilateral) und eines inhibitorisch (kontralateral), da sie bilateral angeregt wird. Die LSO ist in der Art tonotop organisiert, dass das neuronale Aktivierungsmuster die Pegelunterschiede zwischen beiden Ohren in allen hörbaren Frequenzen repräsentiert (Hudspeth, 2000; Tollin, 2003).

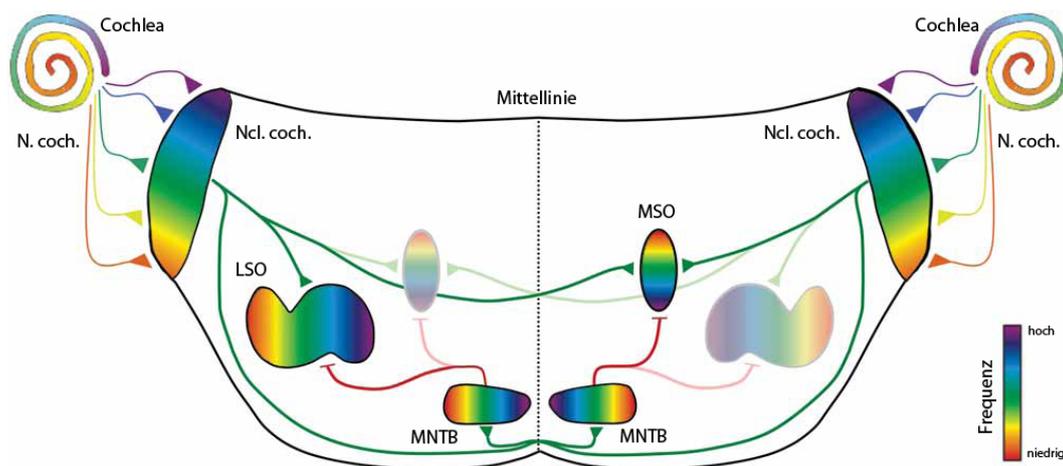


Abbildung 1.2: Schematische Darstellung der primären auditorischen Tonlokalisation und ihrer Verschaltung bei Säugetieren. Für die Übersichtlichkeit wurde pro Seite nur die laterale obere Olive (LSO) oder die mediale obere Olive (MSO) klar dargestellt. Exzitatorische Verbindungen sind in dunkelgrün abgebildet, inhibitorische in rot. N. coch., Hörnerv; Ncl. coch., Schneckenkern; MNTB, medialer Kern des Trapezkörpers (engl. Medial Nucleus of Trapezoid Body). Darstellung in Anlehnung an (Kandler et al., 2009).

ILD und ITD liefern zwei Möglichkeiten, eine Geräuschquelle zu lokalisieren. Sie ergänzen sich gegenseitig, da ITDs meist bei relativ niedrig-frequenten Reizen anschlagen, wobei ILDs ein breiteres Frequenzspektrum ansprechen und zumeist ab 1,6 kHz verwendet werden. Dabei muss angemerkt werden, dass sich die ITDs in zwei Untergruppen aufteilen lassen: Unterschiede in der Trägerfrequenz (unter 1,6 kHz) und Unterschiede in der Einhül-

lenden. Während ITDs am bedeutendsten unter 1,5 Hz sind, können zeitliche Unterschiede bei Einhüllenden mit einer Trägerfrequenz über 1,6 Hz einen Einfluss auf die Lokalisierung ausüben (Blauert, 1997). Eine vereinfachte Übersicht wird in Abbildung 1.3 gegeben.

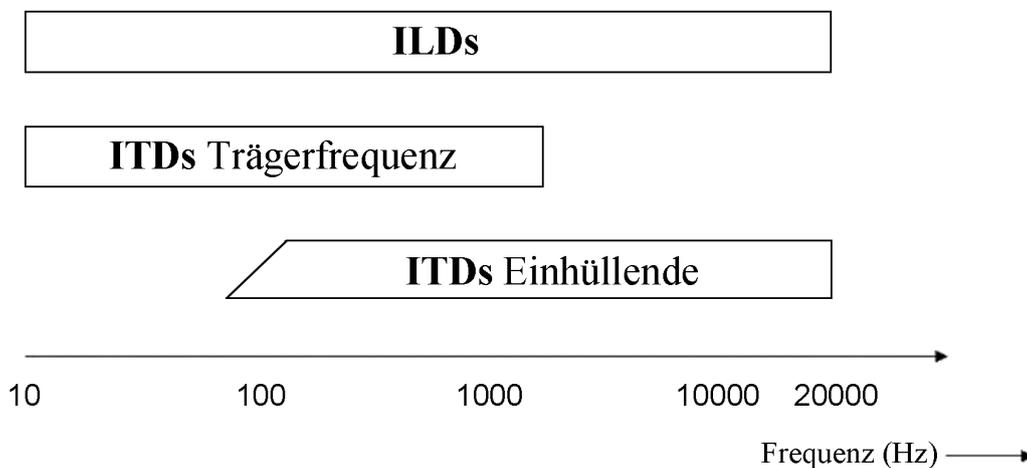
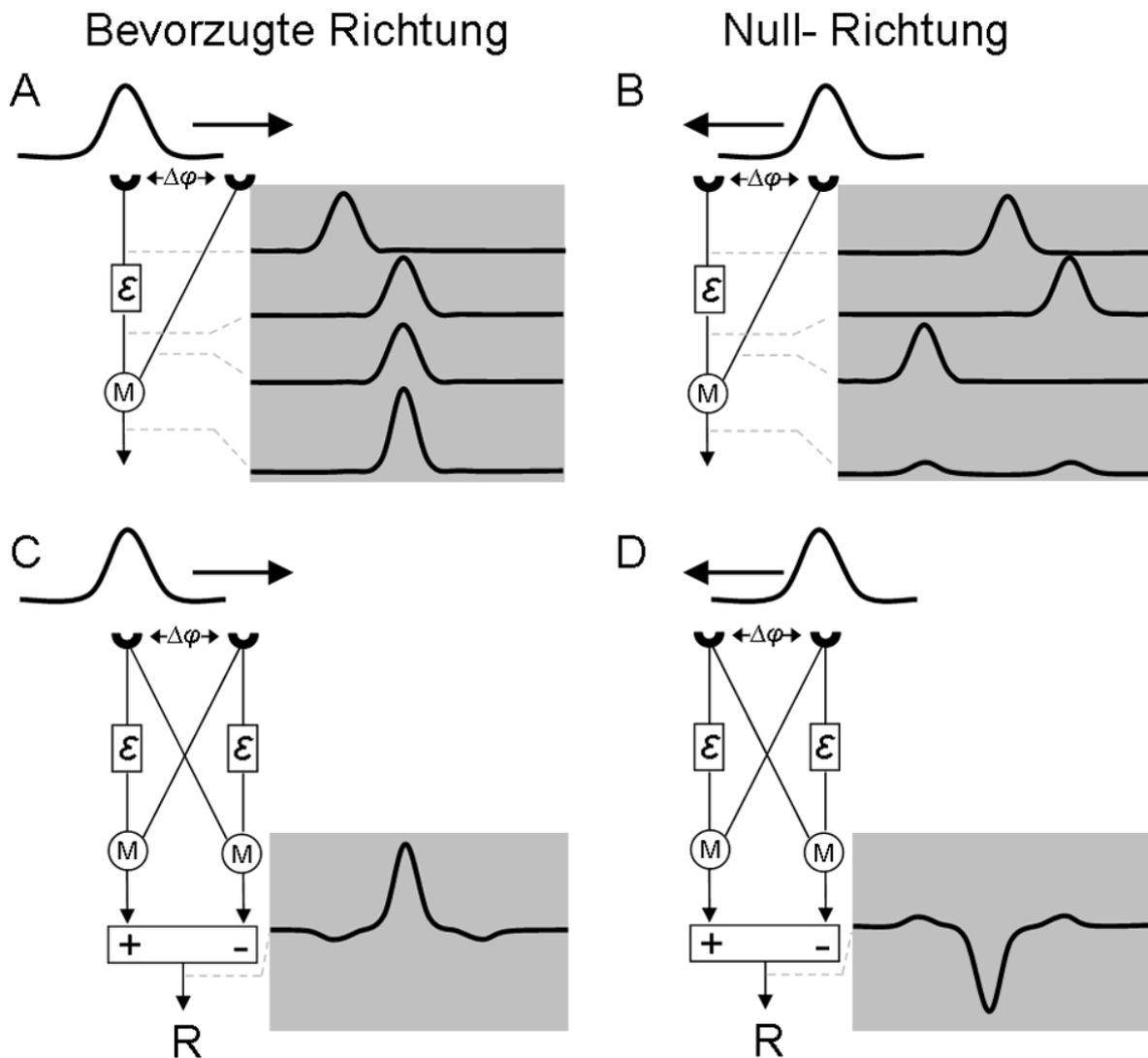


Abbildung 1.3: *Frequenzbereich, in dem die primären Hinweisreize ILD und ITD verwendet werden. Obwohl ILDs auch im niedrigeren Frequenzbereich wirken, kommen hier zumeist ITDs zum Einsatz [nach Blauert (1997)].*

Bewegungsdetektoren

Um Bewegungsverarbeitung zu untersuchen, ist es von Bedeutung, Signale von sogenannten *Bewegungsdetektoren* zu identifizieren. Bewegungsdetektoren sind richtungsspezifische Zellen, die nur auf eine bestimmte Bewegungsrichtung „programmiert“ sind, ihre Antworten somit eine gewisse *Richtungsspezifität* aufweisen (Borst & Egelhaaf, 1989; Wagner et al., 1997). Dafür müssen sie mindestens zwei Eingänge besitzen, welche nicht-linear miteinander interagieren. Diese Anordnung lässt sich in einer Reihe von Modellen beschreiben. Dabei werden in der visuellen Sinnesmodalität zwei Modellgruppen unterschieden: (1) Gradientenmodelle und (2) Korrelationsmodelle. (1) Hier wird die lokale Bewegung abgeschätzt, indem simultan gemessene räumliche und zeitliche Änderungen der Lichtintensität eines bewegten Bildes miteinander verknüpft werden. Dieses Modell entstammt der Computer unterstützten Bilderkennung und wurde erst später auf die biologische Bewegungserkennung angewandt. (2) Das Korrelationsmodell hingegen entstand aus der Verhaltensforschung an Insekten und konnte später erfolgreich auf alle Wirbeltiere, einschließlich den Menschen, angewandt werden. Hierfür wird eine raum-zeitliche Kreuzkorrelation von entsprechend gefilterten Signalen ausgewertet, welche von zwei Orten der Retina stammen (Borst & Egelhaaf, 1989).



$$R = x_1(t-\epsilon) * x_2(t) - x_1(t) * x_2(t-\epsilon)$$

Abbildung 1.4: Reichardt-Detektor: Dieser Detektor besteht aus zwei spiegelsymmetrischen Untereinheiten. In vereinfachter Form wird davon ausgegangen, dass die Eingangssignale an den Untereinheiten durch Lichtsignale gegeben sind, welche an zwei unterschiedlichen Orten im Raum gemessen werden. Wenn das Eingangssignal die Untereinheiten passiert, werden diese nacheinander mit einer zeitlichen Verschiebung aktiviert. (A) Bewegt sich das Signal in die bevorzugte Richtung, wird die zeitliche Trennung $\Delta\phi$ durch die Verzögerung ϵ kompensiert. Dadurch kommen beide Signale gleichzeitig an der Verrechnungseinheit (M) an, wo sie miteinander multipliziert werden und eine starke Antwort produzieren. (B) Bei einer entgegengesetzten Bewegungsrichtung wird der zeitliche Ablauf umgekehrt. Beide Signale treffen zu unterschiedlichen Zeitpunkten an der Verrechnungseinheit ein. Die Multiplikation resultiert dann in zwei kleinen Antworten. (C) und (D) In einem Korrelations-Bewegungsdetektor sind zwei Untereinheiten symmetrisch gespiegelt und miteinander kombiniert. Durch die Subtraktion der Ergebnisse beider Untereinheiten wird verhindert, dass Signale welche nicht von Bewegung stammen (z.Bsp. Hintergrundbeleuchtung) in das Endergebnis mit einfließen. Bei einer perfekt ausbalancierten Subtraktionseinheit sind die Amplituden für die entgegengesetzten Richtungen gleich groß, aber unterschiedlich gepolt [nach Borst und Egelhaaf (1989) und Taylor und Krapp (2007)].

Die Funktionsweise dieses Detektors ist in Abbildung 1.4 dargestellt. Er besteht aus zwei, durch einen Basisabstand $\Delta\varphi$ räumlich voneinander getrennten, Rezeptoren. Bei einer Bewegung in die bevorzugte Richtung wird das Signal, welches am ersten Rezeptor eintrifft durch einen zeitlichen Abstand ϵ verzögert. Das Signal, welches am zweiten Rezeptor eintrifft, wird dann ohne Verzögerung mit dem ersten Signal durch Multiplikation (M) verrechnet und resultiert somit in eine große Antwortamplitude [siehe Abbildung 1.4 (A)]. Bei einer Bewegung in die entgegengesetzte Richtung ist die Trennung beider Signale vergrößert. Das Signal trifft zuerst auf den zweiten Rezeptor und wird ohne Verzögerung an die Verrechnungseinheit von Rezeptor eins geleitet. Danach erst trifft das Signal auf Rezeptor eins, wird durch ϵ verzögert und mit dem Signal des zweiten Rezeptors multipliziert, was in zwei kleine Amplitudenantworten resultiert [siehe Abbildung 1.4 (B)]. Die optimale Reizgeschwindigkeit für einen Detektor hängt somit vom zeitlichen Abstand ϵ und vom Basisabstand $\Delta\varphi$ ab. Durch die Kombination des zeitlichen Abstands mit der Multiplikation der Eingangssignale wird eine raumzeitliche Kreuzkorrelation bewirkt. Um zu verhindern, dass Bewegungsantworten auf Signale empfangen werden, welche nicht von Bewegung stammen (z.Bsp. Veränderung der Lichtintensität), wird der Korrelations-Bewegungsdetektor aus zwei symmetrisch gespiegelten Untereinheiten gebildet. Die Ergebnisse beider Untereinheiten werden abschließend voneinander subtrahiert. Die Amplituden sind dann zwar gleich groß, aber je nach Bewegungsrichtung unterschiedlich gepolt [siehe Abbildung 1.4 (C) und (D)].

Bewegungsdetektoren sind für die visuelle und auditorische Wahrnehmung nachgewiesen. Im visuellen System von Primaten wurden richtungsspezifische Zellen vor allem in den visuellen Arealen MT (engl. middle temporal), MST (engl. medial superior temporal) und STP (engl. superior temporal polysensory) des Sulcus temporalis superior gefunden (Petersen et al., 1985; DeYoe & Van Essen, 1988; Orban, 1997). Beim Menschen konnten diese richtungsspezifischen Zellen in den korrespondierenden Arealen nachgewiesen werden (Tootell et al., 1995; He et al., 1998; Culham et al., 1999; Huk et al., 2001). Durch elektrophysiologische Experimente bei Tieren konnten Zellen isoliert werden, die richtungsspezifisch auf auditorische bewegte Reize reagieren [z.B. Eulen: Wagner und Takahashi (1990, 1992); Wagner et al. (1994); Fledermäuse: Firzlaff und Schuller (2001a, 2001b); Katzen: Toronchuk et al. (1992); Stumpf et al. (1992); Primaten: Ahissar et al. (1992)]. Auch für den Menschen konnten bereits Aktivierungen in verschiedenen kortikalen Arealen als Antwort auf bewegte auditorische Reize nachgewiesen werden (Griffiths et al., 1996, 1998, 2000; Warren et al., 2002; Baumgart et al., 1999; Lewis et al., 2000; Ducommun et al., 2004). Die neuronalen Mechanismen, die der sensorischen

Integration bei der auditorischen Bewegungsdetektion des Menschen zugrunde liegen, sind jedoch weitestgehend unbekannt.

Eine bewährte Methode, diese Detektoren im Menschen zu identifizieren ist die Messung ereigniskorrelierter Potentiale (EKP, siehe Abschnitt 1.2.1) unter Anwendung eines Adaptationsparadigmas. Ein Bewegungsdetektor, dem seine Bewegungsrichtung präsentiert wird, reagiert in einer Einzelzelleableitung mit einer stärkeren EKP-Antwort als andere Bewegungsdetektoren. Wird ihm eine andere Bewegungsrichtung dargeboten, dann fällt die EKP-Antwort deutlich geringer aus [vgl. (DeYoe & Van Essen, 1988), für visuelle Verarbeitung]. Da es eine Vielzahl von Detektoren gibt, und Einzelzelleableitungen beim Menschen nicht gemessen werden, fällt es schwer, die Antwort des bestimmten Bewegungsdetektors abzuleiten. Diesem Problem kann entgegengewirkt werden, indem man eine charakteristische Eigenschaft von Bewegungsdetektoren ausnutzt - die *richtungsspezifische Bewegungsadaptation*. Dabei wird der Versuchsperson mehrmals ein Bewegungsreiz vorgespielt, der sich entweder in die selbe, oder in die entgegengesetzte Richtung bewegt, wie der Testreiz für den Bewegungsdetektor. Die abgeleiteten Potentiale der Testreize mit den unterschiedlichen Adaptationsbedingungen werden danach miteinander verglichen. Die Antworten des Detektors werden für die adaptierte Bewegungsrichtung schwächer ausfallen als für andere Richtungen. Dadurch ist es möglich, die richtungsspezifischen Antwortanteile zu identifizieren und die Anteile, die mit der Bewegungsdetektion in Zusammenhang stehen, zu isolieren. Dieses Verfahren wurde bereits erfolgreich für die visuelle Bewegungswahrnehmung angewandt (Bach & Ullrich, 1994; Bach & Hoffmann, 2000; Hoffmann et al., 1999, 2001; Hoffmann & Bach, 2002; Maurer & Bach, 2003; Heinrich et al., 2004; Lorteije et al., 2007, 2008). Eine Übertragung dieses Verfahrens auf andere Wahrnehmungsmodalitäten, insbesondere der auditorischen Verarbeitung, erscheint vielversprechend, so dass mit der richtungsspezifischen Adaptation neuronale Korrelate der auditorischen Bewegungswahrnehmung identifiziert, charakterisiert, und möglicherweise lokalisiert werden können.

1.2 Methodische Grundlagen

1.2.1 Die Elektroenzephalographie (EEG)

Das EEG geht auf die Arbeit von Prof. Dr. Hans Berger in den 1920er Jahren zurück. Anfänglich in Tierversuchen und später auch beim Menschen gelang ihm 1924 erstmals, Hirnströme als elektrische Aktivitäten vom menschlichen Gehirn über Tre-

panationsstellen¹ mit Bleifolienelektroden abzuleiten. Anfangs skeptisch und mit vielen Wiederholungen untermauert, veröffentlichte er seine Entdeckung mit der Arbeit „Über das Elektrenkephalogramm des Menschen“ erst im Jahr 1929 (Berger, 1929), fand aber bei anderen Forschern damit kein Gehör. Erst E.D. Adams, ein englischer Neurophysiologe, erkannte die Tragweite von Bergers Entdeckung und setzte sie 1934 für seine Forschungen ein.

Als nicht-invasive Methode kann es bei vollem Bewusstsein und in beinahe jeder Körperlage eingesetzt werden, um die elektrische Aktivität des Gehirns zu messen. Im Vergleich zu anderen Bildgebungsverfahren bietet es einen relativ geringen technischen Aufwand (Schlögl, 2005). Mittels Kopfhautelektroden werden beim EEG direkt oberflächliche elektrische Felder gemessen, die auf neuronale Aktivität zurückzuführen sind. Die Anzahl der Elektroden kann dabei sehr variieren, wobei eine Haubenbelegung von 32 oder 64 Elektroden, entweder nach dem standardisierten 10-10 oder 10-20 System, am häufigsten zur Anwendung kommt (vgl. Abbildung 1.5). Das EEG ermöglicht je nach Abtastrate eine sehr gute zeitliche Auflösung im Millisekundenbereich (Rieger, 2000). Nachteilig ist die geringe räumliche Auflösung, welche für das Standard EEG bei etwa 5-9 cm liegt. Für hochauflösende EEGs, inklusive 64-128 Elektroden und Quellenanalyse, kann sie auf 1-3 cm verbessert werden (Babiloni et al., 2009). Dabei kann es aber zu einer Überlagerung der neuronalen Generatoren kommen, so dass Anzahl und Lage dieser Generatoren nicht bekannt ist und somit die Lokalisation erschwert wird. Eine genaue Bestimmung der Topographie ist somit nur schwer möglich. Ein weiterer Nachteil des EEG ist die hohe Empfindlichkeit gegenüber elektrischen Störsignalen (z.B. Muskelpotentiale, Pulsschwankungen). Wichtige Anwendungsgebiete des EEG sind:

- Forschung: Psychologie und Kognitionswissenschaften
- Therapie: Brain-Computer-Interface (BCI) für Kommunikation, Biofeedback für Schmerztherapie
- Diagnose: Schlafanalyse und Epilepsie
- Klinische Routine: Patientenüberwachung in der Intensivstation und in der Anästhesie

Ereigniskorrelierte Potentiale

Ereigniskorrelierte Potentiale (EKP, engl. event related potentials - ERP) stellen die hirnelektrischen Korrelate bei konzentrierter neuronaler Aktivität dar. Sie bilden die kortika-

¹Öffnung des Schädels in Form einer Bohrung oder eines ausgesägten Stück Knochens.

le Aktivität der sensorischen, kognitiven und verhaltensbezogenen Reaktionen auf einen Reiz bzw. ein Ereignis ab und lassen sich im Millisekundenbereich messen, wodurch eine authentische Abbildung der zeitnahen Änderung der neuronalen Aktivität möglich ist. Vereinfacht gesagt, bestehen die gemessenen Signale aus einer Reihe von negativen und positiven Spannungsänderungen, relativ zu einer Ruhespannung (baseline) vor Beginn des getesteten Ereignisses. Diese Signale sind kleiner als das Spontan-EEG und somit nicht klar zu erkennen. Aus diesem Grund muss eine Vielzahl von Reizen präsentiert werden, welche dann über eine Mittlung zu einer Verbesserung des Signal-Rausch-Verhältnisses (engl. signal-to-noise-ratio, SNR) beitragen.

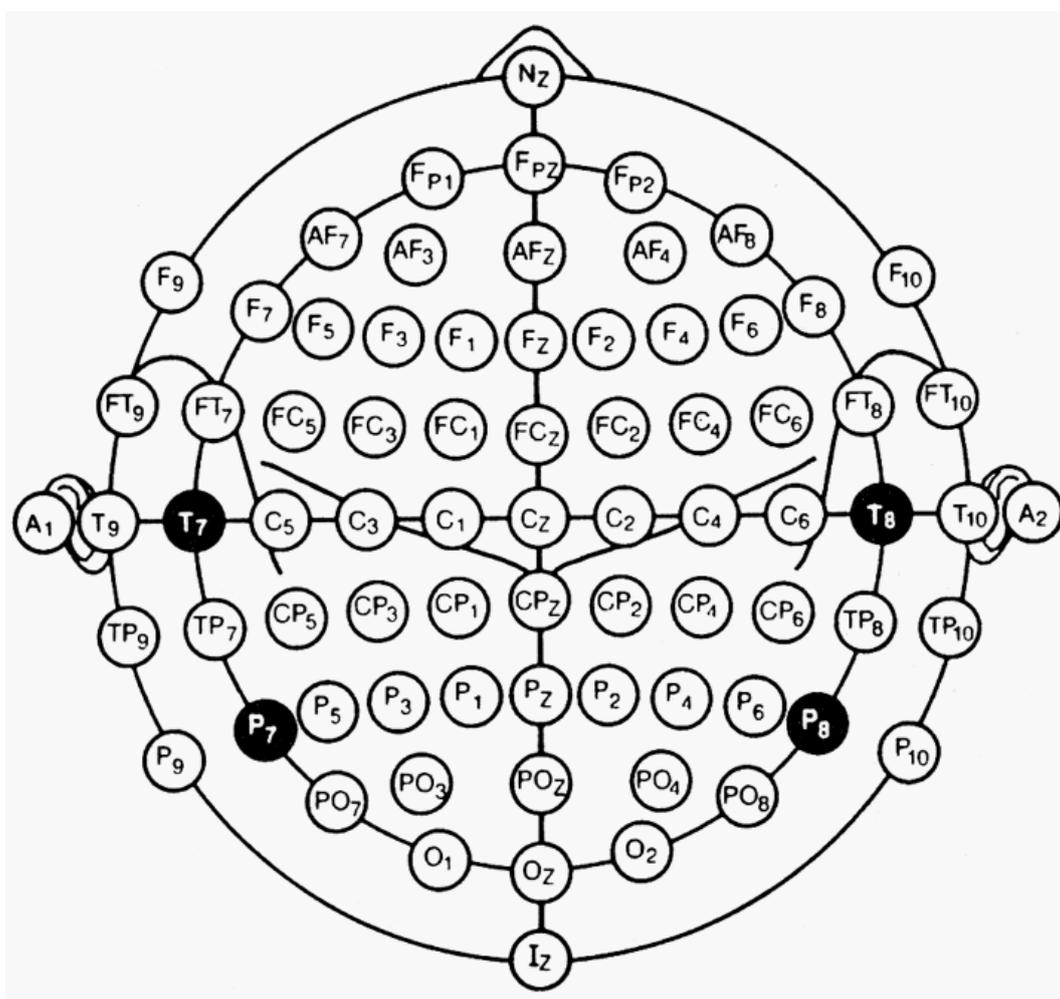


Abbildung 1.5: Elektrodenanordnung für das EEG nach dem standardisierten 10-10-System der American Clinical Neurophysiology Society (American Encephalographic Society, 2006).

EKPs sind nicht nur Reaktionen auf Ereignisse, die auftreten oder verschwinden, sie lassen sich auch messen, wenn die Versuchsperson auf einen Reiz wartet, eine Entscheidung fällt oder eine Bewegung plant. Daher wird der Begriff „korrelierte Potentiale“ zumeist im Zusammenhang mit der Erforschung höherer kognitiver Prozesse, wie Aufmerksamkeit, Sprache oder Gedächtnis genannt. In der Wahrnehmungsforschung und in der klinischen Anwendung wird hingegen häufig der Begriff „evoziertes Potential“ verwendet. Je nach Wahrnehmung spricht man von visuell-, somatosensorisch-, motorisch- oder auditorisch evozierten Potentialen. Auf letztere wird im nächsten Abschnitt näher eingegangen (Picton et al., 2000; Gerloff, 2005; Münte et al., 2000).

Auditorisch evozierte Potentiale - AEP

Wird das auditorische System mit akustischen Reizen stimuliert, wird eine neuronale Aktivität produziert, welche sich über die Hörbahn zum auditorischen Kortex ausbreitet und darüber hinaus als auditorisch evoziertes Potential von der Kopfhaut abgeleitet werden kann. Änderungen in der AEP-Amplitude werden durch Veränderung des präsentierten akustischen Reizes hervorgerufen (Start und Ende, Lautstärkeveränderungen, Frequenzänderungen, o.Ä.). Der Zeitraum zwischen Reizbeginn und einem AEP-Ausschlag kann zwischen 1 ms und 500 ms betragen (siehe Abbildung 1.6). Dies bedeutet, dass eine Änderung des präsentierten Reizes selbst nach 500 ms eine Aktivierung im Gehirn hervorrufen kann. Die typische Antwortzeit beträgt ca. 50 ms, welche sich aber mit der erforderlichen Reizverarbeitung im Gehirn (beispielsweise Worterkennung) mehr und mehr erhöht. Insgesamt werden drei verschiedene Potentiale unterschieden:

- Auditorische Hirnstammpotentiale (0-10 ms),
- Mittlere Akustische Potentiale (0-50 ms) und
- Späte Akustische Potentiale (0-500 ms).

Da in dieser Arbeit ausschließlich mit den Späten Akustischen Potentialen gearbeitet wird, werden diese im Folgenden näher beschrieben. Die Hauptmerkmale der späten Potentiale im auditorischen Bereich sind ein negativer Ausschlag um 90-120 ms nach der Reizpräsentation (N1 bzw. N100), gefolgt von einem positiven Ausschlag um 170-200 ms (P2 oder P200) und einem weiteren negativen Ausschlag um 300 ms (N2 oder N300) (Münte et al., 2000; Ernst & Battmer, 1998). Diese Ausschläge sind abhängig von der Aufmerksamkeit der Versuchsperson und lassen sich dem sekundären und tertiären auditorischen Kortex zuordnen. Zusammen mit der P1 bilden die beiden Erstgenannten den sogenannten P1-N1-P2 Komplex um 50-250 ms, welcher durch Aufmerksamkeit

und Training beeinflusst werden kann (Martin et al., 2007). Am bekanntesten ist die N1. Nach Näätänen und Picton (1987) werden mindestens sechs verschiedene zerebrale Prozesse in Betracht gezogen, die zu ihrem Entstehen im Latenzbereich zwischen 50 ms und 150 ms beitragen: (1.) Komponente eins ist eine frontozentrale Negativität um 100 ms, welche bilateral durch vertikal orientierte Dipole im auditorischen Kortex hervorgerufen wird. (2.) Die zweite Komponente ist der temporale T-Komplex mit einem positiven Ausschlag um 100 ms (Ta) und einem negativen um 150 ms (Tb). Dieser wird dem assoziativen auditorischen Kortex zugeschrieben und überlagert die N1-P2 Antwort (Wolpaw & Penry, 1975). (3.) Die dritte Komponente ist durch einen negativen Ausschlag um 100 ms gekennzeichnet und lässt sich von einer vertikal positionierten Elektrode ableiten. Sie kann am leichtesten durch Töne mit einer Lautstärke über 60dB(SPL) und einem Interstimulus Intervall (ISI) über 4-5s angeregt werden. Deren Generator lässt sich allerdings nicht eindeutig bestimmen. (4.) Komponente vier ist die sogenannte Mismatch Negativity (MMN). Wird beispielsweise eine Abfolge von gleichen Reizen präsentiert, so produziert die Darbietung eines einzelnen veränderten Reizes (in Intensität oder Frequenz) eine sehr deutlich ausgeprägte Antwort. Sie wird in den selben Regionen generiert wie Komponente eins. (5.) Eine weitere Komponente spricht den sensorisch-spezifischen Prozessablauf an. Hauptsächlich wird sie als eine abrupte Änderung der Reizenergie von den sensorischen Rezeptoren wahrgenommen, zum Beispiel zu Beginn einer Reizpräsentation, oder bei einem Abbruch des Reizes. Sie wird möglicherweise in den sensorischen und assoziativen Arealen des auditorischen Kortex generiert. (6.) Die letzte Komponente kann auch gleichzeitig als „Partner“ von Komponente fünf betrachtet werden. Sie ist sehr aufmerksamkeitsbezogen und hat eine längere Zeitspanne als die vorher beschriebene Komponente. Es wird vermutet, dass ihr Generator im anterioren frontalen Kortex angesiedelt ist und dass sie dennoch Informationen aus dem assoziativen auditorischen Kortex empfängt. Weiterhin kann gesagt werden, dass die Amplitude bei binauraler Repräsentation leicht erhöht ist im Vergleich zu monauraler Repräsentation, und dass geringere Lautstärken zu höheren Latenzen und geringeren Amplituden führen als hohe Lautstärken. Die ersten drei Komponenten werden als „wahre N1 Komponenten“ bezeichnet. Alle drei antworten auf eine deutliche physikalische Änderung des auditorischen Reizes, wenn er vorher für eine gewisse Zeit unverändert war. Diese Antworten können durch verschiedene Arten von Reizen (Klicks, Töne, Sprache, Tiergeräusche) hervorgerufen werden und fallen unter kontrollierten Bedingungen ähnlich aus. Das lässt vermuten, dass ihre Generatoren nicht reizspezifisch sind (Näätänen & Picton, 1987).

Obwohl sich die P2 mit der N1 in vielen Reizbedingungen mit verändert, scheint sie dennoch unabhängig von dieser zu sein und anderen Prozessen zu unterliegen (Roth et al., 1976). Während Läsionen im temporal-parietalen Kortex einen signifikanten Einfluss auf die N1-Amplitude haben, scheint die P2 davon nicht beeinträchtigt zu sein (Knight, Hillyard, Woods & Neville, 1980). Die P2 wird daher häufig den höheren, kognitiven Prozessen zugeordnet, und scheint somit den Effekten von Aufmerksamkeit, Gedächtnis u.A. zu unterliegen (Lijffijt et al., 2009).

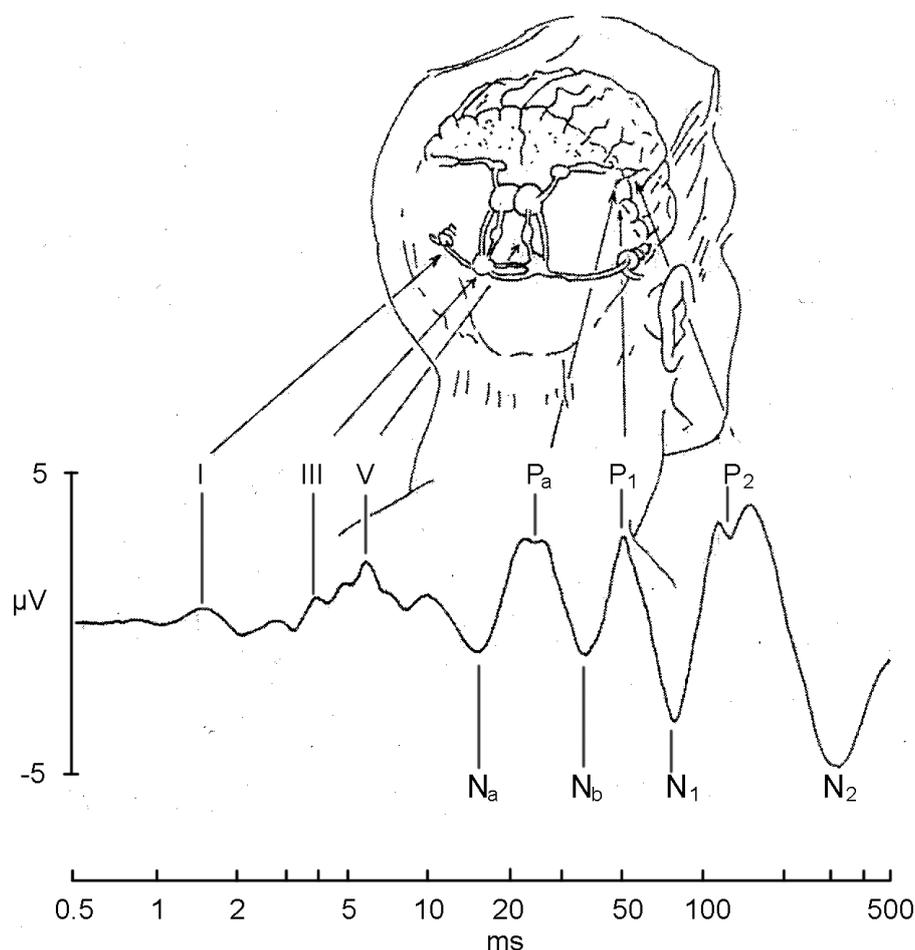


Abbildung 1.6: *Schema über die AEP Generatoren von Hirnstammpotentialen, Mittleren und Späten Akustischen Potentialen und die korrespondierende, logarithmisch verzerrte Zeitskala. Ausschlag I wird vom Hörnerven erzeugt, Ausschlag III vom Ncl. cochlearis und Ausschlag V vom lemniscus lateralis. Alle anderen Potentiale werden von Zellgruppen im auditorischen Kortex generiert (Eggermont, 2007).*

1.2.2 Virtuelle auditorische Realität

Mit den in Abschnitt 1.1.2 beschriebenen Hinweisreizen ist es dem Menschen möglich, Quellen von Geräuschen in allen drei Dimensionen zu lokalisieren. Dabei spielen weitere Einflussfaktoren, wie Kopfform, Oberkörper, Schultern oder Form der Außenohren eine bedeutende Rolle. Die Gesamtheit dieser Einflussfaktoren kann zu einer sogenannten kopfbezogenen Übertragungsfunktion (engl. Head-Related Transfer Function - HRTF²) zusammengefasst werden. Genauer lässt sie sich beschreiben als Verhältnis von Schalldruck (SD) am Ohr des Hörers zu Schalldruck an einem Referenzpunkt (=Zentrum des Kopfes, bei Abwesenheit des Hörers), abhängig vom Einfallswinkel des Tons (\angle):

$$HRTF(\angle) = \frac{SD_{Ohr}}{SD_{Ref.}}(\angle) \quad (1.1)$$

Dadurch kann die Schallübertragung aus dem Freifeld an einem Punkt am Eingang des Gehörgangs für einen bestimmten Winkel ermittelt werden. So ist es möglich, eine akustische virtuelle Realität zu erzeugen und räumliche Höreindrücke über Kopfhörer zu präsentieren (Kendall, 1995; Møller et al., 1995; Blauert, 1997).

Gewinnung der HRTF

HRTFs werden durch die Aufnahme von Testsignalen unter schallisolierten Bedingungen gemessen. Dies kann auf drei Arten erfolgen: den Versuchspersonen werden entweder kleine Mikrofone in die Ohrmuschel oder eine Messsonde direkt in den Ohrkanal gesetzt. Als drittes können die Funktionen mit einem Kunstkopf aufgenommen werden, der auch mit Messsonden an den Ohrpositionen versehen ist. In allen drei Fällen muss der Kopf während der Messung ruhig gehalten werden. Des Weiteren muss angemerkt werden, dass sich die HRTFs ein und derselben Person voneinander unterscheiden, wenn sie entweder an der Ohrmuschel oder im Ohrkanal aufgenommen wurden.

Die Testsignale können von allen drei Ebenen (horizontal, mittig, frontal) in beliebigen Abständen, beispielsweise eine Genauigkeit von 1°, gesendet und aufgenommen werden. Da es für die Weiterverarbeitung notwendig ist, Informationen wie Phase oder Frequenz zu kennen, ist weißes Rauschen als Signal ungeeignet. Eine bessere Wahl sind deterministische und wiederholbare Signale wie Rechteckfunktion oder Maximalfolge (engl. maximum length sequence - MLS), die aus einer festen oder pseudozufälligen Folge

²Im Allgemeinen sind dabei zwei Funktionen gemeint: eine für das linke Ohr und eine weitere für das rechte Ohr.

von 0 und 1 bestehen (Kendall, 1995; Møller et al., 1995; Blauert, 1997).

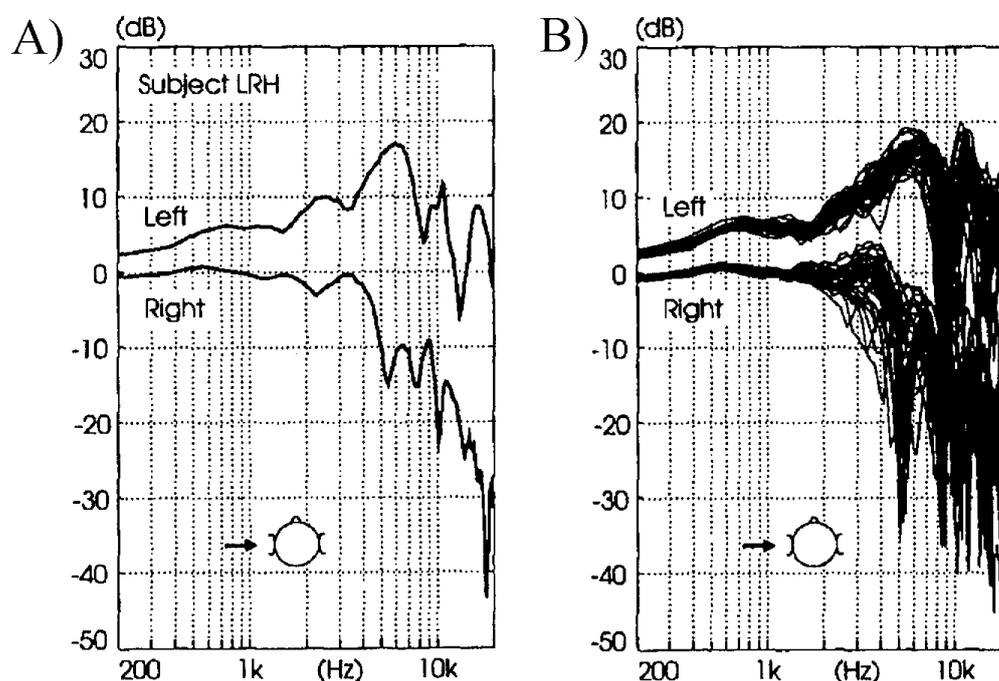


Abbildung 1.7: HRTF-Beispiele für eine Versuchsperson (A) und für 40 Versuchspersonen (B) für das rechte und linke Ohr. Der Ton wurde in beiden Fällen von links (90°) in der horizontalen Ebene (0°) präsentiert. Sehr gut zu erkennen sind die individuellen Unterschiede bei den HRTFs (Møller et al., 1995).

Kunstkopf vs. Versuchspersonen

Die HRTF ist wie ein Fingerabdruck für jeden Menschen einzigartig (vgl. Abbildung 1.7). Wird einer Versuchsperson ein Reiz vorgespielt, der mit einer HRTF einer anderen Versuchsperson generiert wurde, so kann es passieren, dass der gewünschte Effekt geringer ausfällt als erwartet, oder sogar überhaupt nicht auftritt. Jedoch ist es sehr aufwändig, für jeden Probanden seine individuelle HRTF zu generieren. Häufig sind die räumlichen und technischen Mittel nicht vorhanden. In diesem Fall helfen Datenbanken, die eine Vielzahl von HRTFs frei zur Verfügung stellen. So kann der Nutzer relativ einfach Zugang zu individuellen oder gemittelten Übertragungsfunktionen bekommen. Eine weitere günstige Methode ist die Verwendung von HRTFs des Kunstkopfes. Er stellt eine standardisierte Kopf- und Rumpfform dar und bietet somit eine vertretbare Übertragbarkeit auf menschliche Versuchspersonen. Ein weiterer Vorteil des Kunstkopfes liegt darin, dass er sich während der Aufnahme der Testsignale nicht bewegt. Artefakte und Messabweichungen, auch bei einer Vielzahl von Messwiederholungen, sind dadurch nicht zu erwarten

(Hammershøi & Møller, 2005). Ein Nachteil ist dennoch die unzureichende Repräsentation der menschlichen HRTFs. Hammershøi und Møller (2005) haben neun verschiedene Kunstköpfe getestet und mit den HRTFs von Versuchspersonen verglichen. Die künstlichen HRTFs weichen bedeutend von der durchschnittlichen, typischen Form der menschlichen HRTF ab, bzw. verlaufen außerhalb des Bereichs der Realdaten (vgl. Abbildung 1.8). Ein weiteres Experiment dieser Autoren stellte heraus, dass die akustischen Reize besser lokalisiert werden konnten, wenn sie mit einer menschlichen HRTF erzeugt worden als mit einer künstlichen HRTF, selbst wenn sie von einer anderen Versuchsperson als dem Hörer gewonnen wurde. Somit zeigte sich, dass sich Kunstkopf-HRTFs und menschliche HRTFs stärker voneinander unterscheiden als die HRTFs von unterschiedlichen Versuchspersonen untereinander (Hammershøi & Møller, 2005).

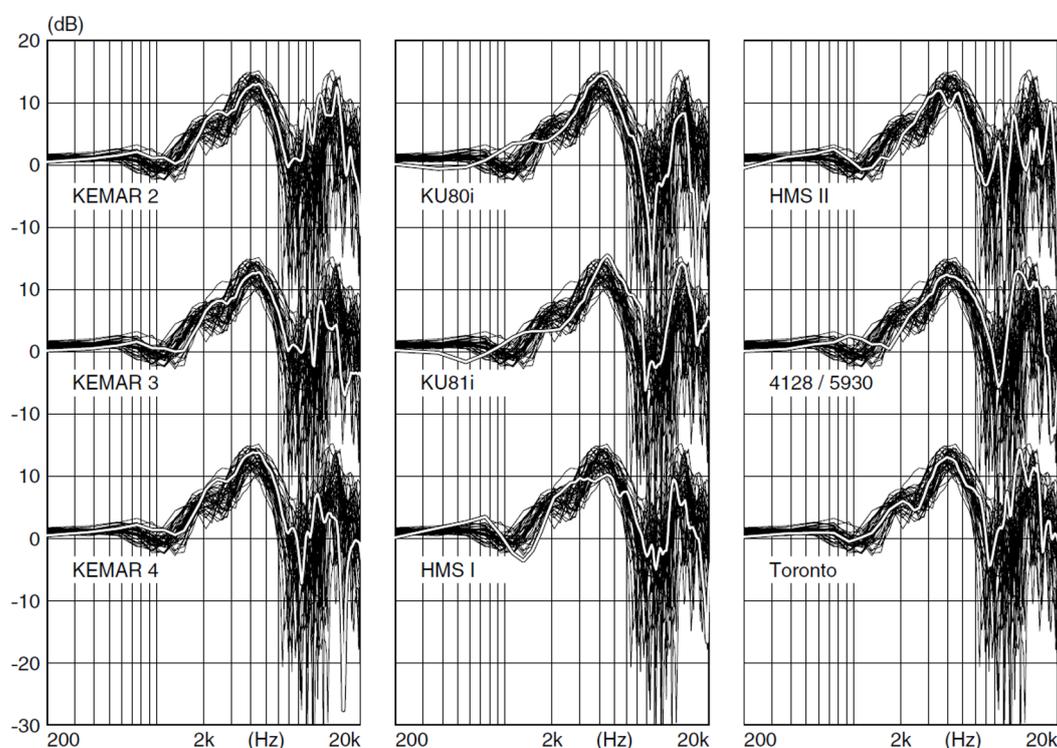


Abbildung 1.8: Gegenüberstellung von HRTFs verschiedener Kunstköpfe (weiße Linie) im Vergleich mit Realdaten von 40 Einzelprobanden (dünne Linien), bei frontaler Tonpräsentation. Die Ergebnisse der Kunstköpfe variieren sehr stark und kommen dennoch nur unzureichend an die Werte der realen Messungen heran (Hammershøi & Møller, 2005).

1.2.3 Die Psychophysik in der Wahrnehmungsforschung

Neben der Erforschung von neuronalen Aktivitäten bei der Wahrnehmung von Reizen mittels EEG, fMRT oder vergleichbaren Verfahren wird in der Wahrnehmungspsycholo-

gie häufig die Psychophysik eingesetzt, um einen eventuellen Zusammenhang zwischen subjektivem Empfinden und physikalischen Eigenschaften des dargebotenen Reizes zu ermitteln. Voraussetzung ist, dass sich die untersuchten Personen zu ihrer persönlichen Wahrnehmung äußern können. Daher ist es notwendig, möglichst verzerrungsfreie Methoden anzuwenden:

- damit die Grenzen des Wahrnehmbaren getestet werden können,
- damit Veränderungen im auszuwertenden Energiemuster mit Wahrnehmungsveränderungen in Zusammenhang gebracht werden können und
- um eine Überprüfung von Hypothesen aus Wahrnehmungstheorien zu ermöglichen.

Zwei Methoden sollen im Folgenden näher erläutert werden: die Untersuchung von Wahrnehmungsschwellen und die Signalentdeckungstheorie.

Schwellen

Die Analyse von Schwellen bei der Detektion und Diskrimination von Reizen ist eine etablierte Methode in der Psychophysik. Dabei werden zwei Ansätze unterschieden. Bei der *Absolutschwelle* wird die geringste Intensität gemessen, mit der ein Reiz dargeboten werden muss, um noch eine Wahrnehmung auslösen zu können. Die *Unterschiedsschwelle* hingegen beschreibt die Intensität, mit der zwei Reize gerade noch voneinander unterschieden werden können (Hagendorf et al., 2011, S. 44). Diese Schwellen sind von Person zu Person unterschiedlich und unterliegen natürlichen Schwankungen. Die *psychometrische Funktion* beschreibt dazu den Zusammenhang zwischen dem physikalischen Reiz, bzw. seiner Stärke und der Antwort der Versuchsperson, d.h. deren Wahrscheinlichkeit den Reiz entdecken oder klassifizieren zu können (Spering & Schmidt, 2008, S. 6).

Einige etablierte Methoden zur Detektion der Schwelle (Ehrenstein & Ehrenstein, 1999; Blake & Sekuler, 2005) werden im Folgenden kurz erläutert. Die einfachste und schnellste Methode ist die *Methode der Herstellung*. Dabei verändert die Versuchsperson den Reiz selbstständig, bis dieser wahrgenommen, bzw. nicht mehr wahrgenommen wird (Absolutschwelle) oder bis er mit einem vorgegebenen Standardreiz übereinstimmt, bzw. sich von ihm unterscheidet (Unterschiedsschwelle). Im Gegensatz dazu werden bei der *Methode der konstanten Reize* unterschiedlich starke Reize in zufälliger Reihenfolge präsentiert, wobei die Versuchspersonen angeben müssen, ob der jeweilige Reiz wahrgenommen wurde oder nicht (Absolutschwelle) oder ob der Reiz stärker oder schwächer war als der Standardreiz (Unterschiedsschwelle). Die Schwelle liegt bei derjenigen Reizintensität, die in 50 % der Fälle wahrgenommen wurde. Diese Methode ist sehr

zeitintensiv, weil eine Vielzahl von Durchläufen benötigt wird. Bei der *Grenzmethode* werden die Reize in regelmäßigen Abständen von „nicht wahrnehmbar“ aufsteigend, oder „wahrnehmbar“ absteigend präsentiert, bis die Versuchsperson den Reiz wahrnimmt, oder nicht mehr wahrnimmt (Absolutschwelle). Für die Detektion der Unterschiedschwelle werden zwei Reize kurz nacheinander präsentiert, wobei der Standardreiz unverändert bleibt und die Intensität des Zielreizes erhöht (aufsteigend) oder verringert (absteigend) wird. Eine Variation der Grenzmethode ist die *Adaptive Methode*. Hier hängt die Reizdarbietung von dem Antwortverhalten der Versuchsperson ab. Beispielsweise kann in einem Treppenverfahren (Békésy, 1947) die Intensität des nachfolgenden Reizes bei korrekten Antworten verringert, und bei falschen Antworten erhöht werden. Im Gegensatz zur Grenzmethode terminiert die Präsentation nicht mit der ersten Wahrnehmung (oder nicht-Wahrnehmung) des Reizes, sondern wird in entgegengesetzter Intensitätsänderung fortgesetzt. Nach sechs bis neun solcher umkehrenden Durchläufe wird der Durchschnitt der Schwelle aus den Intensitäten berechnet, an denen sich die Wahrnehmung der Versuchsperson geändert hat (von „wahrnehmbar“ zu „nicht wahrnehmbar“, und umgekehrt). Diese Methoden hängen vom Eindruck der Versuchsperson ab. Sie sind somit „subjektiv“ weil der Versuchsleiter nicht nachprüfen kann, ob die Antworten richtig oder falsch sind. In solchen subjektiven Experimenten können die Ergebnisse von dem Kriterium abhängen, welches sich die Versuchsperson selbst gesetzt hat, um den Reiz noch oder nicht mehr wahrzunehmen. Die *Konstanzmethode mit Antwortalternativen* (engl. forced choice) bietet einen objektiveren Ansatz zur Schwellendetektion. Hierbei muss die Versuchsperson eine positive Antwort geben, egal ob sie den Reiz wahrgenommen hat oder nicht. Beispielsweise soll sie angeben, „wo“ der Reiz präsentiert wurde (z.B. rechts oder links) und nicht „ob“ sie den Reiz wahrgenommen hat. Kann sie den Reiz tatsächlich nicht mehr wahrnehmen, wird die Anzahl der falschen Antworten zunehmen und der Versuchsleiter kann besser einschätzen, wo die Wahrnehmungsschwelle der Versuchsperson liegt. Diese Methode wurde von Bergmann (1858) in einem Sehschärfetest eingesetzt. Anstatt die Versuchspersonen zu fragen, ob sie den visuellen Reiz sehen konnten, fragte er, in welche Richtung das Muster des Reizes orientiert war. Es hat sich gezeigt, dass mittels dieser Methode Reizintensitäten unterschieden werden können, welche noch unter der Absolutschwelle von subjektiven Methoden liegen (Ehrenstein & Ehrenstein, 1999; Blake & Sekuler, 2005, S. 553-568).

Die subjektiven Methoden setzen voraus, dass nur die Intensität des Reizes als beeinflussende Größe zu betrachten ist. Allerdings nehmen viele Versuchspersonen die Reize unterschiedlich wahr, bzw. beurteilen diese mit unterschiedlicher Sicherheit (z.B.

zögerlich oder eher selbstbewusst), was zu Verzerrungen durch „interne“ Antwortkriterien führt. Die Methode der Signalentdeckungstheorie versucht, solche Probleme zu lösen (Hagendorf et al., 2011, S. 41-46).

Signalentdeckungstheorie - SDT

Bei der Signalentdeckungstheorie [engl. Signal Detection Theory - SDT (Green et al., 1966)] werden die Urteilsbesonderheiten der einzelnen Versuchspersonen berücksichtigt. Dabei wird von einem zweistufigen Prozess der Urteilsfindung ausgegangen: im *sensorischen Prozess* wird eine interne (neurale) sensorische Antwort auf den physikalischen Reiz erzeugt. Diese Antwort hängt sowohl von der Sensibilität der Rezeptoren als auch von der Intensität des dargebotenen Reizes ab. Des Weiteren unterliegt sie ähnlichen Fluktuationen wie die zuvor beschriebene Wahrnehmungsschwelle. In einem zweiten Schritt, dem *Entscheidungsprozess*, wird diese interne Größe mit einem internen Kriterium, welches von der Versuchsperson selbst gesetzt wird, verglichen. Dieses ist zumeist subjektiv und hängt von der Versuchsperson selbst, bzw. ihrer Motivation ab. Mit der SDT ist es möglich, diese Einflüsse zu berücksichtigen, da in den Experimenten nicht nur die Anzahl der richtigen Antworten bewertet wird, sondern auch die der falschen Alarme (vgl. Tabelle 1.1). Häufig werden nur zwei Arten von Reizen dargeboten: Reize, die das Zielsignal enthalten (Signal+Rauschen) und Reize ohne Zielsignal (Rauschen). Der Proband hat nur zwei Antwortmöglichkeiten (Zielreiz vorhanden oder nicht). Während des sensorischen Prozesses können die Antworten trotz ein und desselben Reizes aufgrund diverser Einflüsse variieren. Daher geht man davon aus, dass die Antworten für Signal+Rauschen und Rauschen normalverteilt sind, wobei es jeweils eine interne Antwort gibt, die am häufigsten vorkommt. Die Verteilung für das Rauschen reflektiert die interne sensorische Antwort der Rezeptoren,

| | | | Antworten | |
|----------------|------|-----------------|----------------|------------------------|
| | | | Ja | Nein |
| Reizdarbietung | Ja | Signal+Rauschen | Treffer | Auslassungen |
| | Nein | Rauschen | Falsche Alarme | Richtige Zurückweisung |

Tabelle 1.1: *Bei der Methode der SDT werden zwei Reizsituationen präsentiert und der Versuchsperson zwei Antwortmöglichkeiten vorgegeben. Sie muss nach jeder Darbietung angeben, ob ein Signal dargeboten worden ist („ja“) oder nicht („nein“) [nach Hagendorf et al. (2011, S. 47)].*

ren, welche allein durch das Rauschen im sensorischen System hervorgerufen wird. Bei der Verteilung von Signal+Rauschen geht man davon aus, dass zu dem Rauschen die Antwort des externen Signals hinzu kommt, wodurch sie sich relativ zur Rauschen-Verteilung in

den positiveren Bereich verschiebt. Der Abstand beider Verteilungen stellt die Sensitivität des sensorischen Systems dar und wird mit dem Sensitivitätsindex d' angegeben. Sie kann beispielsweise aus der Differenz der z -Transformationen (Fisher's z -Transformation) der Mittelwerte beider Verteilungen berechnet werden. Je höher der Wert von d' , desto besser kann die Versuchsperson das Signal im Rauschen detektieren.

$$d' = z(\text{Treffer}) - z(\text{Falsche Alarme}) \quad (1.2)$$

Das gesetzte Kriterium x_c , bzw. die Lage des Kriteriums, steht in Beziehung zu der Trefferquote (Fläche unterhalb der Signal+Rauschen-Verteilungskurve) und der Quote der Falschen Alarme (Fläche unterhalb der Rauschen-Kurve). Alle Werte rechts des Kriteriums entsprechen den „ja“-Antworten, alle Werte links davon stehen für die Verneinung. Der Wert dieses Kriteriums hängt von vielen Einflussfaktoren wie z. B. gegebene Instruktionen, Erfahrung, Motivation, Auftrittswahrscheinlichkeit des Signals, u.v.m ab. Daher kann dieser Wert nicht eindeutig bestimmt werden. Um es dennoch annähernd berechnen zu können wurde das *Wahrscheinlichkeitsverhältnis* β eingeführt. Dieses ist durch das Verhältnis der Höhen von beiden Verteilungen an x_c gekennzeichnet:

$$\beta = \frac{f(x_c)_{\text{Signal+Rauschen}}}{f(x_c)_{\text{Rauschen}}} \quad (1.3)$$

In Abbildung 1.9 ist β gleich a/b . Im Vergleich zu d' , welches ein klares Maß in Bezug der Diskriminierbarkeit darstellt, bezieht sich β auf das Kriterium der Versuchsperson und bildet somit deren Neigung, eher mit „ja“ oder „nein“ zu antworten, unabhängig von sensorischen Kapazitäten, ab.

Innerhalb der SDT gibt es mehrere Berechnungsmethoden, um d' und β zu ermitteln. Beispielsweise ist es manchmal notwendig, zusätzliche mathematische Funktionen zu verwenden (Stanislaw & Todorov, 1999). Eine davon ist die Φ (phi) Funktion, welche die z -Werte in Wahrscheinlichkeiten umwandelt. Die Φ -Funktion bestimmt den Anteil der Normalverteilung, welcher *links* vom z -Wert liegt. Höhere z -Werte erzielen höhere Wahrscheinlichkeiten. Die z -Transformation hingegen bestimmt den *rechten* Teil der Normalverteilung, wobei höhere z -Werte kleinere Wahrscheinlichkeiten bedeuten. Des Weiteren ist die Φ -Funktion einseitig, wohingegen viele z -Tests zweiseitig sind. Die zweite mathematische Funktion, welche manchmal notwendig sein kann, ist die inverse Φ -Funktion Φ^{-1} . Sie wandelt Wahrscheinlichkeiten in z -Werte um. Beispielsweise ist $\Phi^{-1}(0,05) = 1,64$, was bedeutet, dass eine einseitige Wahrscheinlichkeit von 0,05 einen

z-Wert von 1,64 voraussetzt. Diese Berechnung wird besonders für *Ja/Nein* Aufgaben verwendet (Macmillan, 1993).

$$d' = \Phi^{-1}(\text{Treffer}) - \Phi^{-1}(\text{Falsche Alarme}) \quad (1.4)$$

Des Weiteren ist es möglich, diese Werte aus bereitgestellten Tabellen in der Literatur³ herauszulesen (Moore, 2003; Hagendorf et al., 2011).

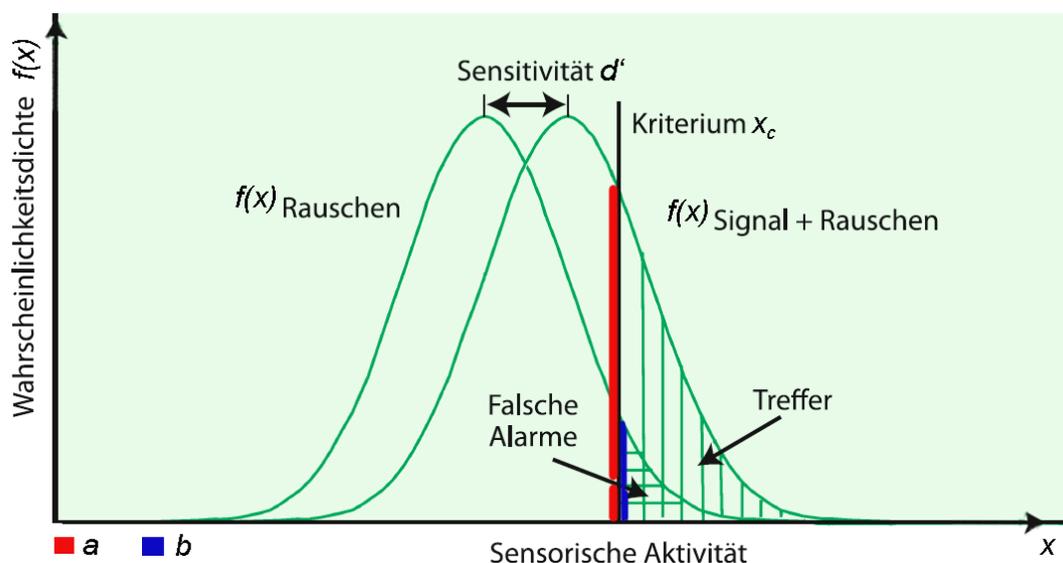


Abbildung 1.9: Dargestellt sind die beiden (angenommenen) Normalverteilungen des Antwortverhaltens gemäß der SDT und ihre Lage zueinander. Der Abstand der Mittelwerte beider Kurven wird durch den Sensitivitätsindex d' angegeben. Die senkrechte Linie stellt die angenommene Lage des Kriteriums x_c dar, welches sich die Versuchsperson setzt, d. h. ab welchem Wert sie mit „ja“ (Zielreiz vorhanden) antwortet. Bei Signal+Rauschen wird erwartungsgemäß häufiger mit „ja“ geantwortet als bei den Rauschen-Darbietungen. Das Verhältnis der Höhen von beiden Verteilungen an x_c (a und b) bildet das Wahrscheinlichkeitsverhältnis β [nach Hagendorf et al. (2011, S. 48) und Moore (2003, S. 124)].

³MacMillan, N.A. and Creelman, C.D. (1991). *Detection Theory: A User's Guide*. Cambridge University Press, Cambridge, England.

1.3 Ziele dieser Arbeit

Die visuelle Bewegungswahrnehmung des Menschen ist schon vielseitig in anderen Studien untersucht worden (vgl. Abschnitt 1.1.2). Über die neuronalen Mechanismen der auditorischen Bewegungswahrnehmung ist hingegen noch nicht viel bekannt. In einer Vielzahl von psychoakustischen Experimenten wurde bereits der Einfluss von Reizgeschwindigkeit, Start- und Zielpunkt der Bewegung oder Reizarten auf die Wahrnehmungsfähigkeit untersucht (Grantham, 1998; Dong et al., 2000; Neelon & Jenison, 2004; Getzmann, 2008; Andreeva & Malinina, 2011). Des Weiteren sind EEG-Experimente durchgeführt worden, um das AEP bei Bewegungsbeginn zu untersuchen (Altman & Vaitulevich, 1990; Krumbholz et al., 2007; Getzmann, 2009; Getzmann & Lewald, 2010a, 2010b). EEG-Experimente mit Voradaptation, die sich speziell auf richtungsspezifische Merkmale, und damit Bewegungsdetektoren, beziehen, sind hingegen nach Wissen des Autors noch nicht bekannt.

Das wirft die Frage auf, ob es möglich ist, mit einem geeigneten Adaptionsparadigma auditorische Bewegungsdetektoren zu erkennen und somit einen bedeutenden Schritt in Richtung Verständnis der grundlegenden neuronalen Prozesse zu gehen. Diese Frage wurde in der vorliegenden Arbeit in folgenden Arbeitsschritten behandelt:

1. **Methodenentwicklung.** Etablierung eines Vielkanalmessplatzes zur Messung von AEPs auf virtuell bewegte auditorische Reize und die Optimierung der Auswertung.
2. **Paradigmenentwicklung.** Entwicklung eines Vorgehens zur Untersuchung des Einflusses der Vorgeschichte auf das Bewegungs AEP. Das Paradigma soll sowohl für Normalprobanden als auch für sehbehinderte Versuchspersonen geeignet sein, um zukünftige Experimente zum Vergleich möglicher unterschiedlicher Wahrnehmungsprozesse zu ermöglichen.
3. **AEP-Messungen.** Untersuchung der auditorischen Bewegungswahrnehmung bei Normalprobanden mit Hilfe des EEGs unter Anwendung des entwickelten Paradigmas. Zusätzliche Komplementierung der Ergebnisse mit psychophysischen Messungen.
4. **Beurteilung des Beitrags von Bewegungsdetektoren zum AEP.** Durch die Auswertung der akquirierten Daten soll es möglich sein, das verwendete Paradigma in Hinblick auf die Erkennung von Bewegungsdetektoren zu evaluieren und gegebenenfalls den gewonnenen Erkenntnissen anzupassen.

Kapitel 2

Allgemeine Methodik

In diesem Kapitel wird auf die allgemeinen methodischen Prinzipien der Messungen eingegangen. Genauere Angaben, wie beispielsweise exakte Anzahl der Probanden, Änderungen der Reize, bzw. des Designs zwischen den Experimenten oder abweichende Auswertemodalitäten werden in den speziellen Methodikteilen der jeweiligen Experimente erläutert.

2.1 Probanden

Für jedes Experiment wurden mindestens zehn gesunde Normalprobanden gemessen (10-25), an dem Kontrollexperiment (Kapitel 3.3.3) nahmen 4 Probanden teil. Vor den Versuchen wurden alle Probanden über den Ablauf der EEG-Studie anhand der von der Ethikkommission der Universität Magdeburg bewilligten Aufklärungsbögen belehrt und gaben ihr schriftliches Einverständnis zur Teilnahme. Die Vorgehensweise erfolgte nach den Grundsätzen der Erklärung von Helsinki (World Medical Association, 2000). Eine finanzielle Aufwandsentschädigung für die Teilnahme an den Experimenten wurde gewährleistet. Alle Probanden wurden zu Beginn mittels einer sogenannten Hörschwellenmessung (Audiometrie) auf ihre Hörleistung hin untersucht. Diese Messung wurde von den Technischen Angestellten der Klinik für Hals-, Nasen- und Ohrenheilkunde (HNO) am Universitätsklinikum Magdeburg durchgeführt. Der Hörverlust durfte dabei nicht höher als 20 dB auf allen Frequenzen ausfallen. Es musste kein Proband aufgrund der Hörschwellenmessung ausgeschlossen werden. Des Weiteren wurde vor jeder EEG Messung ein Verhaltenstest am Computer absolviert, um zu überprüfen ob die Probanden die auditorisch präsentierten Bewegungsrichtungen differenzieren konnten (siehe Kapitel 2.4). Der Anteil der richtigen Antworten lag bei 91,5-100 % (Median 98,5 %).

2.2 Reize

Für die Erzeugung einer virtuellen auditorischen Bewegung im Raum wurden die Reize mit der kopfbezogenen Übertragungsfunktion (HRTF) gefaltet. Diese wurden vom Institut für Physik der Universität Oldenburg gemessen und bereit gestellt. Hierfür wurden in 1° Schritten um einen KEMAR-Kunstkopf von $+30^\circ$ bis -30° Reize auf der horizontalen Ebene präsentiert und an den „Ohren“ mit Mikrofonen aufgezeichnet (siehe Kapitel 1.2.2).

Für die Experimente wurde weißes Gaußsches Rauschen verwendet, welches über eine Faltung mit der HRTF in Matlab V7 (The MathWorks, Inc.) als ein sich kontinuierlich mit 60° pro Sekunde bewegendem auditorischem Reiz berechnet wurde. Diese Geschwindigkeit wurde gewählt, nachdem in mehreren Vortests geübten Versuchspersonen verschiedene Reizgeschwindigkeiten präsentiert und die Bewegungspotentiale miteinander verglichen wurden. Die Adaptationsreize bewegten sich von -30° bis $+30^\circ$ (von links nach rechts) und umgekehrt. Die Testreize starteten bei 0° und bewegten sich nach links (-30°) oder rechts ($+30^\circ$). Für die stationären Reize wurde dieses Verfahren ausschließlich bei 0° Azimut angewandt. Zusätzlich wurden die Reize mit einem Hann-Fenster geglättet, um ein Auftreten evozierter Potentiale nur aufgrund des Präsentationsbeginns zu vermeiden. Im Detail bedeutet dies, dass ein virtuelles „Hineingleiten“, bzw. „Hinausgleiten“ des Reizes simuliert wird, indem die Amplitude über einen Zeitraum von 500 ms entweder von 0 dB auf 60 dB erhöht, oder in umgekehrter Richtung, verringert wird. Dieses Verfahren wurde für die Adaptationsreize sowohl für den Reizbeginn als auch für das Reizende verwendet. Bei den stationären Reizen wurde nur der Reizbeginn mit dem Fenster geglättet, und bei den Testreizen wurde nur ein 100 ms langes Hann-Fenster für den Reizende angewandt (siehe Abbildung 2.1).

Im Laufe der Studie hat sich herausgestellt, wie wichtig der Einfluss von gleichen Reizen für das AEP ist. Um mögliche Habituationseffekte durch Reizwiederholungen zu vermeiden, wurden ab dem zweiten Experiment von jedem Reiz zehn Versionen erzeugt und präsentiert. Im speziellen Methodikteil der einzelnen Experimente wird genauer auf die Reize und die verwendeten Paradigmen eingegangen. Um die kontinuierliche Aufmerksamkeit seitens der Versuchspersonen zu gewährleisten, wurde zusätzlich eine visuelle Aufmerksamkeitsaufgabe gestellt. Auf einem CRT-Monitor (Monitorfrequenz: 60 Hz) wurden in randomisierter Abfolge Zahlen und Buchstaben ($1,1^\circ$ Schinkel) präsentiert. Die Probanden hatten die Aufgabe, gezeigte Zahlen mittels linker Maustaste zu bestätigen. Das Interstimulusintervall für diese Aufgabe betrug 10-15 Sekunden; eine

Kollision mit den auditorischen Testreizen wurde vermieden (Beer & Röder, 2004; Xiang et al., 2004).

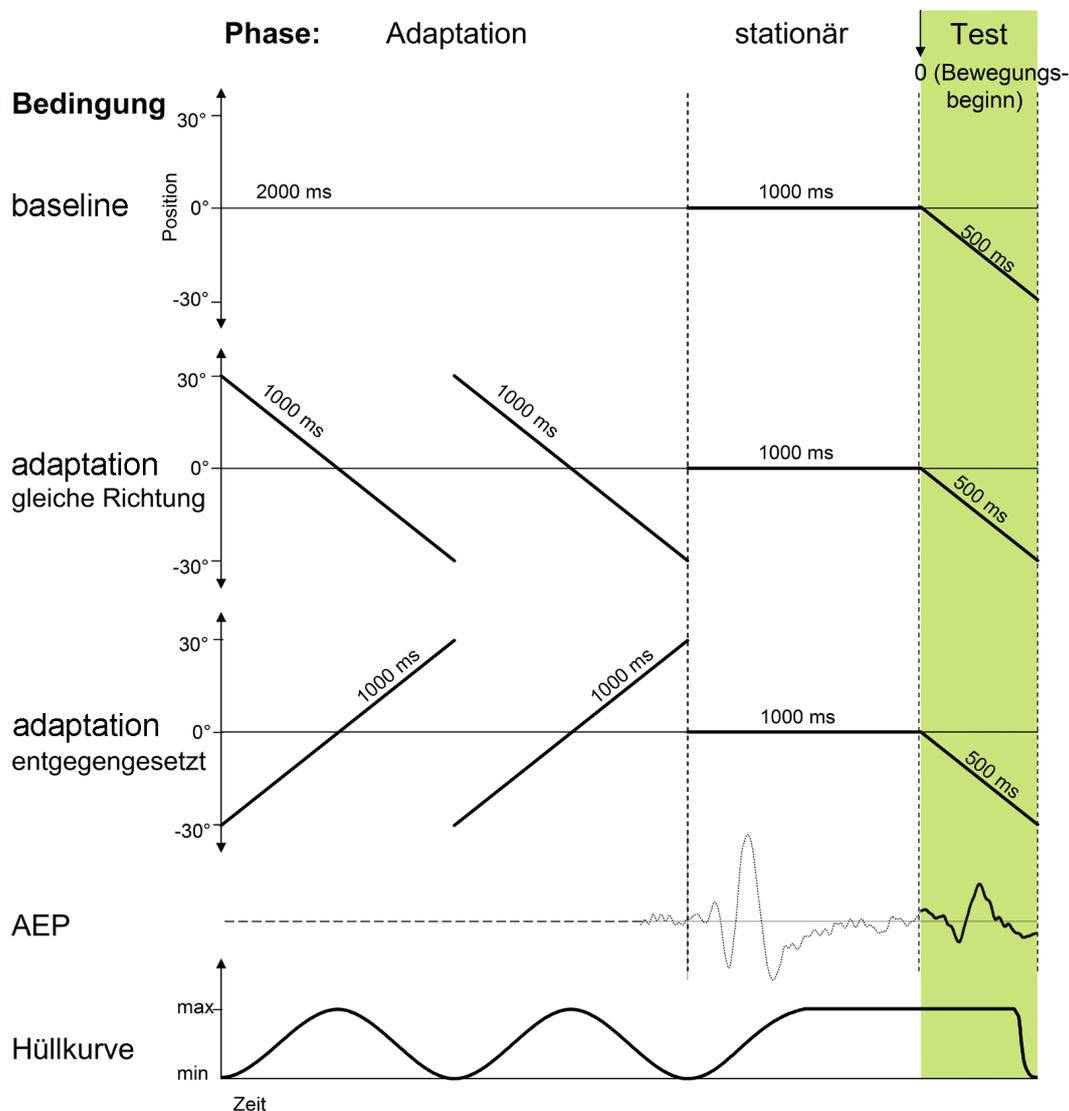


Abbildung 2.1: Schematische Darstellung des Paradigmas für die meisten der durchgeführten Experimente. Jede Bedingung besteht aus einer Adaptationsphase, einer Stationären Phase und der Testphase während der die AEPs gemessen wurden (siehe Schema in vorletzter Zeile, farbig hinterlegt). In der 2-sekündigen Adaptationsphase wird abhängig von der Bedingung entweder Ruhe oder ein Adaptationsreiz präsentiert. Die 500 ms Testphase mit dem Bewegungsbeginn schließt sich der 1-sekündigen Stationären Phase an. Diese Sequenz wurde zyklisch in jedem Block für jede Bedingung wiederholt. Die unterste Darstellung beschreibt die Amplitudenmodulation der Reize mit den beschriebenen Hann-Fenstern zur Vermeidung von störenden Effekten bei der Reizgebung, insbesondere durch Reizbeginn bzw. Reizende.

2.3 EEG Messungen

Das EEG wurde stets mit speziellen Hauben („Head Caps“, GVB Gelimed, Bad Segeberg) an 33 Kanälen, mit der Nase als Referenz, nach dem internationalen 10-20 System (American Encephalographic Society, 2006) abgeleitet und mit einem Verstärker (NuAmps, NeuroScan Labs, Sterling, VA, USA) verstärkt, gefiltert (Hochpass- und Tiefpassfilter bei 1 und 100 Hz) und mit 1000 Hz Abtastrate digitalisiert. Die Hauben wurden entsprechend unserer Anforderungen an die Elektrodenpositionierung angefertigt. Für die Detektion der Augenbewegungen wurde zusätzlich das vertikale EOG mit einer Elektrode über und einer unter dem linken Auge, und das horizontale EOG mit Elektroden an der rechten sowie der linken Schläfe gemessen. Die Widerstände der EEG- und EOG-Elektroden lagen bei den Ableitungen in der Regel unter 5 k Ω .

2.4 Psychoakustische Vormessungen

Für die im Teil 2.1 erwähnten Vortests zur Bewegungsdetektion der Probanden wurde ein „Two Alternative Forced Choice“ Paradigma (2AFC) verwendet, bei dem die Probanden mittels Maustasten anzeigen mussten, in welche Richtung (nach links oder nach rechts) sich der über Kopfhörer präsentierte Reiz bewegt hat. Pro Richtung wurden je 100 Reize in randomisierter Abfolge dargeboten. Sie bewegten sich mit einer Geschwindigkeit von 60° pro Sekunde von 0° nach links (-30°) oder rechts (+30°). Die Probanden sollten so schnell wie möglich antworten. Die Präsentation der Aufgabe sowie die Aufnahme der Antworten wurde mit der kommerziellen Software Presentation (Neurobehavioral Systems, Inc., San Francisco, USA) durchgeführt.

2.5 Versuchsaufbau EEG

Die Experimente 1 und 2 (Kapitel 3.1 und 3.2) wurden in einer schallgedämmten Kammer in den Räumlichkeiten der Klinik für Hals-, Nasen- und Ohrenheilkunde (HNO) am Universitätsklinikum Magdeburg durchgeführt. Ab Experiment 3 (Kapitel 3.3) wurde eine Audiometrikabine (IAC Industrial Acoustics Company, Niederkrüchten), ebenfalls in der Klinik der HNO, verwendet. Beide Messplätze mussten für die erforderlichen Bedingungen eingerichtet und angepasst werden, da die in dieser Arbeit beschriebenen Experimente dort zuvor in dieser Art noch nie gemessen wurden.

Die Darbietung der auditorischen Reize erfolgte über eine externe Soundkarte (24-bit soundcard SoundBlaster X-Fi 5.1, Creative Labs (IRL) Ltd) und Einsteckkopfhörer (ER-2, Etymotic Research Co., Elk Grove Village, IL, USA) mit einem Lautstärkepegel von 60 dB(A), getestet mit Brüel & Kjær Precision Sound Level Meter Typ 2235 und Artificial Ear Typ 4135. Die Reize wurden von einem Laptop (Samsung P55) mit Hilfe des Programms Presentation abgespielt, welches auch gleichzeitig die Aufzeichnung der Tastendrücke für die Aufmerksamkeitsaufgabe ermöglichte. Für das Senden und Empfangen von Triggersignalen war es erforderlich, eine geeignete Hardwarekomponente zu finden, da Presentation mit Parallelportanschlüssen arbeitet, der Laptop aber nicht über einen solchen verfügt. Nach einigen Produkttests hat sich die PCMCIA-Einsteckkarte von Quatech (B&B Electronics Mfg. Co., Ottawa, IL, USA) als beste Lösung erwiesen. Die Probanden saßen auf einem handelsüblichen Stuhl (ab Experiment 3 stand eine als Stuhl klappbare Ruheliege der Firma AGA Sanitärartikel GmbH, Löhne zur Verfügung), der Abstand zum Monitor für die Aufmerksamkeitsaufgabe betrug 120 cm.

2.6 Datenanalyse

Die Daten wurden offline mit den Programmen BrainVision Analyzer 2.0 (Brain Products, Gilching, Deutschland) und Igor Pro V6.1 (WaveMetrics, Inc., Lake Oswego, OR, USA) analysiert und für die weitere statistische Analyse vorbereitet. Hierfür wurden spezielle Prozeduren und Abläufe entwickelt, welche für jedes Experiment zur Anwendung kamen.

2.6.1 Vorbereitung der Rohdaten mit BrainVision Analyzer 2.0

Die Rohdaten wurden segmentiert und auf Artefakte hin untersucht. Jeder Durchlauf hatte nach der Segmentierung eine Länge von 1100 ms (100 ms vor dem Bewegungsbeginn und 1000 ms danach). Für die Artefaktkontrolle wurde jedes Segment gesichtet und bewertet. Ausgeschlossen wurden Durchläufe mit Augenbewegungen, welche durch das EOG aufgezeichnet wurden, Muskelartefakten oder anderen Signalstörungen. Anschließend wurden die Segmente jeder Bedingung zu einem Grandaverage zusammengefasst. Um die Ergebnisse besser mit anderen Arbeiten zum Bewegungsbeginn-AEP vergleichen zu können (Krumbholz et al., 2007; Getzmann, 2008, 2009) wurden die Daten neu referenziert, wofür der Mittelwert aus den Potentialen aller 33 EEG-Elektroden herangezogen wurde. Abschließend wurden die Daten für die weitere Bearbeitung in IGOR exportiert.

2.6.2 Bearbeitung der Daten mit Igor Pro V6.1

Die importierten Daten wurden digital gefiltert (Bandpassfilter 0,1 - 30 Hz) und Baseline - korrigiert. Das bedeutet, dass für die Amplitudenbestimmung der Potentiale eine Referenzgröße bestimmt wird, die den Nullwert für einen zeitlichen Bereich vor dem eigentlichen Testsignal repräsentiert. Zu diesem Zweck wurde das mittlere Potential aus den 100 ms vor dem Reizbeginn berechnet. Für die Betrachtung der Gruppenelektrode FC_G wurde ein Mittelwert aus den 5 Elektroden FC1, FC2, C3, Cz und C4 ermittelt. Sowohl für die Gruppenelektrode FC_G als auch für alle Einzelelektroden wurde ein Grand Mean mit Standardfehler und Standardabweichung über alle in die Auswertung einfließenden Probanden ermittelt.

2.7 Statistik

Nach der Bearbeitung und Vorbereitung der Daten erfolgte die statistische Auswertung. Hierfür wurden mehrere Verfahren und Programme angewendet.

2.7.1 Prüfung der Signifikanz der AEP-Komponenten

Für einen ersten Überblick über die statistische Aussagekraft der AEP Kurven aller Bedingungen wurden in Igor für alle Elektroden und die Gruppenelektrode FC_G laufende t-Tests durchgeführt. Damit ist es möglich, AEP Ausschläge zu ermitteln, welche sich signifikant von Null unterscheiden. Daher wurde als konservative Signifikanzschwelle ein Wert von $p < 0,001$, bei mindestens fünf aufeinanderfolgenden Zeitpunkten, festgelegt. Dabei ist anzumerken, dass dieses multiple Testen die statistische Aussage verfälschen kann, da es möglicherweise zu einer Überschätzung des Signifikanzniveaus kommt. Dieses Verfahren wurde in Experiment 1 anhand von AEPs ohne eigentlichen Reiz überprüft.

2.7.2 Einzelgipfelanalyse

An ausgewählten Elektroden im frontozentralen Bereich wurde eine Einzelgipfelanalyse für die AEP-Gipfel der jeweiligen Individuen in Igor durchgeführt. Zu diesem Zweck wurden bei allen Bedingungen und Probanden die AEP Kurven untersucht und die Peaks und die Latenzen für die cN1 und cP2 detektiert und objektiv nachgeprüft. Für die cN1 wurde dabei der Bereich zwischen 100 ms und 250 ms gewählt, für die cP2 der Bereich von 150 ms bis 300 ms. Zusätzlich zu den Einzelgipfelanalysen wurde für alle Bedingungen

der Abstand von cN1 zu cP2 ermittelt und statistisch ausgewertet. Dieses Verfahren hat sich in der quantitativen Analyse als verlässlich erwiesen und ermöglicht eine Einschätzung der Größenordnung der Antwort (Beauducel et al., 2000; Tremblay et al., 2001).

ANOVA

Zusätzlich zu den im Folgenden beschriebenen Student's t-Tests wurden die Daten aus der Einzelgipfelanalyse mittels Zwei-Weg-ANOVAs (Analysis of Variance) mit Messwiederholung, bzw. Ein-Weg-ANOVAs mit Messwiederholung, auf signifikante Unterschiede hin untersucht. Diese Berechnungen erfolgten mit dem Programm SigmaStat 3.5 (Systat Software GmbH, Erkrath, Deutschland).

Student's t-Test

Für jede Bedingung, sowohl einzeln als auch verbunden mit anderen Bedingungen, wurden dann sogenannte Student's t-Tests ausgeführt. Bei den einzelnen Bedingungen kam dabei ein ungepaarter t-Test zur Anwendung, bei dem signifikante Unterschiede der Daten gegen Null getestet werden. Zusätzlich wurde dieser Test auf die Quotienten der Bedingungen angewendet, bei denen dann aber gegen 100 % getestet wird. Gepaarte t-Tests wurden berechnet, um signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Bedingungen nachzuweisen.

Die Ergebnisse aus der Einzelgipfelanalyse wurden für multiples Testen sequentiell Bonferroni korrigiert (Holm, 1979), um einer Alphafehler-Kumulierung entgegenzuwirken. Zu diesem Zweck wird das globale α -Niveau zu gleichen Teilen auf die Einzeltests verteilt.

2.8 Psychoakustische Experimente

Nach Abschluss aller EEG Experimente wurden zwei Psychoakustik Experimente durchgeführt, um die Wahrnehmung der Reizähnlichkeit zu untersuchen. Zu diesem Zweck wurden fünf zufällig ausgewählte Reize, welche auch für die EEG Experimente verwendet wurden, in beliebigen Zweierkombinationen präsentiert. Die Probanden sollten nach jeder Darbietung mittels Mausclick angeben, ob sich beide Reize unterschieden haben oder ob sie genau gleich sind. Es wurden jeweils acht Durchläufe gemessen, wobei stets 110 Paare präsentiert wurden. In jedem Durchlauf gab es 55 gleiche und 55 unterschiedliche Paare.

Ein kurzer Vortest mit 30 Paarungen diente dazu, die Probanden mit den Reizen und der Aufgabe vertraut zu machen. Die präsentierten Reize waren 1-sekündige Adaptationsreize, welche sich von rechts nach links bewegten. Sie waren durch eine 300 ms lange Pause getrennt. Beginn und Ende einer jeden Präsentation wurden durch eine 200 ms, bzw. 100 ms, Ruhephase ergänzt, um einen abrupten Reizbeginn, bzw. Reizende, zu vermeiden (siehe Abbildung 2.2). Nach der Präsentation mussten sich die Versuchspersonen für eine Antwortmöglichkeit entscheiden. Erst danach wurde die nächste Präsentation gestartet. Die Auswertung der Ergebnisse orientierte sich an das in Kapitel 1.2.3 beschriebene Verfahren zur Ermittlung von d' aus der Signalentdeckungstheorie. Die genaue Berechnung erfolgte nach Macmillan (1993) und Stanislaw und Todorov (1999). Als Schwellenkriterium für eine gute Diskriminierbarkeit wurde $d'=1$ gewählt, da für diesen Wert der prozentuale Anteil von richtigen Antworten bei 76 % liegt (Hartmann, 2005, S. 544-545).

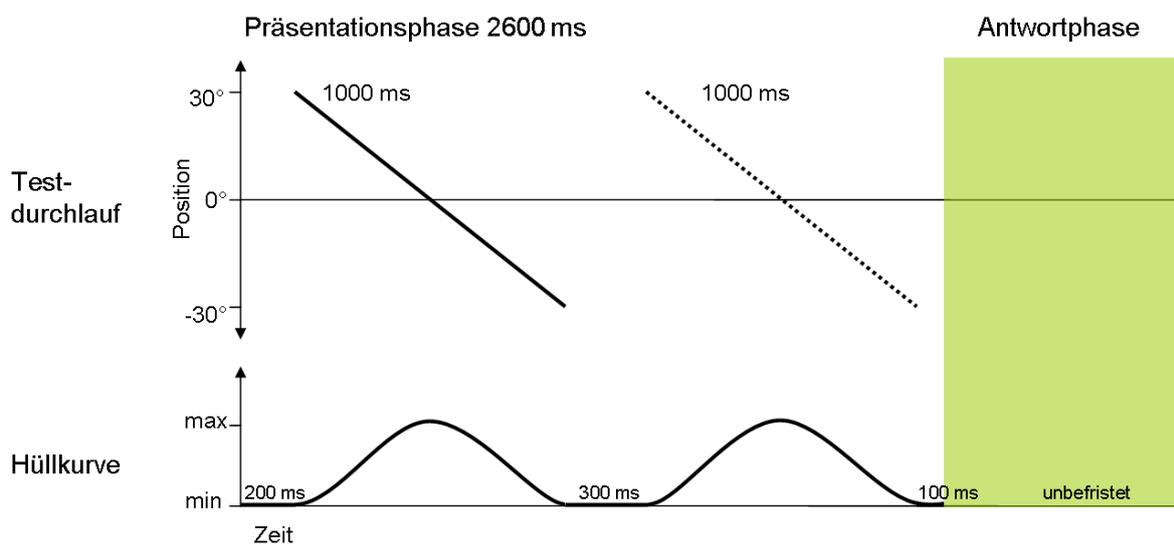


Abbildung 2.2: Schematische Darstellung des Paradigmas für die beiden psychoakustischen Experimente. Die Präsentationsphase beginnt mit 200 ms Ruhe, gefolgt von den zwei 1-sekündigen Testreizen, welche durch eine 300 ms Pause voneinander getrennt sind. Die zeitlich unbegrenzte Antwortphase schließt sich der abschließenden 100 ms Ruhephase an. Die unterste Darstellung beschreibt die Amplitudenmodulation der Reize mit den beschriebenen Hann-Fenstern.

Kapitel 3

Experimenteller Teil

In diesem Kapitel werden die aufeinander aufbauenden Einzelexperimente im Detail beschrieben. Aufbauend auf Pilotexperimenten wurden vier Aspekte des Bewegungsbeginn-AEPs systematisch untersucht.

- I Charakterisierung des Bewegungsbeginn-AEPs in Abhängigkeit von der Vorgeschichte (Experiment 1, Abschnitt 3.1).
- II Richtungsspezifische Effekte der Vorgeschichte (Experiment 2, Abschnitt 3.2).
- III Einfluss der Reizähnlichkeit auf die Effekte der Vorgeschichte (Experimente 3 bis 5, Abschnitt 3.3).
- IV Untersuchung der Richtungsspezifität mit einem geeigneten Design (Experimente 6 und 7, Abschnitt 3.4).

Eine kurze Übersicht zu diesen Experimenten, mit wichtigen experimentellen Parametern, sowie den wesentlichen Ergebnissen und Schlussfolgerungen, ist in der Tabelle 3.1 dargestellt. Vor jeder EEG Messung wurde ein Verhaltenstest am Computer absolviert, um zu überprüfen ob die Probanden die auditorisch präsentierten Bewegungsrichtungen differenzieren konnten (siehe Kapitel 2.4). Dieser Test wurde auch für alle Probanden, die im Laufe der Zeit neu hinzugekommen sind, durchgeführt. Der Anteil der richtigen Antworten lag bei 91,5-100 % (Median 98,5 %).

Zusätzlich zu den EEG-Experimenten wurden zwei Psychoakustikexperimente durchgeführt, um die Effekte der Reizähnlichkeit mit Verhaltensdaten zu untersuchen. Sie werden in den Abschnitten 3.5 und 3.6 erläutert. Die verwendete Nomenklatur bestimmter Fachbegriffe ist in der Tabelle 4.1 aufgelistet.

| EEG - Experimente | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|---------------------------------|-------------------------------------------------|-------------------------------------|---------------------------------------------------------------|-----------|
| Ziel | Bewegungs-AEP | Bewegungs-vorgeschichte | Reizwiederholungen | Reizwiederholungen | Reizwiederholungen | Reizwiederholungen | Optimiertes Design: Bewegungsvorgeschichte | |
| # Probanden teilgenommen # ausgeschlossen wg. EEG Artefakten # ausgeschlossen wg. Amplitudenkriterium Probanden | 16 | 25 | 10 | 10 | 4 | 4 | 17 | 15 |
| Summe Auswertung | 16 | 18 | 10 | 10 | 4 | 4 | 12 | 12 |
| # Testreizvarianten | 1 | 10 | 10 | 2 | 1/10 | 1/10 | 10 | 10 |
| # Adaptationsreizvarianten davon randomisiert präsentiert | 1 | 10 | 10 | 2 | 1/10 | 1/10 | 10 | 10 |
| t Testphase | 500ms | 500ms | 500ms | 500ms | 500ms | 500ms | 500ms | 500ms |
| # Präsentation Testphase | 1 | 6 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| t Adaptationsphase | 2s | 9s | 2s | 2s | 2s | 2s | 2s | 2s |
| # Adaptationsrichtungen # davon stationär | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 |
| # Testrichtungen # davon stationär | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Testrichtungen gemischt | 1 | x | | | | | | |
| Testelektrode | FC1, FC2, Cz | FCZ | FCZ | FCZ | FCZ | FCZ | FCZ | FCZ |
| cP2-cN1 | n.s. | as < b ** | as < b ** ao < b ** ao < as * | n.s. | n.s. | n.s. | as < b *** ao < b * as < ao * b < as ** | as < m ** |
| cN1 | b < as ** | b < as * | n.s. as < b * ao < b * | ao < b * | 1/1 b < as * | 10/10 as < b * | ao < as * | n.s. |
| cP2 | b < as ** | n.s. | as < b * ao < b * | n.s. | 10/10 as < b * | 10/10 as < b * | n.s. | n.s. |
| Ergebnisse | Typisches AEP; Positivierung durch Vorgeschichte. | Richtungsspezifische Effekte: Amplitudenverkleinerung bei as. | Amplitudenverkleinerung an cP2; paradoxe richtungsspez. Effekte | Amplitudenverkleinerung an cN1. | Reproduzierbarkeit von Experiment 1 | Reproduzierbarkeit von Experiment 1 | Richtungsspezifische Effekte: Amplitudenverkleinerung bei as. | |
| | | | | | Einflüsse der Anzahl der Reizvarianten auf AEP. | | | |

Tabelle 3.1: Gegenüberstellung der Methodik und Ergebnisse aller EEG Experimente ($b = \text{baseline}$, $as = \text{adaptation same}$, $ao = \text{adaptation opposite}$, $m = \text{matched noise}$, $* p < 0,05$, $** p < 0,01$, $*** p < 0,0004$). Ab Experiment 6 wurde ein optimiertes Design angewendet, wobei sowohl jegliche Wiederholung von Reizen vermieden wurde, als auch die Einführung eines Schwellenkriteriums ($cP2-cN1(b) > 1 \mu V$) einen Effekt dritter Ordnung berücksichtigt.

3.1 Bewegungsbeginn-AEP und Einfluss der Vorgeschichte - Experiment 1

Wie in Kapitel 1.1.2 beschrieben, lassen sich Bewegungsdetektoren im EEG mit einem Adaptationsparadigma untersuchen, wobei insbesondere deren Eigenschaft der Richtungsspezifität ausgenutzt wird. Für die visuelle Sinnesmodalität konnte bereits erfolgreich nachgewiesen werden, dass die Adaptation auf einen visuellen Bewegungsreiz einen tiefgreifenden Einfluss auf das VEP des Bewegungsbeginns hat. Dieser Effekt wurde mit diesem ersten Experiment auch für das auditorische Bewegungspotential untersucht. Ziel dieses Experimentes war es, (a) die Topographie und die zeitliche Charakteristik des Bewegungsbeginn-AEPs zu beschreiben und (b) den Einfluss von Bewegungsvorgeschichte auf das AEP des Bewegungsbeginns herauszustellen. Zu diesem Zweck wurden Bedingungen mit kurzer und langer Bewegungsvorgeschichte gemessen und die AEPs des Bewegungsbeginns miteinander verglichen. Dabei wurden ausgeprägte Effekte beobachtet. Die Ergebnisse dieses Experimentes wurden bereits in *Experimental Brain Research* publiziert (Grzeschik et al., 2010) und auf der Tagung der Neurowissenschaftlichen Gesellschaft vorgestellt (Grzeschik et al., 2011).

3.1.1 Methoden

Probanden

An diesem Experiment nahmen 16 gesunde Probanden im Alter von 19 bis 35 Jahren teil (mittleres Alter: 28, 15 Rechtshänder, 9 weiblich). Die Probandenauswahl ist in Kapitel 2.1 dargestellt.

Reize

Die in diesem Experiment verwendeten Reize sind in Kapitel 2.2 beschrieben. Es wurden drei Bedingungen gemessen:

- *no onset (no)*: Testreiz ohne Bewegung in der Mitte, ohne Adaptation,
- *baseline (b)*: Testreiz von der Mitte nach links, ohne Adaptation und
- *adaptation (a)*: Testreiz von der Mitte nach links, mit Adaptation in die selbe Richtung (RL).

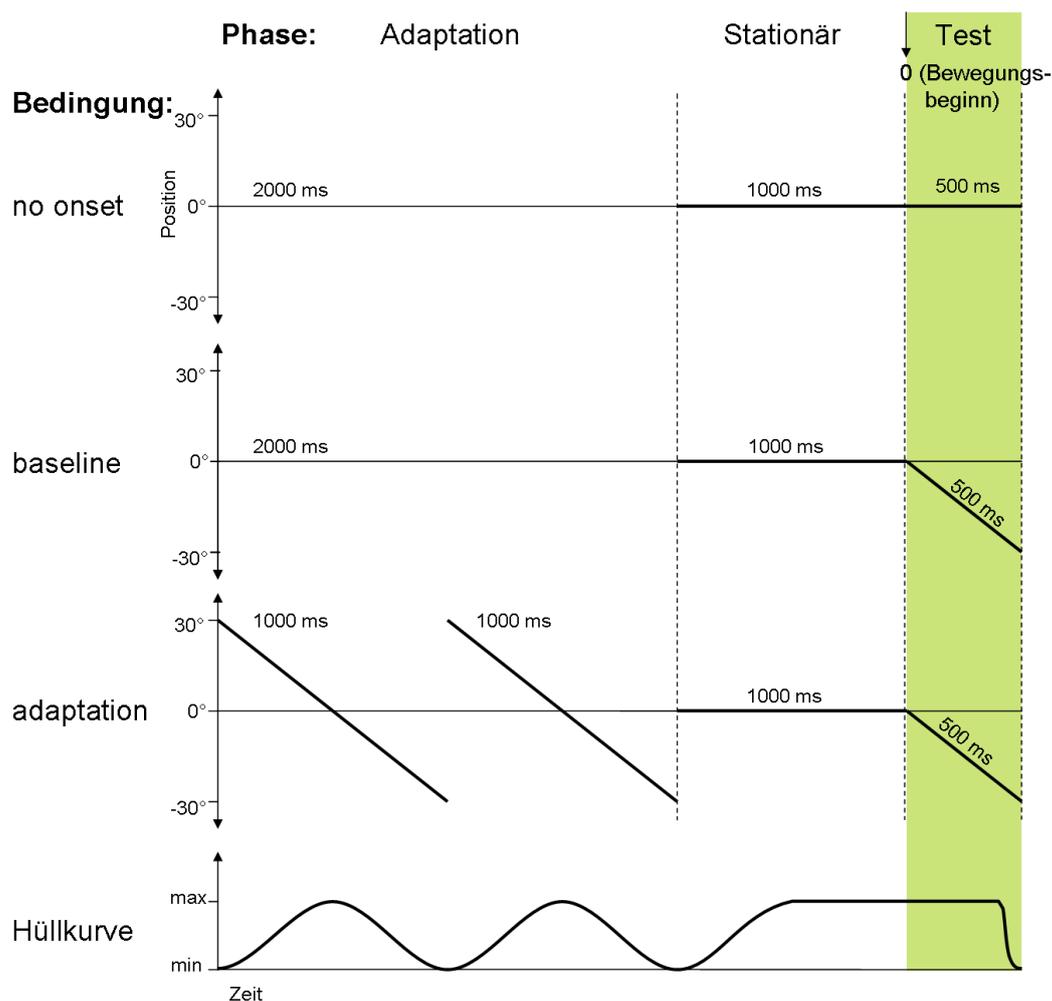


Abbildung 3.1: Schematische Darstellung des Paradigmas für Experiment 1. Jede Bedingung besteht aus einer Adaptationsphase, einer Stationären Phase und der Testphase (farbig unterlegt), während der die AEPs gemessen wurden. In der 2-sekündigen Adaptationsphase wird abhängig von der Bedingung entweder Ruhe oder ein Adaptationsreiz von rechts nach links präsentiert. Die 500 ms Testphase mit dem Bewegungsbeginn schließt sich der 1-sekündigen Stationären Phase an. Dabei wurde entweder ein stationärer oder ein bewegter Testreiz gezeigt. Diese Sequenz wurde zyklisch in jedem Block für jede Bedingung wiederholt. Die unterste Darstellung beschreibt die Amplitudenmodulation der Reize mit den beschriebenen Hann-Fenstern zur Vermeidung von störenden Effekten bei der Reizgebung, insbesondere durch Reizbeginn bzw. Reizende.

Diese waren wiederum in drei Phasen aufgeteilt: *Adaptationsphase*, *Stationäre Phase* und *Testphase*. Die Adaptationsphase hatte eine Dauer von 2 Sekunden, die Stationäre Phase eine Dauer von 1 Sekunde und die Testphase eine Dauer von 500 ms (siehe Abbildung 3.1). Jede Bedingung wurde zweimal in dem Schema „no, b, a, a, b, no“, bzw. „no, a, b, b, a, no“ für je eine Hälfte der Probanden, präsentiert, wobei zwischen dem zweiten *adaptation* Block und dem zweiten *baseline* Block eine Pause von mindestens 5 Minu-

ten eingefügt wurde, um Adaptationseffekte durch die zuvor dargebotene Bedingung zu minimieren. Pro Bedingung wurden 2x100 Testreize aufgenommen. Von allen präsentierten Reizen wurde nur eine Version verwendet (vgl. Kapitel 2.2). Die Bedingung *baseline* diente dazu, Bewegungsbeginn-AEPs nach einer kurzen Bewegungsvorgeschichte zu ermitteln (Tastverhältnis für Bewegung 14%), in Anlehnung an Getzmann (2009). Hierfür wurde in der Adaptationsphase kein Reiz, in der Stationären Phase ein stationärer Reiz und in der Testphase ein Testreiz mit Bewegungsbeginn präsentiert, welcher sich virtuell von 0° nach links (-30°) bewegte. Mit der Bedingung *adaptation* sollte untersucht werden, welchen Einfluss eine lange Bewegungsvorgeschichte (Tastverhältnis für Bewegung 71%) auf das Bewegungsbeginn-AEP hat. In der Adaptationsphase wurden zwei 1-sekündige Reize präsentiert, die sich von rechts (+30°) nach links (-30°) bewegten. Die Stationäre Phase und die Testphase waren die gleichen wie für die Bedingung *baseline*. Zusätzlich wurde zu Beginn jeder Adaptation eine 1-minütige Voradaptation (60 Adaptationsreize von 1 Sekunde Länge) durchgeführt. Um zu testen, ob das untersuchte AEP wirklich auf Bewegung oder nur auf Reizänderung zurückzuführen ist, wurde die Bedingung *no onset* als Kontrolle gemessen. Sie unterscheidet sich im Aufbau von der Bedingung *baseline* dadurch, dass der Reiz in der Testphase stationär bleibt. Somit sollte durch das Ausbleiben eines Bewegungsreizes kein Bewegungsbeginn-AEP ausgelöst werden. Diese Bedingung diente auch der Validierung des statistischen Vorgehens bezüglich der Problematik des multiplen Testens bei den angewendeten laufenden t-Tests.

Nachdem Artefakte gemäß Kapitel 2.6 entfernt wurden, wurden pro Versuchsperson mindestens 130 auswertbare Durchläufe pro Bedingung erhalten.

3.1.2 Ergebnisse

Für die Bedingung *baseline* wurden die typischen AEPs für einen Bewegungsbeginn, die schon in vorherigen Studien beschrieben wurden (Krumbholz et al., 2007; Getzmann, 2009; Getzmann & Lewald, 2010a), erhalten. Die Antwort wurde von einem negativen Ausschlag um 180 ms (cN1) und einem positiven Ausschlag um 250 ms dominiert. Mit laufenden t-Tests wurden für beide Ausschläge an den frontozentralen Elektroden FC1, Cz und FC2 hochsignifikante Unterschiede von Null nachgewiesen ($p < 0,001$, siehe Kapitel 2.7.1). Weitere signifikante Ausschläge traten bei C3, C4, T8 und, in invertierter Polarität, bei P8 und A1 auf (siehe Abbildung 3.2, schwarze Linie). Auch für die Bedingung *adaptation* konnten durch laufende t-Tests signifikante Ausschläge an den Elektroden FC1, Cz, FC2, C3, C4, P8 und A1 nachgewiesen werden. Zusätzlich zeigten die frontalen Ableitungen F3, Fz, F4, FC5 und die über den okzipitalen/parietalen Arealen gelegenen TP8, Pz, P4, P7,

PO3, PO4, O1, Oz und A2 signifikante Antworten (siehe Abbildung 3.2, graue Linie). Wie schon bei der Bedingung *baseline* waren auch hier die AEPs im frontozentralen Bereich, im Vergleich zu denen im okzipitalen/parietalen Bereich, umgekehrt polarisiert. Dennoch gab es einen bemerkenswerten Unterschied zwischen den Kurven der AEPs von der Bedingung *baseline* und denen der AEPs von der Bedingung *adaptation*. Letztere zeigten eine Verschiebung in den positiven μV -Bereich im Zeitraum von ca. 100 ms bis 300 ms. Dieser Unterschied konnte durch die Bildung der AEP-Differenzen beider Bedingungen, und die Testung auf deren Signifikanz hin, bestätigt werden (Abbildung 3.3). Für die Elektroden FC1, Cz und FC2 wurde an den cP2 Amplituden mit Einzelgipfelanalysen ($n = 16$, Verfahren in Kapitel 2.7.2 beschrieben) und einer Zwei-Weg-ANOVA mit Messwiederholung (Faktor 1: Bedingung, Faktor 2: Elektrode, $p \leq 0,001$) ein signifikanter Unterschied beider Bedingungen belegt. Für die Latenzen wurden keine signifikanten Effekte beobachtet. Gepaarte t-Tests, post-hoc sequentiell Bonferroni korrigiert, ergaben folgende p-Werte: FC1: $p = 0,0015$, Cz: $p = 0,002$, FC2: $p = 0,0015$. Der zusätzlich durchgeführte ungepaarte t-Test für die Differenz beider Bedingungen zeigte, dass sich die AEP-Werte signifikant von Null unterschieden: FC1: $p = 9,7 \times 10^{-6}$, Cz: $p = 1,3 \times 10^{-6}$, FC2: $p = 5,9 \times 10^{-6}$ ($n = 16$, post-hoc sequentiell Bonferroni korrigiert, siehe Abbildung 3.5). Für die Gipfeldifferenz cN1-cP2 hingegen wurden keine Signifikanzen beobachtet. Dies zeigt, dass der gesamte AEP Komplex der Bedingung *adaptation* positiviert ist (siehe Abbildung 3.4). Die als Kontrolle gemessene Bedingung *no onset* hingegen zeigte weder einen typischen Kurvenverlauf der AEPs in Hinblick auf Bewegungsbeginn oder andere Reizveränderung, noch konnten signifikante Ausschläge an den Elektroden mit laufendem t-Test nachgewiesen werden (Abbildung 3.6). Dies unterstreicht die Wirksamkeit der Wahl des Kriteriums zur Vermeidung von falsch positiven Signifikanztests durch multiples Testen bei Anwendung eines laufenden t-Tests (siehe Kapitel 2.7.1 in „Allgemeine Methodik“).

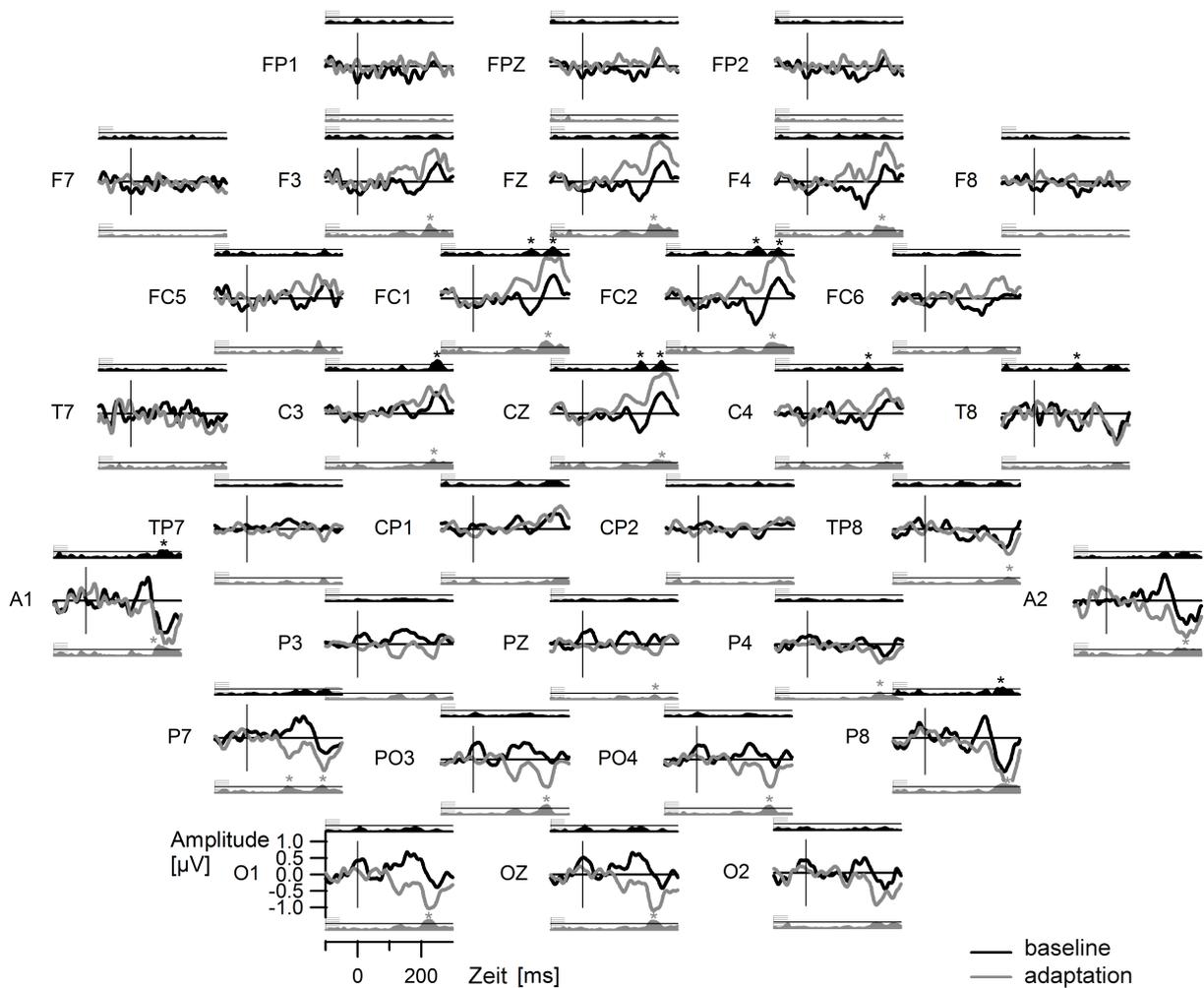


Abbildung 3.2: Topographie der Grand Mean Kurve des Bewegungsbeginn-AEPs für die Bedingungen *baseline* und *adaptation* ($n=16$). Der Bewegungsbeginn, d.h. Beginn der Testphase, wird durch die vertikale Linie gekennzeichnet. Jedes Feld besteht aus zwei Darstellungen: Ausschlag vs. Zeit und logarithmisierten p -Wert vs. Zeit. Letztere ist logarithmisch skaliert von 10^0 bis 10^{-7} (Skala ist links neben jeder Kurve), $p < 0,001$ wird dabei durch eine horizontale Linie angegeben. Ausschläge, die sich signifikant von 0 unterscheiden ($p < 0,001$ für mindestens fünf aufeinanderfolgende Zeitpunkte, siehe Kapitel 2.7 „Allgemeine Methodik“) werden durch „*“ angezeigt. Die typische Antwort mit den *cN1* und *cP2* Ausschlägen, und deren Verschiebung in den positiven Bereich bei *adaptation*, ist besonders im frontozentralen Bereich signifikant.

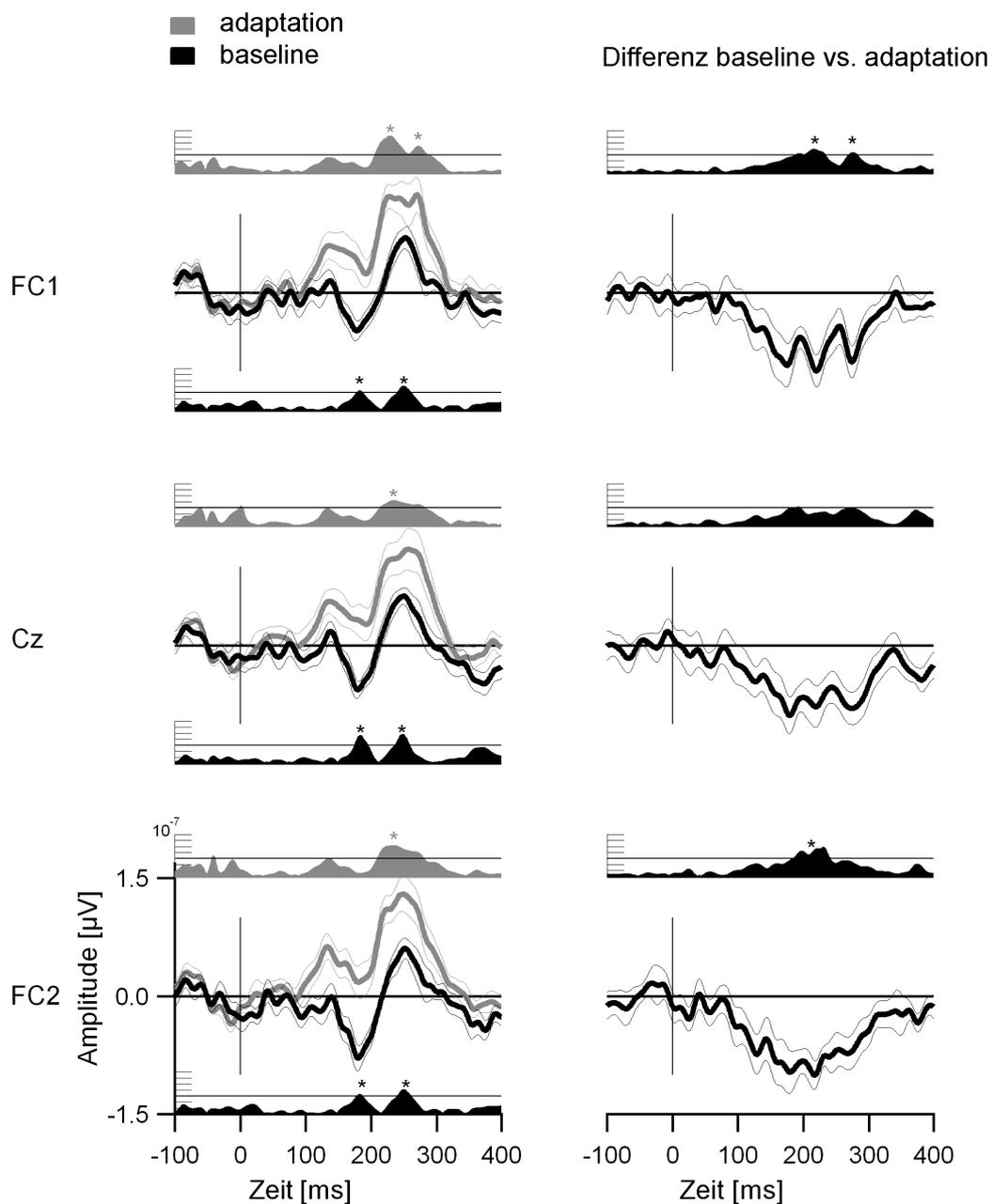


Abbildung 3.3: Grand Mean Kurven (\pm SEM, $n=16$) der Elektroden Fc1, Cz und Fc2 für die beiden Bedingungen baseline und adaptation (links) und deren Differenz (rechts). Ausschläge, die sich signifikant von 0 unterscheiden ($p < 0,001$ für mindestens fünf aufeinanderfolgende Zeitpunkte, siehe Kapitel 2.7 „Allgemeine Methodik“) werden durch „*“ angezeigt. Konventionen wie für Abbildung 3.2.

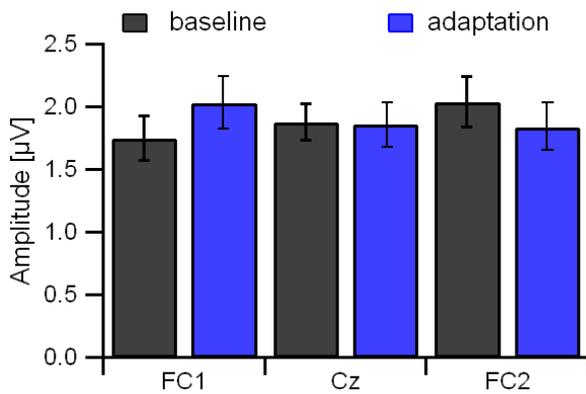


Abbildung 3.4: *cN1-cP2* Amplituden aus *Experiment 1* für die Bedingungen *baseline* und *adaptation* ($n = 16, \pm SEM$) aus der Einzelgipfelanalyse aller Versuchspersonen an den Elektroden *FC1*, *Cz* und *FC2*. Signifikante Unterschiede zwischen beiden Bedingungen wurden nicht beobachtet.

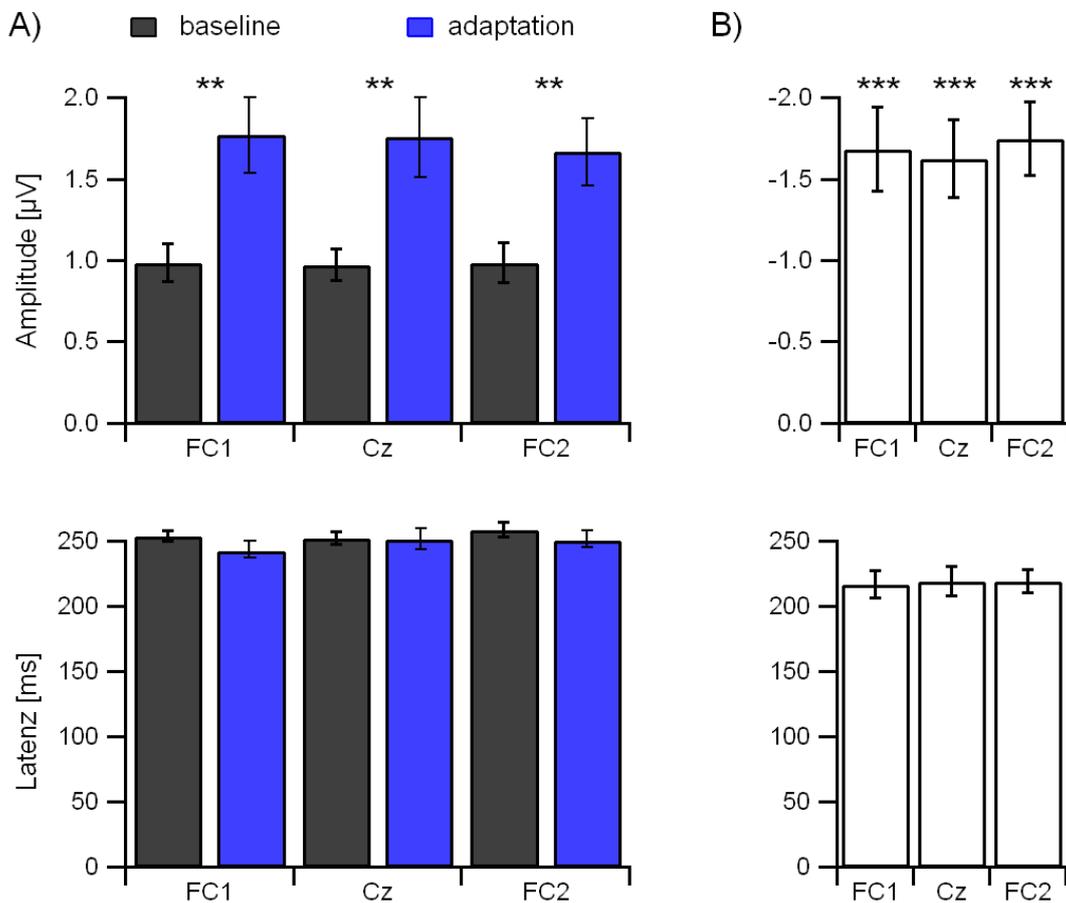


Abbildung 3.5: *cP2* Amplituden und Latenzen für beide Bedingungen (A) und der Differenz aus beiden (B) aus der Einzelgipfelanalyse für die Elektroden *FC1*, *Cz* und *FC2*. Signifikanzschwellen sind als „**“ für $p < 0,01$, und „***“ für $p < 0,001$ gekennzeichnet (Siehe Kapitel 3.1.2, Statistik).

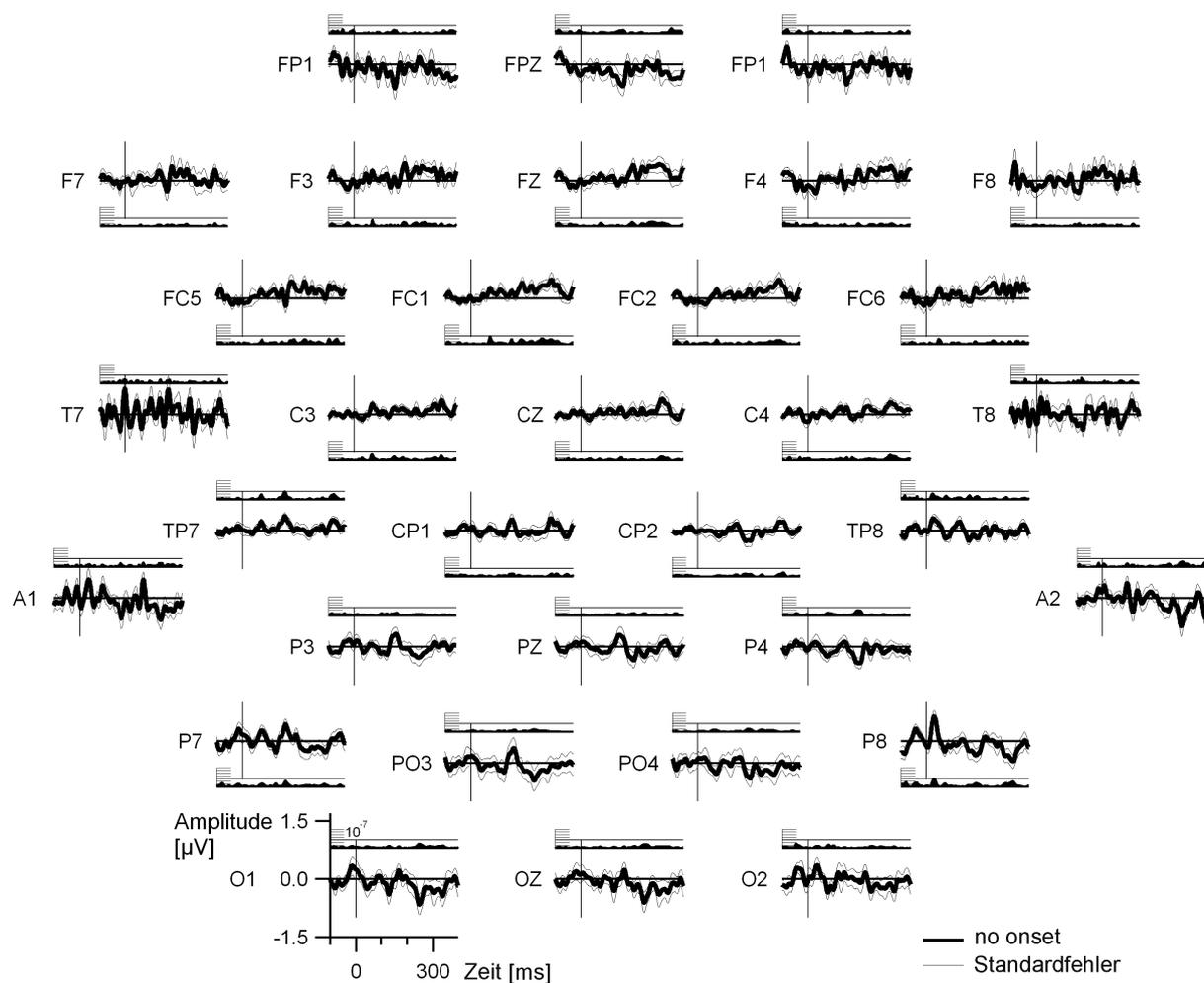


Abbildung 3.6: Topographie der Grand Mean Kurve des Bewegungsbeginn-AEPs für die Bedingung no onset (\pm SEM, $n = 16$). Legende wie bei Abbildung 3.2. Die Präsentation des stationären Reizes in der Testphase führte weder zu dem typischen Bewegungsbeginn-Potential noch zu signifikanten Ausschlägen im gesamten Kurvenverlauf der AEPs.

3.1.3 Diskussion

Entsprechend vorangegangener Studien (Krumbholz et al., 2007; Getzmann, 2009; Getzmann & Lewald, 2010a) wurde eine frontozentrale Antwort, dominiert durch cN1 und cP2, durch einen Bewegungsbeginn ohne unmittelbare Bewegungsvorgeschichte (Bedingung *baseline*) hervorgerufen. Auffällig ist hingegen, dass eine Adaptation zu einer Positionierung der Antwort in einem Zeitfenster von 160-270 ms führte. Dadurch wurde gezeigt, dass das Bewegungsbeginn-AEP stark von der Bewegungsvorgeschichte abhängt. Auf der einen Seite macht es deutlich, wie wichtig die Beachtung der Vorgeschichte beim Vergleich von Bewegungsbeginn-AEPs anderer Studien ist, da eine unterschiedliche Vorgeschichte

auch eine andere Antwort im Bewegungsbeginn-AEP hervorrufen kann. Auf der anderen Seite unterstreichen die vorliegenden Ergebnisse, dass Adaptation ein Ansatz sein kann, um die verschiedenen Komponenten des Bewegungsbeginn-AEPs zu identifizieren und die neuronalen Mechanismen der auditorischen Bewegungswahrnehmung im Menschen zu untersuchen.

Topographie der Antworten

Die dem Bewegungsbeginn-AEP zugrunde liegenden neuronalen Generatoren evozieren Antworten in verschiedenen kortikalen Bereichen. Interessanterweise scheinen die frontozentralen Antworten im Vergleich zu okzipitalen-parietalen Antworten umgekehrt polarisiert zu sein, was auch schon in anderen Studien ([beispielsweise Getzmann und Lewald (2010b)] gezeigt werden konnte. Einerseits kann das mit den unterschiedlichen räumlichen Eigenschaften der zugrunde liegenden Netzwerke zusammenhängen, andererseits kann es an der gemittelten Referenz aus allen 33 Kanälen liegen. Die Verwendung dieser führt zwar zu einem geringen Signal-Rausch-Verhältnis, und damit zu einer verbesserten Qualität der Daten, aber auch zu einer Streuung und Umpolung der abgeleiteten Potentiale (Desmedt & Tomberg, 1990; Desmedt et al., 1993). Bemerkenswerterweise spiegelt sich diese Umpolung auch bei der Bedingung *adaptation* und der Differenz aus *baseline* vs. *adaptation* wider. Auch wenn bei allen Bedingungen die selben neuronalen Mechanismen zugrunde liegen, so scheint doch die Aktivierung bei der Bedingung *adaptation* etwas breiter gestreut zu sein als bei *baseline* [*baseline*: hauptsächlich frontozentral: FC1, Cz, FC2, C3, C4, T8, P8, A1; *adaptation*: FC1, Cz, FC2, FC5, C3, C4, F3, Fz, F4 (frontozentral) und TP8, T8, Pz, P4, P7, PO3, PO4, O1, Oz, A1, A2 (okzipital/parietal)]. Das lässt darauf schließen, dass jeweils andere Generatoren pro Bedingung angesprochen werden und erfordert weitere Untersuchungen.

Mechanismen für die Erzeugung des Bewegungsbeginn-AEPs

In dem vorgestellten Experiment wurde, wie in einer Anzahl vorangegangener Studien (Krumbholz et al., 2007; Getzmann, 2009; Getzmann & Lewald, 2010b), darauf geachtet, ein durch einfache akustische Reize (Rauschbeginn) ausgelöstes AEP von dem durch eine virtuelle akustische Bewegung ausgelösten AEP zu unterscheiden. Das wurde erreicht, indem ein zeitlicher Abstand zwischen Rauschbeginn und Bewegungsbeginn eingefügt wurde. So kann sichergestellt werden, dass das getestete AEP durch die akustische Bewegung ausgelöst wird. Trotzdem muss beachtet werden, dass nicht nur Mechanismen zur Bewegungsverarbeitung von einem solchen Reiz aktiviert werden. Vielmehr werden mehrere

Prozesse ausgelöst, welche zu den evozierten neuronalen Antworten beitragen könnten, von denen aber nur ein Prozess echte auditorische Bewegungserkennung ist (Wagner et al., 1997). Weitere Prozesse könnten durch interaurale Reizunterschiede, Lautstärkeänderung oder Positionsänderungen aktiviert werden, welche unabhängig von der Bewegungsrichtung ist. Dadurch könnten verschiedene neuronale Generatoren für das Auslösen des AEPs verantwortlich sein. Um mit Sicherheit sagen zu können, welche Generatoren und Mechanismen für das Bewegungsbeginn-AEP verantwortlich sind, müssen zunächst Wege gefunden werden, diese bewegungsspezifischen Komponenten genau zu isolieren und zu untersuchen. Hilfreich ist dabei die Tatsache, dass Adaptationsprozesse in der auditorischen Bewegungswahrnehmung in einem Zeitbereich von Sekunden stattfinden (Neelon & Jenison, 2004). Des Weiteren ist bekannt, dass diese neuronalen Generatoren, sogenannte Bewegungsdetektoren, eine Richtungsspezifität aufweisen (vgl. Kapitel 1.1.2). Ein Adaptationsexperiment, welches diese Eigenschaften berücksichtigt, sollte also mindestens zwei verschiedene Bewegungsrichtungen für die Adaptation anbieten.

3.2 Einfluss der Bewegungsrichtung der Vorgeschichte auf Bewegungsbeginn-AEPs - Experiment 2

Die Ergebnisse aus dem vorangegangenen Experiment haben gezeigt, dass die Vorgeschichte einen wichtigen Einfluss auf das Bewegungsbeginn-AEP haben kann. Für das in diesem Kapitel beschriebene Folgeexperiment wurde der Einfluss der Bewegungsvorgeschichte untersucht. Dafür wurde eine zweite Bewegungsrichtung eingeführt, welche entgegengesetzt zu der in Experiment 1 eingeführten Bewegungsrichtung verläuft. Die Präsentation von zwei entgegengesetzten Bewegungsrichtungen erlaubt zu prüfen, ob Bewegungsdetektoren zum Bewegungsbeginn-AEP beitragen, denn diese Detektoren zeichnen sich durch die Richtungsspezifität ihrer Antwort aus (vgl. Kapitel 1.1.2). Des Weiteren wurde das Paradigma verändert, um eine stärkere Adaptationstiefe zu erzielen. Die AEPs des Bewegungsbeginns ohne und mit Bewegungsvorgeschichte, in gleicher oder entgegengesetzter Richtung, wurden miteinander verglichen, und ein Amplitudeneffekt an cN1 nachgewiesen. Die Ergebnisse dieses Experimentes wurden auf der Tagung der Society of Neuroscience (SfN) vorgestellt (Hoffmann et al., 2010).

3.2.1 Methoden

Probanden

An diesem Experiment nahmen 25 gesunde Probanden im Alter von 18 bis 42 Jahren teil (mittleres Alter: 28, 24 Rechtshänder, 15 weiblich). Die Probandenauswahl ist in Kapitel 2.1 dargestellt. Die Daten von sieben Probanden wurden nicht in die weitere Analyse einbezogen (1 Proband: exzessive Muskelartefakte, 6 Probanden: ausgeprägte Alphawellen). Somit flossen die Daten von 18 Probanden in die Gesamtanalyse ein.

Reize

Die in diesem Experiment verwendeten Reize wurden bereits in Kapitel 2.2 beschrieben. Es wurden drei Bedingungen gemessen:

- *baseline (b)*: Testreiz von der Mitte nach links oder rechts, ohne Adaptation,
- *adaptation leftward (arl)*: Testreiz von der Mitte nach links oder rechts, mit Adaptation von rechts nach links und
- *adaptation rightward (alr)*: Testreiz von der Mitte nach links oder rechts, mit Adaptation von links nach rechts.

Diese waren wiederum in drei Phasen aufgeteilt: *Adaptationsphase*, *Stationäre Phase* und *Testphase*. Die Adaptationsphase hatte eine Dauer von 9 Sekunden, die Stationäre Phase eine Dauer von 1 Sekunde und die Testphase eine Dauer von 500 ms (siehe Abbildung 3.7). Stationäre Phase und Testphase wurden sechsmal wiederholt. Jede Bedingung wurde zweimal präsentiert, um bedingungsübergreifende Adaptationseffekte zu minimieren wurden drei Pausen *pause (p)* von mindestens 5 Minuten eingefügt, wodurch das gesamte Messschema „b, arl, p, alr, alr, p, arl, p, b“, bzw. „b, alr, p, arl, arl, p, alr, p, b“ für je eine Hälfte der Probanden, betrug.

Von den Testreizen und Stationären Reizen wurden je zehn Versionen verwendet. Auch von den Adaptationsreizen (9 Sekunden) wurden zehn Versionen präsentiert, welche jeweils durch eine neunmalige Aneinanderreihung desselben 1-Sekunden-Reizes zusammengesetzt waren, und somit trotzdem noch ein Effekt durch Reizwiederholung ausgelöst werden konnte. Die Bedingung *baseline* diente dazu, Bewegungsbeginn-AEPs nach einer kurzen Bewegungsvorgeschichte, in Anlehnung an Getzmann (2009) und Grzeschik et al. (2010), zu ermitteln (Tastverhältnis für Bewegung 17%). Hierfür wurde in der Adaptationsphase kein Reiz, in der Stationären Phase ein stationärer Reiz und in der Testphase ein Testreiz mit Bewegungsbeginn präsentiert, welcher sich virtuell von

0° nach links (-30°) oder nach rechts (+30°) bewegte. Die Testreize (102 Präsentationen pro Block) wurden so präsentiert, dass die beiden Testrichtungen in randomisierter Reihenfolge abgespielt wurden (siehe Abbildung 3.7). Mit den Bedingungen *adaptation leftward* und *adaptation rightward* sollte untersucht werden, welchen Einfluss eine lange Bewegungsvorgeschichte (Tastverhältnis für Bewegung 67%) und die Bewegungsrichtung auf das Bewegungsbeginn-AEP haben. In der Adaptationsphase wurden neun 1-sekündige Reize präsentiert, die sich von rechts (+30°) nach links (-30°) (arl), bzw. von links (-30°) nach rechts (+30°) (alr) bewegten. Die Stationäre Phase und die Testphase waren die gleichen wie für die Bedingung *baseline*. Zusätzlich wurde zu Beginn jedes Adaptationsblockes eine 1-minütige Voradaptation (60 Adaptationsreize von 1 Sekunde Länge) durchgeführt.

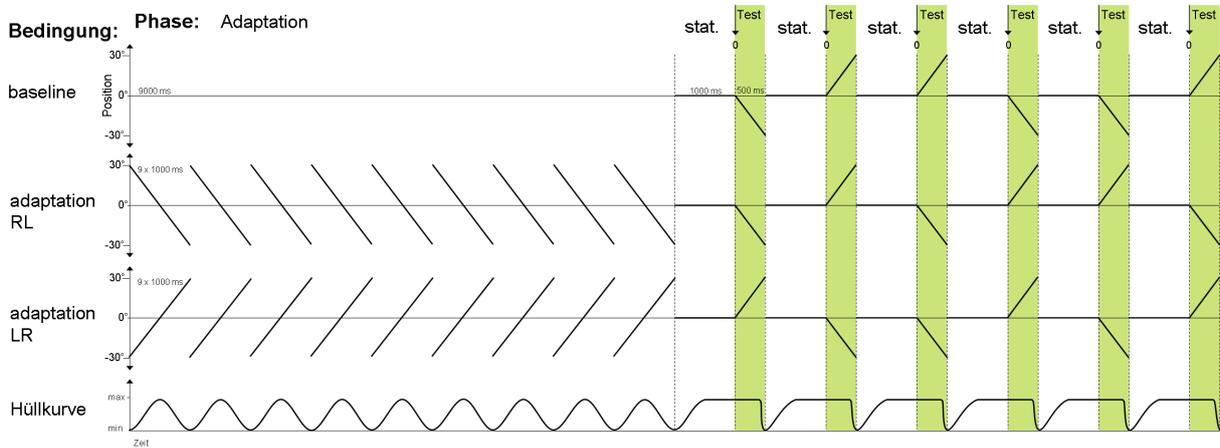


Abbildung 3.7: Schematische Darstellung des Paradigmas für Experiment 2. Jede Bedingung besteht aus einer Adaptationsphase, einer Stationären Phase und der Testphase (farbig unterlegt) während der die AEPs gemessen wurden. In der 9-sekündigen Adaptationsphase wird abhängig von der Bedingung entweder Ruhe, ein Adaptationsreiz von rechts nach links oder ein Adaptationsreiz von links nach rechts präsentiert. Die 500 ms Testphase mit dem Bewegungsbeginn schließt sich der 1-sekündigen Stationären Phase an. Stationäre Phase und Testphase wurden sechsmal wiederholt, wobei die Testreize zufällig von der Mitte nach links oder nach rechts verlaufen konnten. Diese Sequenz wurde zyklisch in jedem Block für jede Bedingung wiederholt. Die unterste Darstellung beschreibt die Amplitudenmodulation der Reize mit den beschriebenen Hann-Fenstern zur Vermeidung von störenden Effekten bei der Reizgebung, insbesondere durch Reizbeginn bzw. Reizende.

Um ein angemessenes Signal-Rausch-Verhältnis für die Auswertung zu gewährleisten, wurden die AEPs der Testreize der verschiedenen Bedingungen unabhängig von der Position in den sechsmaligen Wiederholungen in folgende Gruppen zusammengefasst:

- *baseline (b)*: Durchschnitt aus allen AEPs ohne vorangegangene Adaptation,

- *adaptation same (as)*: Durchschnitt aller AEPs der Testreize, welche in die selbe Richtung wie der Adaptationsreiz verliefen und
- *adaptation opposite (ao)*: Durchschnitt aller AEPs der Testreize, welche in die entgegengesetzte Richtung wie der Adaptationsreiz verliefen.

Des Weiteren wurden die fünf frontozentralen Elektroden FC1, FC2, C3, Cz und C4 zu einer Gruppenelektrode „ FC_G “ zusammengefasst.

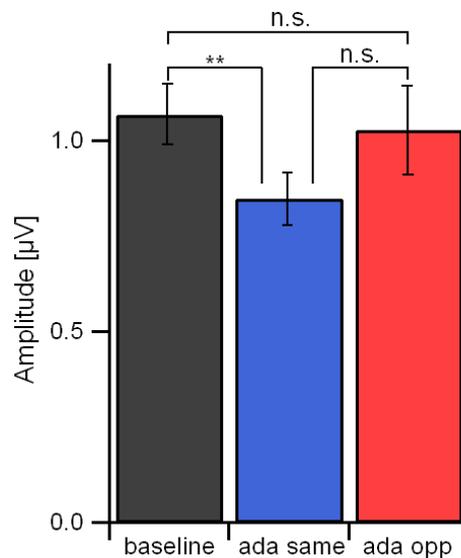
Nachdem alle Artefakte gemäß Kapitel 2.6 entfernt wurden, und die AEPs zu Gruppen zusammengeführt wurden, flossen mindestens 158 Durchläufe pro Proband und Auswertebedingung in die Datenanalyse ein.

3.2.2 Ergebnisse

Für die Bedingung *baseline* wurde erneut die typische AEP-Antwort im frontozentralen Bereich gemessen (Krumbholz et al., 2007; Getzmann, 2009; Getzmann & Lewald, 2010a; Grzeschik et al., 2010). Die Grand Mean Kurve an der Gruppenelektrode FC_G zeigte einen dominanten signifikanten Ausschlag der cN1 bei 176 ms [siehe Abbildung 3.9 (A)]. Die cN1-Antworten für die beiden Adaptationsbedingungen waren nicht signifikant, was die Amplitudenreduktion durch die Bewegungsvorgeschichte nahelegt. Dieses Ergebnis wurde quantitativ mit einer Einzelgipfelanalyse ($n = 18$) geprüft und bekräftigt (siehe Tabelle 3.2). Die Analyse der Gipfeldifferenzen (cN1-cP2) bestätigte, dass die Bewegungsvorgeschichte einen signifikanten Einfluss auf die Antwort ausübt (siehe Abbildung 3.8). Die durchgeführte Ein-Weg-ANOVA mit Messwiederholung zeigte einen signifikanten Effekt für den Faktor Bedingung ($p < 0,012$). Nachträglich berechnete gepaarte t-Tests (sequentiell Bonferroni korrigiert) bestätigten, dass die Gipfeldifferenzen von *adaptation same* signifikant kleiner sind als von *baseline* ($p < 0,003$) und eine, allerdings nicht signifikante, Reduktion gegenüber *adaptation opposite* aufweisen ($p < 0,08$), was einen richtungsspezifischen Effekt andeutet. Daraufhin wurden die Amplituden cN1 und cP2 separat untersucht. Eine Ein-Weg ANOVA mit Messwiederholung zeigte einen signifikanten Effekt für den Faktor Bedingung an der cN1 ($p < 0,028$). Nachträglich durchgeführte gepaarte t-Tests, sequentiell Bonferroni korrigiert, bestätigten den Amplitudenunterschied. Die cN1-Amplituden der Bedingung *baseline* waren signifikant größer als die Amplituden der Bedingung *adaptation same* ($p \leq 0,011$), aber nicht als die der Bedingung *adaptation opposite* ($p < 0,11$) [siehe Abbildung 3.9 (B)]. Des Weiteren wurden die cN1-Amplituden der Adaptationsbedingungen aller Probanden in Bezug auf die der korrespondierenden Bedingung *baseline* normiert. Diese Analyse zeigte, dass die cN1-Amplitude der Bedingung *adaptation sa-*

me einen Wert von $66.7\% \pm 15.7\%$ von *baseline* erreicht, und die der *adaptation opposite* einen Wert von $81.2\% \pm 16.8\%$. Um zu testen ob sich dieser Effekt auf eine schnelle Erholung nach der Adaptation zurückführen lässt, wurde die selbe Auswertung nur mit den ersten drei der sechs Testreize nach der 9-sekündigen Adaptationsphase durchgeführt. Dieser zusätzlichen Datenanalyse lagen somit nur die Hälfte der präsentierten Testreize zugrunde. Die Ergebnisse zeigten ähnliche Signifikanzeffekte bei der ANOVA (Faktor Bedingung: $p < 0,032$), aber es zeichnete sich ein größerer Unterschied zwischen den Bedingungen *adaptation same* und *adaptation opposite* ab. Die Auswertung der normierten Daten ergab, dass die cN1-Amplitude der Bedingung *adaptation same* einen Wert von $47.1\% \pm 18.1\%$ von *baseline* erreicht, die Bedingung *adaptation opposite* mit $88.5\% \pm 16.0\%$ hingegen kaum einen Unterschied zu *baseline* darstellt. Der nachträglich durchgeführte gepaarte t-Test, sequentiell Bonferroni korrigiert, ergab für die normierten Werte einen signifikanten Unterschied von $p < 0,03$ ($Amplitude_{adaptation\ same} / Amplitude_{baseline} * 100$ vs. $Amplitude_{adaptation\ opposite} / Amplitude_{baseline} * 100$). Für die Latenzen an cN1 wurden weder bei der Auswertung aller sechs Testreize, noch bei der Auswertung der ersten drei Testreize, signifikante Effekte der Vorgeschichte gefunden (siehe Tabelle 3.2).

Abbildung 3.8: cN1-cP2 Amplituden aus Experiment 2 für die Bedingungen *baseline*, *adaptation same* und *adaptation opposite* ($n = 18$, $\pm SEM$) aus der Einzelgipfelanalyse aller Probanden an der Gruppenelektrode FC_G . Signifikanzschwellen sind als „**“ für $p < 0,003$ gekennzeichnet (Statistik unter Kapitel 3.2.2 beschrieben).



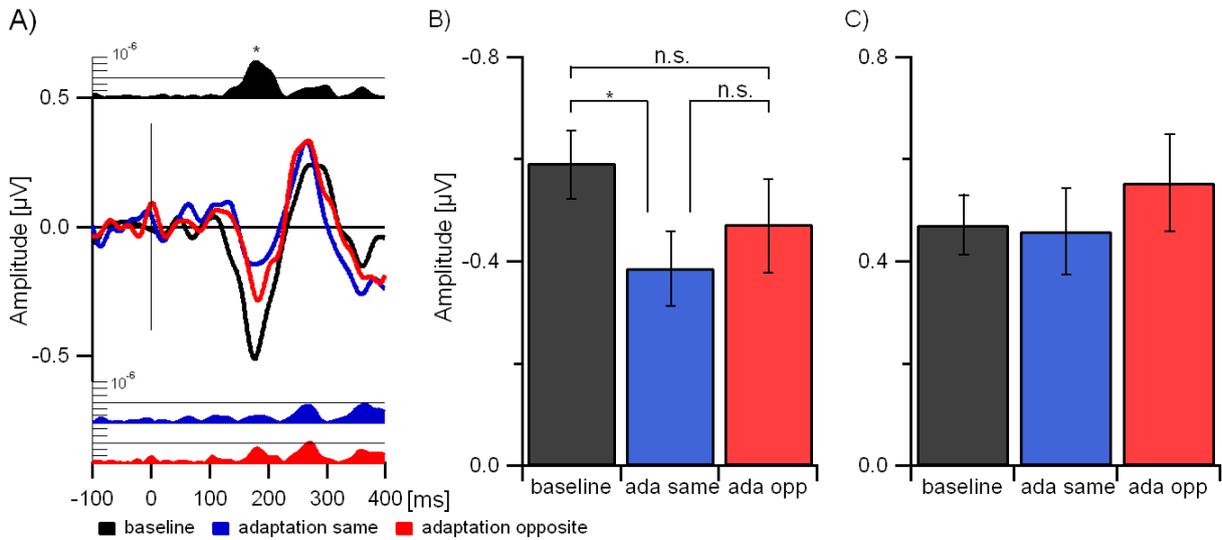


Abbildung 3.9: Ergebnisse aller getesteten Durchläufe in Experiment 2: (A) Grand Mean Kurve ($n = 18$) der Gruppenelektrode FC_G für alle drei Auswertebedingungen (Konventionen siehe Kapitel 2.7 „Allgemeine Methodik“). (B) $cN1$ Amplituden und (C) $cP2$ Amplituden für alle Bedingungen aus der Einzelgipfelanalyse ($n = 18$) für die Gruppenelektrode FC_G . Signifikanzschwellen sind als „*“ für $p < 0,05$, bzw. „n.s.“ für nicht signifikante Unterschiede, gekennzeichnet. Für die Latenzen wurden keine signifikanten Unterschiede gefunden (Statistik unter Kapitel 3.2.2 beschrieben).

| cN1 | Amplitude [μV] | | | Latenz [ms] | | |
|------------------------|-----------------------|------------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| | baseline | ada same | ada opp. | baseline | ada same | ada opp. |
| Alle 6 Testreize | $-0,59 \pm 0,07$ | $-0,39 \pm 0,07$ | $-0,47 \pm 0,09$ | $182,4 \pm 3,6$ | $181,3 \pm 7,7$ | $185,7 \pm 6,2$ |
| Die ersten 3 Testreize | | $-0,34 \pm 0,10$ | $-0,52 \pm 0,12$ | | $185,8 \pm 8,2$ | $188,8 \pm 6,7$ |

Tabelle 3.2: Amplituden und Latenzen ($\pm SEM$) für die Auswertebedingungen baseline, adaptation same und adaptation opposite in Experiment 2, wie sie mit einer Einzelgipfelanalyse der Gruppenelektrode FC_G bei allen Probanden ermittelt wurden ($n=18$). Dargestellt sind sowohl die Mittelwerte aller getesteten Durchläufe (1-6) als auch die Mittelwerte von den ersten drei Durchläufe je Testdurchlauf. Der Test auf signifikante Effekte der Bewegungsvorgeschichte mit einem gepaarten t-Test, sequentiell Bonferroni korrigiert, ergab für alle sechs Durchläufe nur einen signifikanten Unterschied bei den Amplituden von baseline und adaptation same ($p \leq 0,011$). Die Untersuchung der ersten drei Durchläufe zeigte zusätzlich einen signifikanten Unterschied bei den normierten Werten von adaptation same und adaptation opposite ($p < 0,03$). Für die Latenzen wurden keine signifikanten Unterschiede gefunden.

3.2.3 Diskussion

Es wurde erneut in Übereinstimmung mit anderen Studien gezeigt, dass das AEP, hervorgerufen durch einen virtuellen auditorischen Bewegungsbeginn ohne unmittelbarer Bewegungsvorgeschichte, von einer typischen frontozentralen Antwort (cN1) dominiert wird (Krumbholz et al., 2007; Getzmann, 2009; Getzmann & Lewald, 2010a). Im Vergleich zu Experiment 1 [Kapitel 3.1, Grzeschik et al. (2010)] wurde abermals eine Verringerung der cN1 Amplitude nachgewiesen, wenn sich der Adaptationsreiz und der Testreiz in die selbe Richtung bewegten. Allerdings blieb die in Experiment 1 gefundene Positivierung der cP2 aus. Verliefen beide Reize in entgegengesetzter Richtung, so wurde nur eine nicht signifikante Reduktion der cN1 und ein nicht signifikanter Anstieg an der cP2 gefunden. Die Analyse der Gipfeldifferenzen (cN1-cP2) bestätigte, dass sich die Antworten von *baseline* und *adaptation opposite* kaum sichtbar voneinander unterscheiden, die Antwort der Bedingung *adaptation same* jedoch signifikant reduziert ist ($p < 0,003$). Dieser Effekt tritt hauptsächlich an der cN1 auf und lässt vermuten, dass auditorische Bewegungsdetektoren zu dem genannten AEP um 180 ms nach Bewegungsbeginn beitragen. Für das Bewegungsbeginn-AEP, insbesondere für cN1, scheint bedeutsam zu sein, ob sich Adaptationsreiz und Testreiz in die selbe Richtung bewegen oder nicht. Die AEP Daten in dieser Studie weisen eine richtungsspezifische Reduktion der cN1 um 33.3 % (alle 6 Testreize) bis 52.9 % (die ersten 3 Testreize) ($Amplitude_{adaptation\ same} / Amplitude_{baseline} * 100$) auf, und deuten auf eine richtungsunspezifische cN1-Reduktion um 11.5 % (die ersten 3 Testreize) bis 18.8 % (alle 6 Testreize) hin ($Amplitude_{adaptation\ opposite} / Amplitude_{baseline} * 100$). Erstere erreichten eine Signifikanz ($p \leq 0,011$), letztere nicht ($p < 0,11$).

Dieses Experiment zeigte, dass Adaptation ein wirkungsvolles Mittel ist, um die verschiedenen Komponenten, welche zum Bewegungsbeginn-AEP beitragen, zu extrahieren. Insbesondere ist es möglich, Signale von Bewegungsdetektoren zu isolieren und somit die neuronalen Grundlagen der auditorischen Bewegungswahrnehmung beim Menschen näher zu verstehen. Des Weiteren demonstrierte dieses Experiment, dass die zeitliche Dynamik der Adaptation in zukünftigen Experimenten beachtet werden muss, da hier gezeigt wurde, dass die cN1 besonders für die ersten drei Testreize (zeitlicher Abstand zu Adaptation: maximal 4,5 Sekunden) ausgeprägt war und somit nur einen kurzen Zeitraum für die Präsentation von Testreizen nach der Adaptation zulässt.

Interessanterweise wurde der Einfluss der Vorgeschichte, wie er in Experiment 1 beschrieben wurde, in diesem Experiment nicht bestätigt. Eine Positivierung der Antwort wurde nur für die Bedingung *adaptation opposite* an der cP2 gefunden, welche allerdings keine Signifikanz aufweist. Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass unterschiedliche Mecha-

nismen zu dem Bewegungsbeginn-AEP beitragen. Auf der einen Seite kann es durch die unterschiedlichen Zeiten für Adaptationsphase und Testphase in beiden Experimenten begründet sein. In Experiment 1 wurde die Testphase nur einmal nach einer 2-sekündigen Adaptationsphase präsentiert. In Experiment 2 wurde die Testphase sechsmal nach der 9-sekündigen Adaptationsphase dargeboten (siehe Tabelle 3.1, „zeitliche Parameter“). Des Weiteren muss untersucht werden, welchen Einfluss die Reizähnlichkeit auf das AEP ausübt. In Experiment 1 wurde nur jeweils eine Variante pro Test- und Adaptationsreiz verwendet, für Experiment 2 hingegen jeweils zehn Varianten (siehe Tabelle 3.1, „Varianten“). Beide Fragestellungen werden im folgenden Abschnitt 3.3 bearbeitet.

3.3 Einfluss von Reizähnlichkeit auf das Bewegungspotential - Experimente 3 bis 5

In diesem Abschnitt werden drei Experimente beschrieben, welche sowohl die Richtungsspezifität als auch den Einfluss von Reizähnlichkeit auf das Bewegungspotential untersuchen. Die Ergebnisse aus Experiment 2 deuten darauf hin, dass die zeitliche Dynamik der Adaptation möglicherweise eine bedeutende Rolle bei der Antwort auf den Testreiz spielt. Von sechs hintereinander präsentierten Testreizen war die Antwort an der cN1 am deutlichsten für die ersten drei Testreize ausgeprägt. Aus diesem Grund wurde das Paradigma von Experiment 1 wieder aufgegriffen und entsprechend der Fragestellung modifiziert. Die Modifikationen werden in den folgenden Unterabschnitten näher ausgeführt.

3.3.1 Experiment 3

In Experiment 3 wurde der richtungsspezifische Effekt am AEP des Bewegungsbeginns untersucht. Das Experiment wurde ähnlich zu dem im Experiment 1 beschriebenen Paradigma durchgeführt. Die kurzen Abstände zwischen Testphase und Adaptationsphase berücksichtigen die zeitliche Dynamik von Adaptation und Erholung und haben im Vergleich zu Experiment 2 deutliche Unterschiede zwischen den Antworten mit und ohne Vorgeschichte aufgezeigt. Es wurde nun verwendet und modifiziert, um mit einem vereinfachten Paradigma den richtungsspezifischen Effekt am AEP des Bewegungsbeginns zu untersuchen. Zu diesem Zweck wurden für die Adaptation zwei Bewegungsrichtungen dargeboten, und das AEP in der Testphase für eine Bewegungsrichtung gemessen. Wie in Experiment 1 wurde ein deutlicher Effekt für cP2 nachgewiesen, und zwar eine Amplitudenreduktion nach Adaptation.

Methoden

Probanden An diesem Experiment nahmen zehn gesunde Probanden im Alter von 24 bis 41 Jahren teil (mittleres Alter: 30, 9 Rechtshänder, 6 weiblich). Die Kriterien für die Auswahl der Probanden werden in Kapitel 2.1 dargestellt.

Reize Die in diesem Experiment verwendeten Reize werden in Kapitel 2.2 beschrieben. Es wurden drei Bedingungen gemessen:

- *baseline (b)*: Testreiz von der Mitte nach links, ohne Adaptation,
- *adaptation same (as)*: Testreiz von der Mitte nach links, mit Adaptation in die selbe Richtung (RL) und
- *adaptation opposite (ao)*: Testreiz von der Mitte nach links, mit Adaptation in die entgegengesetzte Richtung (LR).

Diese waren wiederum in jeweils drei Phasen aufgeteilt: *Adaptationsphase*, *Stationäre Phase* und *Testphase*. Die Adaptationsphase hatte eine Dauer von 2 Sekunden, die Stationäre Phase eine Dauer von 1 Sekunde und die Testphase eine Dauer von 500 ms (siehe Abbildung 2.1). Jede Bedingung wurde zweimal präsentiert. Für die eine Hälfte der Probanden war die Abfolge „b, as, ao, ao, as, b“, für die andere Hälfte „b, ao, as, as, ao, b“. Um bedingungsübergreifende Adaptationseffekte zu minimieren, wurden drei Pausen *pause (p)* von mindestens 5 Minuten eingefügt, wodurch das gesamte Messschema „b, as, p, ao, ao, p, as, p, b“ betrug. Die Bedingung *baseline* diente dazu, Bewegungsbeginn-AEPs nach einer kurzen Bewegungsvorgeschichte, in Anlehnung an Getzmann (2009) und Grzeschik et al. (2010), zu ermitteln (Tastverhältnis für Bewegung 14%). Hierfür wurde in der *Adaptationsphase* kein Reiz, in der *Stationären Phase* ein stationärer Reiz und in der *Testphase* ein Testreiz mit Bewegungsbeginn präsentiert, welcher sich virtuell von 0° nach links (-30°) bewegte. Mit den Bedingungen *adaptation same* und *adaptation opposite* sollte untersucht werden, welchen Einfluss eine lange Bewegungsvorgeschichte (Tastverhältnis für Bewegung 71%) und die Bewegungsrichtung auf das Bewegungsbeginn-AEP haben. In der *Adaptationsphase* wurden zwei 1-sekündige Reize präsentiert, die sich von rechts (+30°) nach links (-30°) (as), bzw. von links (-30°) nach rechts (+30°) (ao) bewegten. Die *Stationäre Phase* und die *Testphase* waren die gleichen wie für die *baseline*-Bedingung. Zusätzlich wurde zu Beginn jedes Adaptationsblockes eine 1-minütige Voradaptation (60 Adaptationsreize von 1 Sekunde Länge) durchgeführt.

Von den Testreizen und Stationären Reizen wurden je zehn Versionen verwendet. Auch von den Adaptationsreizen (2 Sekunden) wurden zehn Versionen präsentiert, welche jeweils durch eine zweimalige Aneinanderreihung desselben 1-Sekunden-Reizes zusammengesetzt sind. Ein Einfluss von Reizwiederholungen in der Vorgeschichte ist somit nicht auszuschließen.

Ergebnisse

Die Topographie mit den Ergebnissen für die drei getesteten Bedingungen sind in Abbildung 3.12 dargestellt. Für alle Bedingungen wurde die für Bewegungsbeginn-AEPs typische frontozentrale Antwort gemessen. Die Grand Mean Kurve für die Gruppenelektrode FC_G [siehe Abbildung 3.11(A)] zeigt die typischen Ausschläge von cN1 und cP2 bei 175 ms und 265 ms. Die cN1 war für alle Bedingungen signifikant (laufende t-Tests, siehe Kapitel 2.7.1), die cP2 nur für die Bedingung *baseline*. Der Haupteffekt der Bewegungsvorgeschichte zeigte sich deutlich an der cP2, wobei deutliche Unterschiede zwischen *baseline* und den anderen Bedingungen erkennbar sind, nicht aber zwischen beiden Adaptationsbedingungen. Die Analyse der Gipfeldifferenzen (cN1-cP2) zeigte einen signifikanten Effekt für den Faktor Bedingung in der berechneten Ein-Weg ANOVA mit Messwiederholung ($p=0,001$). Der gepaarte t-Test (post-hoc sequentiell Bonferroni korrigiert) bestätigte diesen Effekt und zeigte signifikante Unterschiede zwischen den Bedingungen. Die Amplituden der Bedingung *baseline* waren signifikant größer als die Amplituden der Bedingung *adaptation same* und der Bedingung *adaptation opposite* ($p < 0,01$). Des Weiteren waren die Amplituden der Bedingung *adaptation same* signifikant größer als die der Bedingung *adaptation opposite* ($p < 0,02$, siehe Abbildung 3.10). Das Ergebnis wurde mit einer Einzelgipfelanalyse an cN1 und cP2 bestätigt (Verfahren beschrieben unter Kapitel 2.7). Mit einer Ein-Weg ANOVA mit Messwiederholung, Faktor Bedingung, wurde ein signifikanter Effekt bei cP2 ($p < 0,004$) nachgewiesen, aber nicht bei cN1. Nachträglich durchgeführte gepaarte t-Tests, sequentiell Bonferroni korrigiert, bestätigten, dass die *baseline*-Amplituden an cP2 signifikant größer waren als die von *adaptation same* und *adaptation opposite* ($p < 0,02$ und $p < 0,03$). Bei den Latenzen wurde weder für cN1 noch für cP2 ein signifikanter Unterschied ermittelt.

Abbildung 3.10: *cN1-cP2* Amplituden aus Experiment 3 für die Bedingungen baseline, adaptation same und adaptation opposite ($n = 10$, $\pm SEM$) aus der Einzelgipfelanalyse aller Probanden an der Gruppenelektrode FC_G . Signifikanzschwellen sind als „**“ für $p < 0,01$ und „*“ für $p < 0,02$ gekennzeichnet (Statistik unter Kapitel 3.3.1 beschrieben).

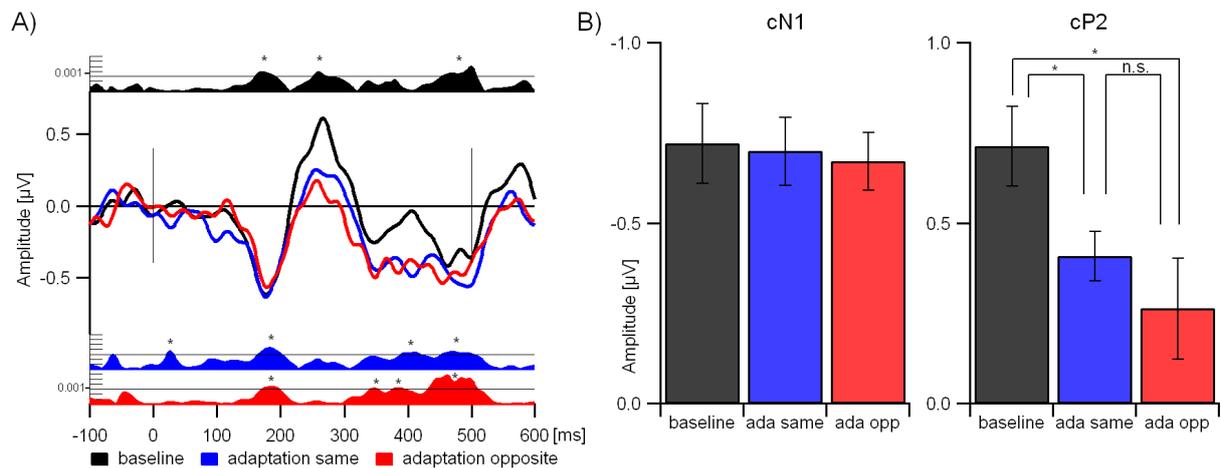
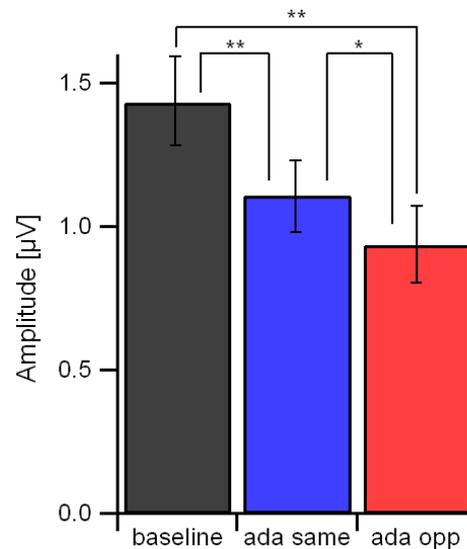


Abbildung 3.11: (A) Grand Mean Kurve ($n = 10$) der Gruppenelektrode FC_G für alle drei Auswertebedingungen in Experiment 3. Die Signifikanz von $p < 0,001$ wird dabei durch eine horizontale Linie angegeben. (B) *cN1* und *cP2* Amplituden für alle Bedingungen aus der Einzelgipfelanalyse ($n = 10$) für die Gruppenelektrode FC_G . Signifikanzschwellen sind als „*“ für $p < 0,05$, bzw. „n.s.“ für nicht signifikante Unterschiede, gekennzeichnet (Statistik unter Kapitel 3.3.1 beschrieben).

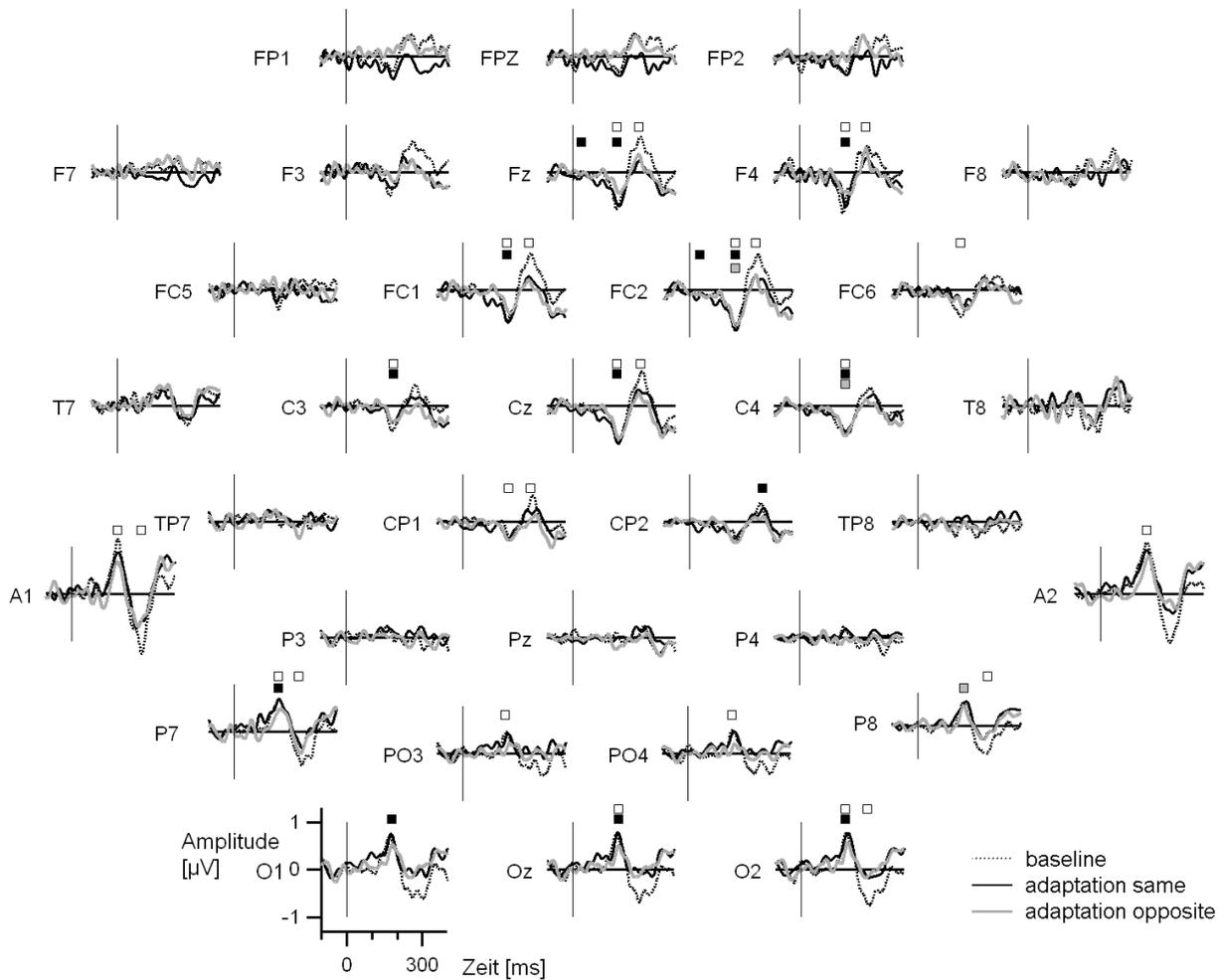


Abbildung 3.12: Topographie der Grand Mean Kurve des Bewegungs AEPs für alle Bedingungen ($n = 10$) aus Experiment 3. Bewegungsbeginn (Beginn des Testreizes) zum Zeitpunkt 0 wird durch eine senkrechte Linie angezeigt. Signifikante Ausschläge (siehe Kapitel 2.7 „Allgemeine Methodik“, $p < 0,001$ für mindestens fünf aufeinanderfolgende Punkte) sind bei baseline durch „□“, bei adaptation same durch „■“ und bei adaptation opposite durch „■“ gekennzeichnet. Die typische frontozentrale Antwort kann für cN1 und cP2 nachgewiesen werden.

Diskussion

In diesem Experiment wurde ein großer Einfluss der Bewegungsvorgeschichte auf das AEP des Bewegungsbeginns gefunden. Dieser Effekt zeigte sich insbesondere an der cP2. Im Vergleich zu Experiment 1 ist dieser aber durch eine signifikante Reduktion der Amplitude gekennzeichnet und nicht durch eine Verschiebung in den positiven Bereich. Des Weiteren wurde für den Ausschlag cN1 kein signifikanter Effekt der Vorgeschichte gefunden. Eine weitere Abweichung stellt die starke Reduktion der cP2 für die Bedingung

adaptation opposite dar. Es ist nicht davon auszugehen, dass dieser signifikante Effekt durch Bewegungsdetektion ausgelöst wurde. Vielmehr ist zu vermuten, dass reizspezifische Einflüsse, wie die zweimalige Aneinanderreihung desselben 1-Sekunden-Reizes in der Adaptationsphase (siehe Abschnitt 3.3.1), einen Effekt auf das Bewegungsbeginn-AEP ausüben. Reizwiederholungen können kognitive Effekte auslösen, welche sich erst in späteren Potentialen widerspiegeln und somit zu der cP2 beitragen (Lijffijt et al., 2009). Beim Sensorischen Gating wird die Verarbeitung eines präsentierten Reizes durch die Verarbeitung des zuvor präsentierten Reizes unterdrückt. Lijffijt et al. (2009) haben gezeigt, dass die Antwort auf den zweiten präsentierten Reiz selbst bei einem zeitlichen Abstand von 500 ms signifikant schwächer war. Dieser Effekt wurde am stärksten an der P200 (P2) beobachtet und lässt die Autoren vermuten, dass er sowohl mit Mechanismen des Arbeitsgedächtnisses als auch mit Aufmerksamkeit in Verbindung steht. Interessanterweise sind auch die Effekte der Bewegungsadaptation an der P2 des Bewegungsbeginn-VEPs, d.h. im ähnlichen Bereich wie die cP2 des Bewegungsbeginn-AEPs, nicht spezifisch für die Richtung des Adaptationsreizes (Hoffmann et al., 2001).

3.3.2 Experiment 4

Die vorangegangenen Experimente haben aufgezeigt, dass die mehrmalige Wiederholung des gleichen Reizes möglicherweise zu Gewöhnungseffekten (Habituation) führt, welche sich in den AEPs ablesen lassen. Daher wurde in dem jetzigen Experiment ein Effekt der Reizwiederholung provoziert. Im Vergleich zu Experiment 1 und 3 wurden nur zwei Varianten von Test- und Adaptationsreiz präsentiert (Experiment 1: eine Variante, Experiment 3: zehn Varianten). Es wurde erwartet, dass sich ein ähnlicher Effekt der Amplitudenverschiebung wie in Experiment 1 (Abschnitt 3.1) zeigen lässt.

Methoden

Probanden Für dieses Experiment wurden zehn gesunde Probanden im Alter von 24 bis 42 Jahren gemessen (mittleres Alter: 31, 9 Rechtshänder, 6 weiblich). Neun von ihnen nahmen auch an Experiment 3 (Abschnitt 3.3.1) teil. Die Kriterien für die Probandenauswahl werden in Kapitel 2.1 näher beschrieben.

Reize Das verwendete Paradigma ähnelte weitgehend dem des Experimentes 3 (Abschnitt 3.3.1). Wie dort wurden die Bedingungen

- *baseline (b)*: Testreiz von der Mitte nach links, ohne Adaptation,

- *adaptation same (as)*: Testreiz von der Mitte nach links, mit Adaptation in die selbe Richtung (RL) und
- *adaptation opposite (ao)*: Testreiz von der Mitte nach links, mit Adaptation in die entgegengesetzte Richtung (LR)

in der Abfolge „b1, as2, ao1, ao2, as1, b2“, bzw. „b1, ao2, as1, as2, ao1, b2“ für je eine Hälfte der Probanden, präsentiert und gemessen. Die Anordnung der Pausen war die selbe wie bei Experiment 3 (Kapitel 3.3.1).

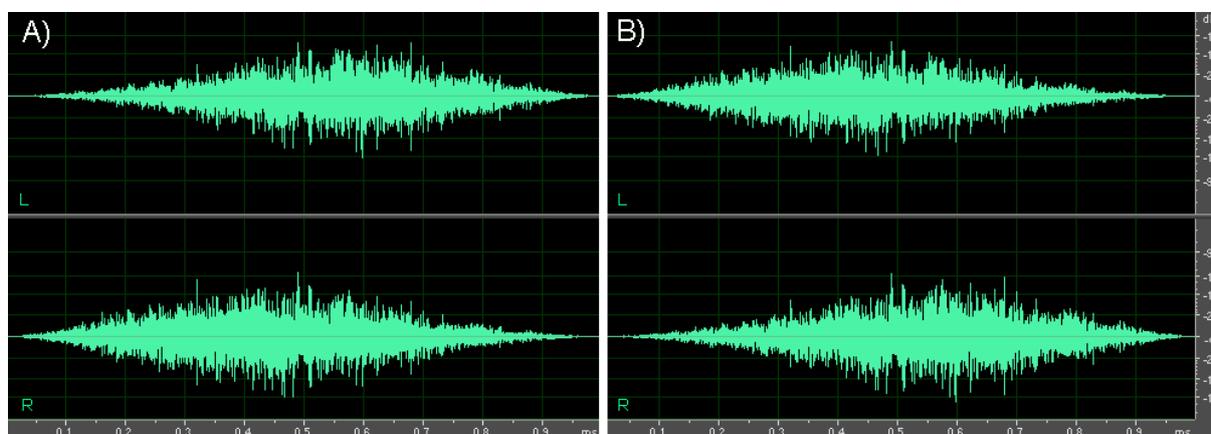


Abbildung 3.13: Um eine hohe Reizähnlichkeit zu erzeugen, wurde für die Adaptationsreize jeweils das selbe Rauschen verwendet und entsprechend der Laufrichtung [(A) von rechts nach links, (B) von links nach rechts] mit der HRTF gefaltet. „L“ und „R“ stehen für die Präsentation des Reizes am linken Ohr, bzw. rechten Ohr. Die virtuelle Bewegung wird durch interaurale Intensitätsunterschiede erzeugt (siehe Kapitel 1.1.2): der Startpunkt der Bewegung wird durch die Präsentation am ersten Ohr gekennzeichnet. Eine zeitliche Verzögerung bei der Präsentation am zweiten Ohr gibt den Hinweis auf die Bewegungsrichtung. Jeder Reiz ist 1 Sekunde lang. Die Amplitude wird in dBFS angegeben, wobei „0“ den höchstmöglichen Pegelwert darstellt.

In Experiment 4 wurden für jeden Probanden eigene Signale erzeugt, das bedeutet, dass kein Proband Reize gehört hat, die zuvor einem anderen Probanden vorgespielt wurden. Die Gewöhnung an den Reiz sollte dadurch hervorgerufen werden, dass (1.) nur zwei Varianten pro Reiz verwendet wurden. Pro Bedingung wurde nur jeweils eine Variante dieser Reize dargeboten (vgl. Tabelle 3.3). (2.) Die Reize für die Adaptation (RL und LR) hatten jeweils das selbe weiße Gaußsche Rauschen (also die selbe Folge von Zufallszahlen) als Grundlage. Je nach Bewegungsrichtung wurde es mit der entsprechenden HRTF gefaltet (vgl. Abbildung 3.13).

| | Testreiz | stationärer Reiz | Adaptation LR | Adaptation RL |
|--------------------|--------------|------------------|--------------------------|--------------------------|
| <i>baseline 1</i> | RL500ms_1_xx | stat_1_xx | | |
| <i>ada. same 2</i> | RL500ms_2_xx | stat_2_xx | | RL1Min_2_xx RL2s_2_xx |
| <i>ada. opp 1</i> | RL500ms_1_xx | stat_1_xx | LR1Min_1_xx LR2s_1_xx | |
| <i>ada. opp 2</i> | RL500ms_2_xx | stat_2_xx | LR1Min_2_xx LR2s_2_xx | |
| <i>ada. same 1</i> | RL500ms_1_xx | stat_1_xx | | RL1Min_1_xx RL2s_1_xx |
| <i>baseline 2</i> | RL500ms_2_xx | stat_2_xx | | |

Tabelle 3.3: Die Aufteilung der Reize und deren Reihenfolge bei der Präsentation in Experiment 4. Insgesamt wurden pro Reiz nur zwei Varianten dargeboten, welche pro Versuchsperson individuell erzeugt wurden („xx“ steht für das Probandenkürzel).

Ergebnisse

Die Topographie der Grand Mean Kurven ist in Abbildung 3.16 dargestellt. Wie bei den anderen Experimenten zeigten die frontozentralen Komponenten den typischen Kurvenverlauf mit den erkennbaren Ausschlägen cN1 und cP2. An der Gruppenelektrode FC_G ließen sich mit laufenden t-Tests signifikante Ausschläge ausschließlich für die Bedingung *baseline* nachweisen (Abbildung 3.15 A; cN1 um 175 ms und cP2 um 260 ms). Die Analyse der Gipfeldifferenzen (cN1-cP2) zeigte einen signifikanten Effekt für den Faktor Bedingung in der berechneten Ein-Weg ANOVA mit Messwiederholung ($p=0,041$). Der gepaarte t-Test (post-hoc sequentiell Bonferroni korrigiert) zeigte keine signifikanten Unterschiede zwischen den Bedingungen, deutet aber eine Amplitudenreduktion für die Bedingung *adaptation opposite* an ($p < 0,064$, siehe Abbildung 3.14). Diese Ergebnisse wurden durch eine separate Analyse der cN1 und cP2 näher untersucht. Obwohl sich ein Unterschied zwischen den Bedingungen erkennen lässt, wurde ein signifikanter Effekt über eine Ein-Weg ANOVA mit Messwiederholung aus den Daten der Einzelgipfelanalyse nur knapp verfehlt (cN1 Amplitude, $p=0,058$, Faktor Bedingung) [vgl. Abbildung 3.15 (B)]. Auffällig ist zudem, dass die cN1-Amplituden der Bedingung *adaptation opposite* deutlich niedriger ausfielen als bei *adaptation same*. Für die Latenzen an cN1 und cP2 wurde kein signifikanter Effekt ermittelt.

Diskussion

Mit diesem Experiment sollte der Einfluss von Reizähnlichkeit untersucht werden. Die Ergebnisse ähnelten denen des vorherigen Experimentes 3. Die cN1-Amplitude der Bedingung *baseline* war auch hier die am negativsten ausgeprägte, gefolgt von den Amplituden der Bedingungen *adaptation same* und *adaptation opposite*. Wie in Experiment 3 war die Amplitude der Bedingung *adaptation opposite* am stärksten reduziert. Im Gegensatz zu Experiment 3 wurde allerdings der signifikante Unterschied zwischen *baseline* und *adaptation opposite* an der cN1 gefunden und nicht an der cP2. Diese Positivierung ist wahrscheinlich eher mit der Reizwiederholung zu begründen und nicht mit richtungsspezifischen Effekten zu erklären. Starke Effekte, wie die Verschiebung der gesamten AEP-Antwort in den positiven Bereich bei Experiment 1, waren nicht nachweisbar, obwohl beide Experimente eine hohe Anzahl von Reizwiederholungen aufwiesen und ein ähnliches Paradigma verwendeten. Da in diesem Experiment für jeden Probanden eigene Reize verwendet wurden, kann eine Antwort, verursacht durch charakteristische Eigenschaften eines Reizes, ausgeschlossen werden.

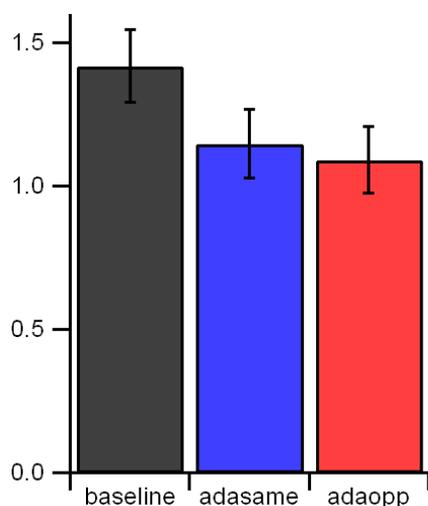


Abbildung 3.14: *cN1-cP2* Amplituden aus Experiment 4 für die Bedingungen *baseline*, *adaptation same* und *adaptation opposite* ($n = 10$, $\pm SEM$) aus der Einzelgipfelanalyse aller Probanden an der Gruppenelektrode FC_G .

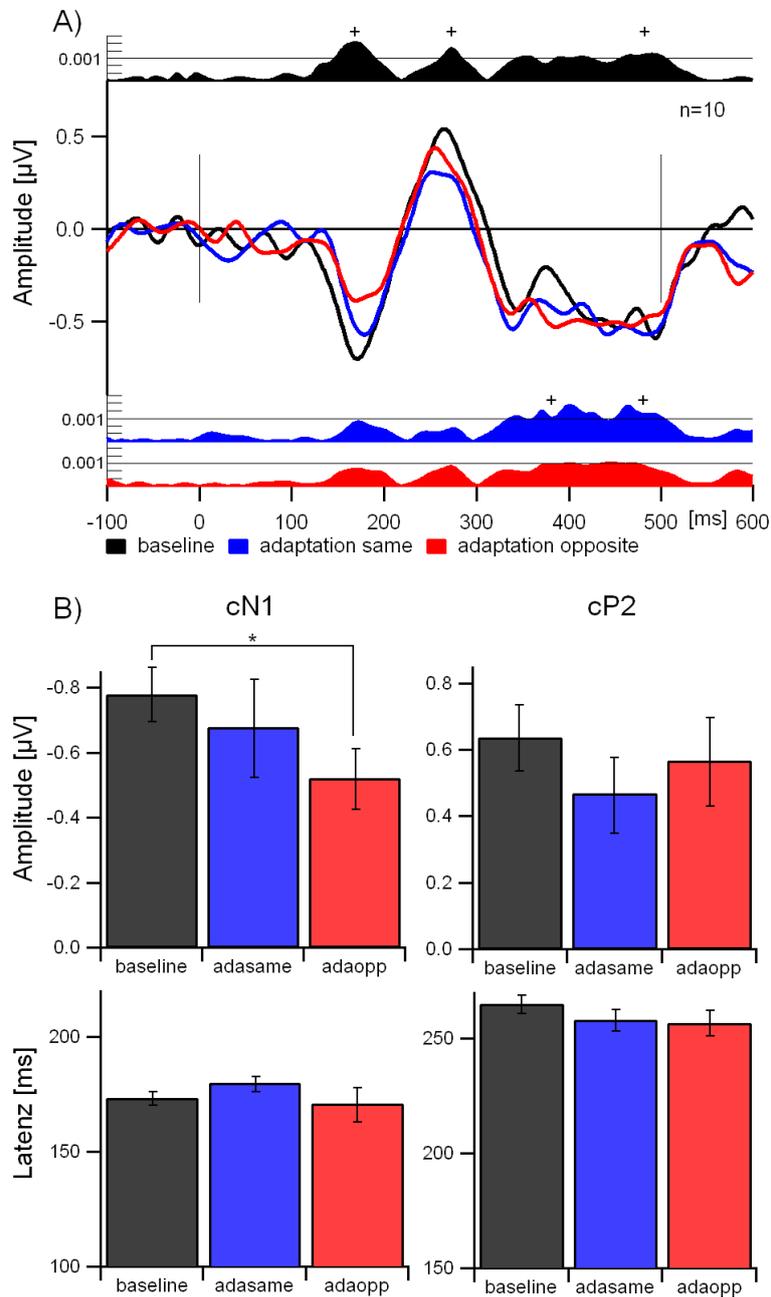


Abbildung 3.15: (A) Grand Mean Kurve ($n = 10$) der Gruppenelektrode FC_G für alle drei Auswertebedingungen in Experiment 4. Die Signifikanz von $p < 0,001$ wird dabei durch eine horizontale Linie angegeben (siehe „Allgemeine Methodik“ 2.7). (B) cN1 und cP2 Amplituden und Latenzen für alle Bedingungen aus der Einzelgipfelanalyse ($\pm SEM$, $n = 10$) für die Gruppenelektrode FC_G . Für die Latenzen wurde kein signifikanter Effekt ermittelt.

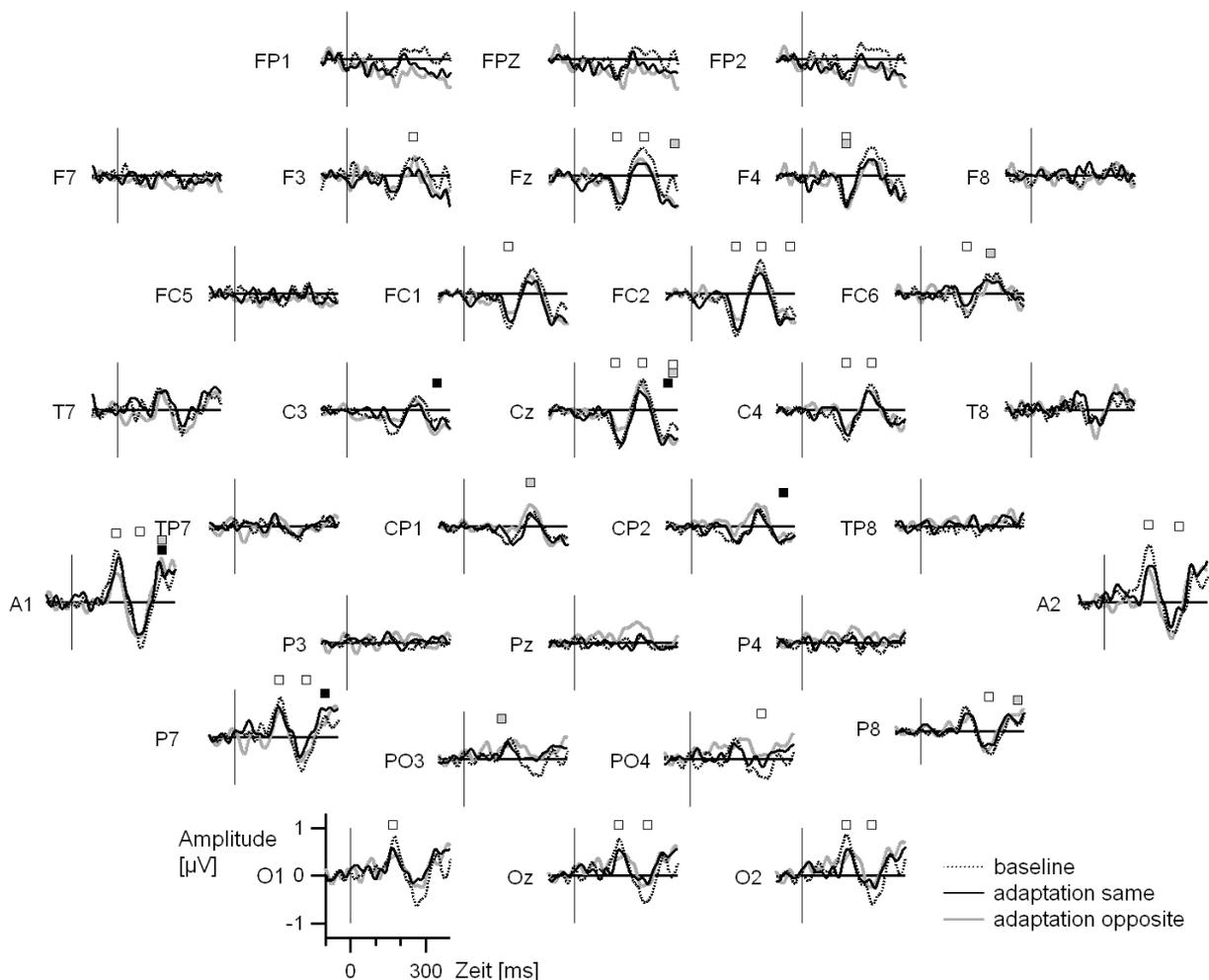


Abbildung 3.16: Topographie der Grand Mean Kurve des Bewegungsbeginn-AEPs für alle Bedingungen ($n = 10$) aus Experiment 4. Bewegungsbeginn (Beginn des Testreizes) zum Zeitpunkt 0 wird durch eine senkrechte Linie angezeigt. Signifikante Ausschläge (siehe „Allgemeine Methodik“ 2.7, $p < 0,001$ für mindestens fünf aufeinanderfolgende Punkte) werden bei baseline durch „□“, bei adaptation same durch „■“ und bei adaptation opposite durch „■“ gekennzeichnet. Für cN1 und cP2 zeichnet sich die typische frontozentrale Antwort ab.

3.3.3 Experiment 5

Die vorangegangenen Experimente haben gezeigt, dass die Präsentation verschiedener Reizvarianten (Experiment 1: jeweils eine Variante von Test- und Adaptationsreiz, Experiment 2 und 3: jeweils zehn Varianten, Experiment 4: jeweils zwei Varianten) einen erheblichen Einfluss auf den Effekt der Vorgeschichte auf das AEP hat. Um genauer feststellen zu können, inwiefern das Abspielen von Reizvarianten eine Rolle dabei spielt, wurden vier Probanden für eine kleine Versuchsreihe gemessen. Damit sollte untersucht

werden, wie sehr sich die AEP-Antworten und der Einfluss der Vorgeschichte unterscheiden, wenn jeweils eine oder zehn Varianten pro Test- und Adaptationsreiz präsentiert werden. Dabei war es auch möglich, die Ergebnisse aus Experiment 1 zu reproduzieren (Kapitel 3.1). Die Ergebnisse dieses Experimentes wurden bereits auf der Tagung der Neurowissenschaftlichen Gesellschaft vorgestellt (Grzeschik et al., 2011).

Methoden

Probanden Die vier Probanden hatten ein mittleres Alter von 29 Jahren (3 Rechtshänder, 2 weiblich). Sie alle haben vorher an Experiment 3 teilgenommen und hatten deutliche ausgeprägte Bewegungsbeginn-AEPs. Ihre Ergebnisse aus Experiment 3 wurden extrahiert und für die Gegenüberstellung mit den anderen Telexperimenten nochmals ausgewertet.

Reize Das in diesem Experiment verwendete Paradigma entsprach dem in Kapitel 3.1.1 beschriebenen. Um einen exakten Vergleich der Experimente mit dem Experiment 1 zu ermöglichen, wurde dieses mit exakt den selben Parametern wiederholt. Es wurde erneut in drei Bedingungen aufgeteilt: *no onset (no)*, *baseline (b)* und *adaptation (a)*, welche wiederum aus drei Phasen bestanden: *Adaptationsphase*, *Stationäre Phase* und *Testphase*, (siehe Abbildung 3.1). Die Telexperimente unterschieden sich nur durch das Auftreten von Adaptationsreiz und Testreiz. Für Telexperiment 1 (TE1) wurde genau ein Adaptationsreiz und ein Testreiz präsentiert, und zwar exakt die Reize aus Experiment 1. Telexperimente 2 und 3 (TE2, TE3) hatten entweder einen Testreiz und zehn Adaptationsreize oder eine umgekehrte Anordnung, d.h. zehn verschiedene mögliche Testreize und nur einen Adaptationsreiz. Die Ergebnisse für Telexperiment 4 (TE4) wurden als Untermenge von Experiment 3 für diese Auswertung herangezogen. Dort wurden jeweils zehn Varianten der beiden Reize gemessen. Die Bedingung *no onset* wurde zwar in jedem Telexperiment mit gemessen, fließt aber nicht in die Auswertung mit ein.

Ergebnisse

Die Grand Mean Kurven der Gruppenelektrode FC_G aller vier Kombinationen sind in Abbildung 3.17 dargestellt. Die Bedingung *baseline*, mit den Ausschlägen cN1 zwischen 155 ms - 171 ms und cP2 bei 240 ms - 261 ms, wies in allen Telexperimenten ähnliche AEPs auf und entsprach weitgehend denen von Krumbholz et al. (2007); Getzmann (2009); Getzmann und Lewald (2010a); Grzeschik et al. (2010) beschriebenen. Der von Grzeschik et al. (2010) gefundene Effekt der Bewegungsvorgeschichte zeigte sich nicht für alle Kombinationen. Eine Positivierung des *adaptation*-AEPs war nur in den Telexperimenten

nachweisbar, bei denen nur eine Variante des Testreizes präsentiert wurde (Abbildung 3.17, obere Reihe) und zeigte dabei nur einen signifikanten Unterschied an cN1, wenn gleichzeitig ausschließlich eine Variante des Adaptationsreizes gespielt wurde (gepaarte t-Tests in Einzelgipfelanalyse: $p < 0,037$). Dies ähnelt weitgehend dem Positivierungseffekt aus Experiment 1. Die Teilerperimente TE2 und TE3 wiesen einen eher kleinen Effekt der Bewegungsvorgeschichte auf. Weder für cN1 noch für cP2 konnten signifikante Unterschiede nachgewiesen werden. Nur für TE4, und damit die Untermenge aus Experiment 3, zeigte sich ein Effekt bei cP2 ($p < 0,043$), welcher durch eine Reduktion des *adaptation-AEPs* an dieser Stelle gekennzeichnet ist.

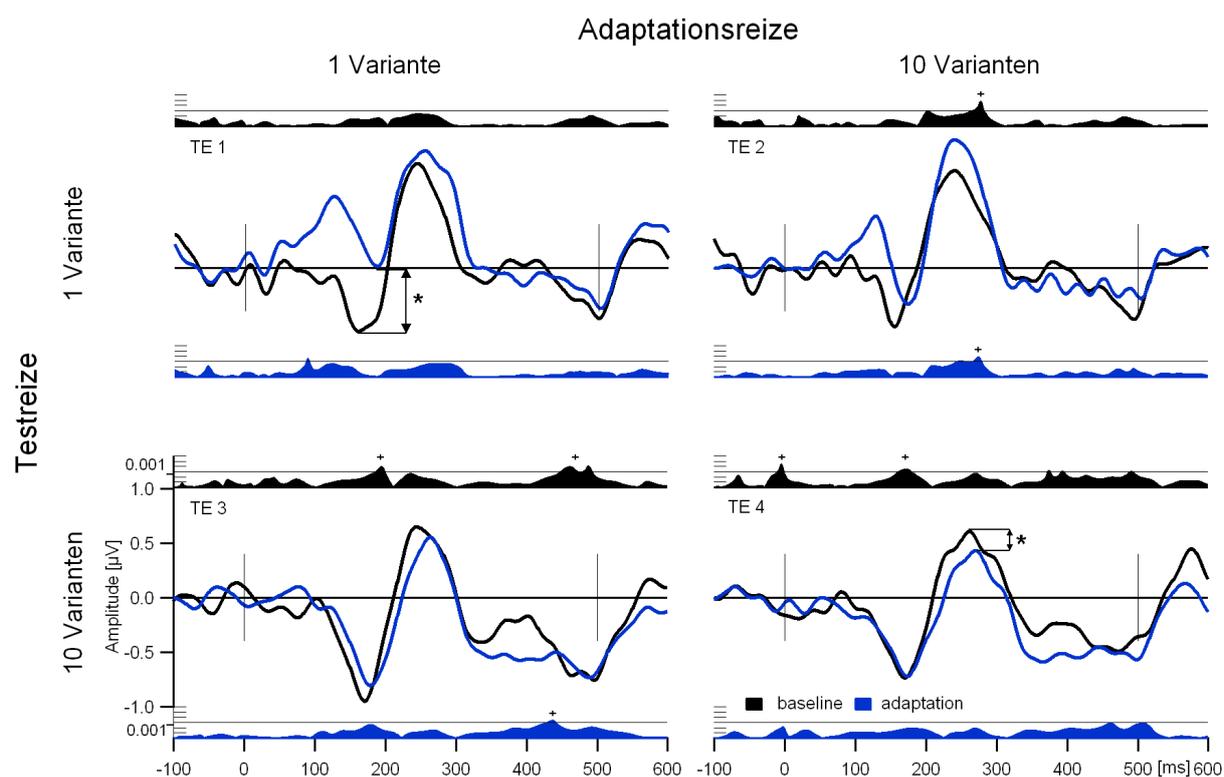


Abbildung 3.17: Grand Mean Kurven ($n = 4$) der Gruppenelektrode FC_G von allen vier Teilerperimenten in Experiment 5 mit den Bedingungen *baseline* und *adaptation*. Die Signifikanz von $p < 0,001$ wird dabei durch eine horizontale Linie angegeben. Ausschläge, die sich signifikant von 0 unterscheiden ($p < 0,001$ für mindestens fünf aufeinanderfolgende Zeitpunkte, siehe „Allgemeine Methodik“ 2.7) werden durch „+“ angezeigt. Signifikante Unterschiede ($p \leq 0,05$) zwischen den Bedingungen konnten nur bei TE1 und TE4 festgestellt werden. Sie sind durch „*“ gekennzeichnet.

Diskussion

In Experiment 5 wurden die Ergebnisse aus Experiment 1 reproduziert. Des Weiteren wurde gezeigt, dass die Anzahl der Varianten für Adaptor und Testreiz einen großen Einfluss auf das gemessene AEP hat. Zunächst fällt auf, dass die Antwort wesentlich von der Variation des Testreizes abhängt. Für eine Testreizvariante ist die cP2 in der Bedingung *adaptation* größer als in der Bedingung *baseline* (TE 1, TE 2), bei der Präsentation von zehn Varianten ist sie kleiner (TE 3, TE 4). Aber auch die Variation des Adaptors hat eine Auswirkung auf die Antwort auf den Testreiz, wie der Vergleich zwischen den Spalten zeigt.

Das Bewegungsbeginn-AEP ohne Bewegungsvorgeschichte zeigte in den Telexperimenten mit zehn verschiedenen Testreizen (TE3, TE4) einen stärkeren cN1-Ausschlag als bei den Telexperimenten mit nur einer Variante des Testreizes (TE1, TE2). Im Gegensatz dazu war die Antwort bei cP2 bei den Telexperimenten mit nur einer Testreizvariante stärker ausgeprägt. Noch deutlicher zeigte sich der Einfluss von Reizvarianten an den AEP-Antworten der Bedingung mit Bewegungsvorgeschichte. Die cN1 näherte sich von TE1 bis TE4 immer mehr der cN1 der Bedingung *baseline* an, von ca. $0 \mu\text{V}$ bis $-0,75 \mu\text{V}$. Und während die cP2-Antwort in den Telexperimenten mit nur einer Testreizvariante stärker ausgeprägt war als die cP2 der Bedingung *baseline*, scheint sie in den beiden anderen Telexperimenten abgeschwächt. Die nachträgliche Durchführung einer Einzelgipfelanalyse an der cP1-Antwort ergab, dass nur bei Telexperiment TE1 ein signifikanter Effekt sowohl für die Amplituden als auch für die Latenzen mit einem gepaarten t-Tests ermittelt werden konnte ($p < 0,024$, bzw. $p < 0,045$). Dieser P1-N1-P2 Komplex wird zum einen durch Aufmerksamkeit, aber zum anderen auch durch Übung/Wiederholung beeinflusst (Martin et al., 2007). Des Weiteren könnten diese Effekte nicht nur durch Reiz-Neuheit ausgelöst werden, sondern auch mit einer Reizähnlichkeit in Zusammenhang stehen (siehe Experiment 4 in Kapitel 3.3.2). In Tierversuchen am primären auditorischen Kortex der Katze wurden Stimulus-spezifische Adaptationseffekte (SSA) gefunden, die bis zu 15 Sekunden anhielten. Die neuronale Antwort war reduziert, wenn die Frequenz des akustischen Reizes nahe an der bevorzugten Frequenz der Neuronen lag (Pienkowski & Eggermont, 2009). Ähnliche Ergebnisse wurden im optischen Tectum der Eule gefunden. Die Antwort auf einen bestimmten, zuvor mehrmals hintereinander präsentierten Reiz, war auch noch reduziert, wenn der Reiz nach 60 Sekunden Pause erneut präsentiert wurde (Netser, Zahar & Gutfreund, 2011). Dieses könnte den Einfluss der Variation des Adaptors erklären. Für die Antwort auf den Testreiz könnte es bedeuten, dass die Antwort auf den gleichen Testreiz kleiner ausfallen sollte als für unterschiedliche Testreizes. Dieses ist auch in den Antworten

mit nur einem Adaptor (linke Spalte, TE 1 und TE 3) der Fall. Bei variierendem Adaptor findet sich eine solche Reduktion jedoch nicht, d.h. die Variation des Adaptors scheint diese Reduktion der Antwort auf den Testreiz zu unterbinden.

Insgesamt zeigt dieses Experiment, dass es wichtig ist, bei einem Experiment die Parameter für die Reize genau anzugeben. Da die vorangegangenen Experimente gezeigt haben, dass selbst die zweimalige Wiederholung eines Adaptationsreizes in der Adaptationsphase zu Effekten der Reizwiederholung beitragen können, sollte in zukünftigen Experimenten eine randomisierte Anordnung der Adaptationsreize verwendet werden.

3.3.4 Diskussion der Experimente 3 bis 5

Die drei Experimente haben gezeigt, dass das Bewegungsbeginn-AEP ohne unmittelbare Bewegungsvorgeschichte von einer frontozentralen Antwort, bestehend aus cN1 und cP2, dominiert wird. Diese Antwort ist charakteristisch für alle *baseline* Antworten in den einzelnen Experimenten. Der Haupteffekt der Bewegungsvorgeschichte war durch eine Amplitudenreduktion an cN1 und cP2 gekennzeichnet. Abhängig vom verwendeten Paradigma fiel diese Reduktion entweder bei cN1 (Experiment 4) oder bei cP2 (Experiment 3) verstärkt aus.

Mechanismen die dem Einfluss der Bewegungsvorgeschichte auf das Bewegungsbeginn-AEP zugrunde liegen

Die typische Signatur des Bewegungsbeginn-AEPs in diesen Experimenten, eine frontozentrale cN1 und cP2, stimmt mit den Antworten aus vorangegangenen Studien überein (Krumbholz et al., 2007; Getzmann, 2009; Getzmann & Lewald, 2010a) und bekräftigt die Reproduzierbarkeit der Antwort zu Bewegungsbeginn in allen verwendeten Paradigmen. Diese Robustheit steht in einem starken Kontrast zu der Variabilität des Effektes der Bewegungsvorgeschichte. Die Präsentation einer Variante von Test- und Adaptationsreiz [Experiment 1, Grzeschik et al. (2010)] führte zu einer deutlichen Positivierung des Bewegungsbeginn-AEPs mit Bewegungsvorgeschichte zwischen 160 und 170 ms. Im Gegensatz dazu wurden in den Experimenten 3 bis 5 verschiedene subtile Effekte beobachtet, sobald die Anzahl von Reizvarianten verändert wurde. Des Weiteren beeinflussen Faktoren wie Reizähnlichkeit und Reizwiederholung die Verarbeitung von unterschiedlichen Bewegungsrichtungen. Obwohl diese Einflüsse noch nicht genau untersucht worden sind, könnten diese Effekte mit Habituationseffekten oder mit Mechanismen der Mismatch-Negativity (MMN) in Verbindung stehen. Eine fMRT Studie (funktionelle Magnetresonanztomographie) von Mutschler et al. (2010) zeigte, dass eine Kurzzeithabituation im

primären auditorischen Kortex bereits 12 Sekunden nach Präsentationsbeginn eines Musikstücks nachweisbar ist. Des Weiteren konnte eine Langzeithabituation von 43 Minuten im Gyrus temporalis superior nachgewiesen werden, in welchem sich der sekundäre auditorische Kortex befindet. Dieser wird mit der Verarbeitung von komplexen Tönen in Verbindung gebracht, die eine höhere zeitliche Struktur und ein breiteres Frequenzspektrum aufweisen als einfache Töne (Rauschecker & Scott, 2009). Eine weitere Rolle könnte der Effekt von Langzeitadaptation spielen. So wurde in einem psychoakustischen Experiment zur frequenzabhängigen Lautheitsadaptation gezeigt, dass der Testreiz noch 40 s nach Präsentation eines zweiten, um ca. 14,5 dB lauteren, Reiz um bis zu 40 % leiser eingeschätzt wurde als vor dessen Präsentation (Charron & Botte, 1988). Weitere Studien zu diesem Thema fanden Langzeiteffekte noch nach Minuten (Baldeweg et al., 1999) oder gar bis zu 48 Stunden (Atienza et al., 2002). Bei einem EEG-Experiment von Baldeweg et al. (1999) zur MMN, bei dem die Probanden passiv zuhören sollten, war die Antwort in den frontozentralen Arealen sowohl für den devianten Reiz als auch für den Standardreiz vergrößert, nachdem eine 3-minütige Pause zwischen zwei Messblöcken eingefügt wurde. Atienza et al. (2002) führten zusätzlich eine Diskriminierungsaufgabe ein und nahmen AEPs im 12-Stunden Rhythmus (fünf Messungen in 48 Stunden) auf. Sie zeigten, dass sich die MMN in 36 Stunden und die P2 in 48 Stunden zunehmend vergrößerten. Diese Langzeiteffekte wurden von Näätänen et al. (1993) mit Aufmerksamkeit in Verbindung gebracht, indem sie gezeigt haben, dass sich die MMN Amplitude vergrößert und deren Latenz verkürzt, wenn den Probanden eine Diskriminierungsaufgabe gestellt wurde. In der Kontrollgruppe mit passiv hörenden Probanden wurde kein signifikanter Effekt nachgewiesen. Im Vergleich zu Baldeweg et al. (1999) und Atienza et al. (2002) wurde hier aber keine Pause zwischen den Blocks eingefügt. Auch wenn in den Experimenten in der vorliegenden Arbeit keine akustische Aufmerksamkeitsaufgabe gestellt wurde, sollten diese Effekte für zukünftige Untersuchungen in Betracht gezogen werden. Die Ergebnisse der Experimente 3 bis 5 zeigten, dass nicht allein die bewegungsspezifische Adaptation als Erklärung für den Einfluss der Vorgeschichte auf das Bewegungsbeginn-AEP herangezogen werden kann.

3.4 Ermittlung von Richtungsspezifität mit einem optimierten Design - Experimente 6 und 7

Mit den Erkenntnissen aus den Experimenten im vorangegangenen Abschnitt konnte nun ein Paradigma entwickelt werden, welches die untersuchten Einflüsse der Reizwiederho-

lung berücksichtigt. Zusätzlich wurde die Qualität der Daten verbessert, indem ein Schwellenkriterium eingeführt wurde. Im Vergleich zu den Experimenten 1 bis 5 wurden zwei wesentliche Aspekte berücksichtigt.

- Keine unmittelbare Aufeinanderfolge von gleichen Reizvarianten in der Voradaptation, Adaptationsphase und in der Präsentation der Testreize. Alle zehn Varianten wurden in randomisierter Abfolge dargeboten.
- Für die Umsetzung des angewandten Ansatzes musste ein Effekt höherer Ordnung berücksichtigt werden. Aus diesem Grund war ein erstklassiges Signal mit einem ausreichenden Signal-Rausch-Verhältnis erforderlich. Um dieses zu verbessern und somit sicherere Aussagen über die Ergebnisse treffen zu können, wurde ein Amplitudenkriterium angewandt, welches Probanden aus der weiteren Datenanalyse ausschließt, wenn ihre Daten dieses Kriterium nicht erfüllten. Zu diesem Zweck wurde bei jedem Probanden die Gipfeldifferenz von cN1 zu cP2 in der Bedingung *baseline* ermittelt. Betrug die Differenz weniger als $1\ \mu\text{V}$, wurden die Daten dieser Versuchsperson verworfen.

Die Ergebnisse dieser Experimente wurden im *European Journal of Neuroscience* publiziert (Grzeschik et al., 2013a) und auf der Tagung der Neurowissenschaftlichen Gesellschaft vorgestellt (Grzeschik et al., 2013b).

3.4.1 Experiment 6

Mit den Ergebnissen aus den zuvor beschriebenen Experimenten, insbesondere denen aus Experiment 5, wurde ein Paradigma für die Untersuchung von richtungsspezifischen Merkmalen des AEPs optimiert. Ziel dieses Experimentes war es, den richtungsspezifischen Effekt von Bewegungsadaptation zu ermitteln, welche entweder in die selbe Richtung wie der Testreiz verläuft, oder in die entgegengesetzte. Dieser Effekt konnte schon in Experiment 2 für die normierten Daten der ersten drei Testreize gezeigt werden und sollte nun mit dem optimierten Design verstärkt werden.

Methoden

Probanden Insgesamt nahmen 17 Probanden an diesem Experiment teil (mittleres Alter 28 Jahre, von 22 bis 37 Jahren, 11 weiblich, 16 Rechtshänder) (Auswahlverfahren wird in Kapitel 2.1 beschrieben). Die meisten dieser Probanden haben schon an den vorangegangenen Experimenten teilgenommen. Die Daten von fünf Probanden mussten ausgeschlossen werden (1 Versuchsperson: Artefakte durch Alphawellen, 4 Versuchspersonen:

Schwellenkriterium nicht erreicht). Somit flossen die Daten von zwölf Versuchspersonen in die Gesamtanalyse mit ein.

Reize Das Grunddesign dieses Experimentes war das selbe wie das in Abschnitt 3.3.1 beschriebene Paradigma (siehe auch Abbildung 2.1). Erneut wurden die Bedingungen

- *baseline (b)*: Testreiz von der Mitte nach links, ohne Adaptation,
- *adaptation same (as)*: Testreiz von der Mitte nach links, mit Adaptation in die selbe Richtung (RL) und
- *adaptation opposite (ao)*: Testreiz von der Mitte nach links, mit Adaptation in die entgegengesetzte Richtung (LR)

in der Abfolge „b, as, ao, ao, as, b“, bzw. „b, ao, as, as, ao, b“ für je eine Hälfte der Probanden, präsentiert und gemessen. Es unterschied sich nur dadurch, dass jegliche Wiederholungen gleicher Reize, sowohl in der Adaptationsphase als auch in der Testphase, ausgeschlossen wurden. Somit sollte ein Effekt durch Reizwiederholung vermieden werden, um ausschließlich die Richtungsspezifität zu untersuchen.

Ergebnisse

In Abbildung 3.18 ist die Topographie der drei Bedingungen dargestellt. Wie erwartet waren die Ergebnisse durch eine frontozentrale Antwort dominiert. Die Analyse der Gipfeldifferenzen (cN1-cP2) bestätigte, dass die Bewegungsvorgeschichte einen signifikanten Einfluss auf die Antwort ausübt (siehe Abbildung 3.19). Die durchgeführte Einweg-ANOVA mit Messwiederholung zeigte einen signifikanten Effekt für den Faktor Bedingung ($p < 0,001$). Die daraufhin berechneten gepaarten t-Tests (sequentiell Bonferroni korrigiert) bestätigten, dass die Gipfel von *adaptation same* signifikant kleiner waren als von *baseline* ($p < 0,0004$) und von *adaptation opposite* ($p < 0,03$), was für einen richtungsspezifischen Effekt spricht. Des Weiteren unterschieden sich die Gipfel von *adaptation opposite* signifikant von denen von *baseline* ($p < 0,03$). Zusammenfassend wurde eine cN1-cP2-Amplitudenabnahme für die Bedingung *adaptation same* um $45\% \pm 8\%$ ($Amplitude_{adaptation\ same} / Amplitude_{baseline} * 100 \pm SEM$) und die Bedingung *adaptation opposite* um $18\% \pm 7\%$ ($Amplitude_{adaptation\ opposite} / Amplitude_{baseline} * 100 \pm SEM$) gefunden. Des Weiteren war die cN1-cP2 Amplitude der Bedingung *adaptation same* um $26\% \pm 11\%$ kleiner als die cN1-cP2 Amplitude der Bedingung *adaptation opposite* ($Amplitude_{adaptation\ same} / Amplitude_{adaptation\ opposite} * 100 \pm SEM$).

Die Grand Mean Kurve an der Gruppenelektrode FC_G ist in Abbildung 3.20(A) dargestellt. Die markanten Ausschläge cN1 um 160 ms und cP2 um 250 ms waren deutlich

ausgeprägt, allerdings nur bei der Bedingung *baseline* statistisch signifikant. Der Haupteffekt der Bewegungsvorgeschichte zeichnete sich durch eine Verringerung der cN1 aus, welche aber für die Bedingungen *adaptation same* und *adaptation opposite* keine statistische Signifikanz bei den laufenden t-Tests erreichte.

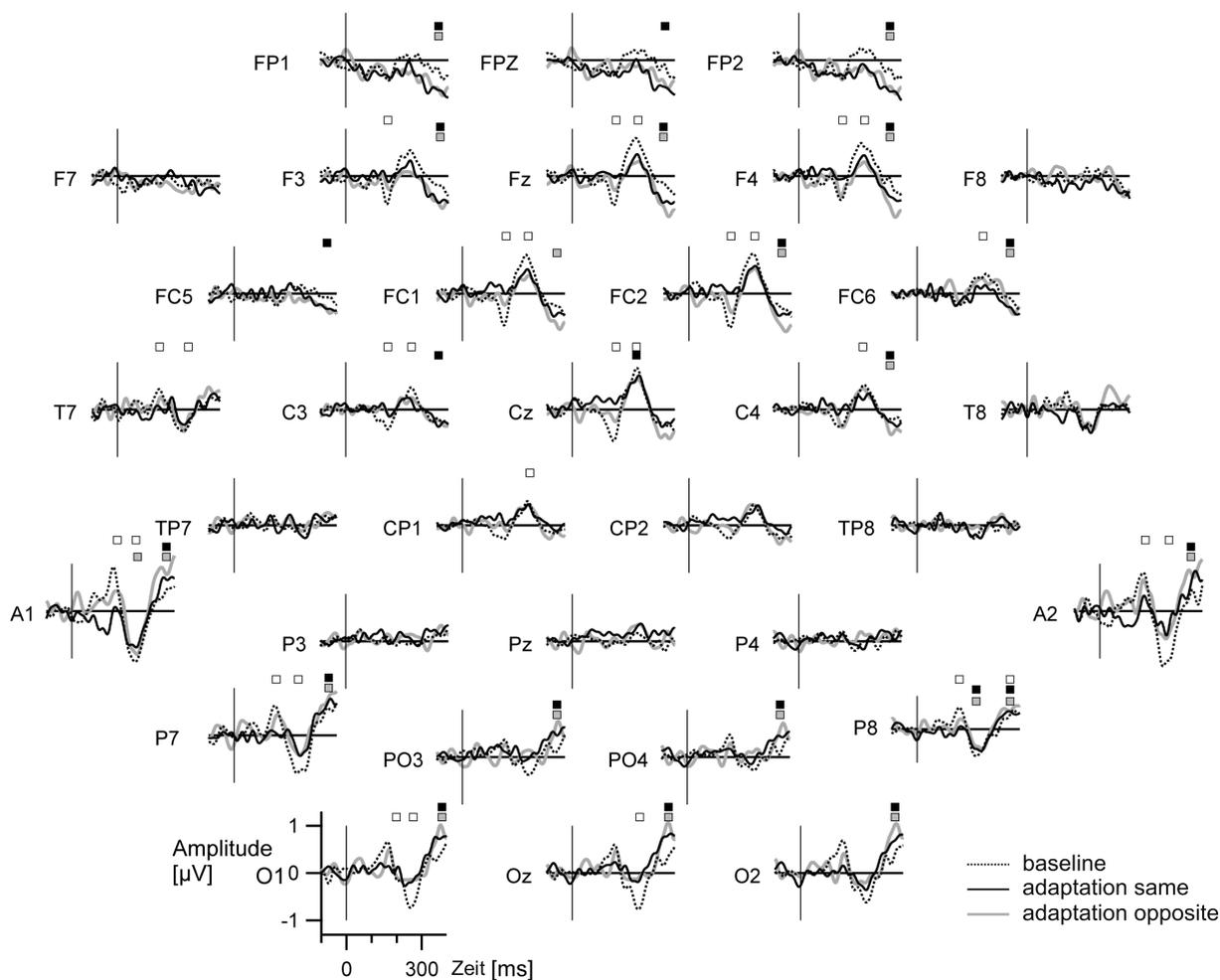
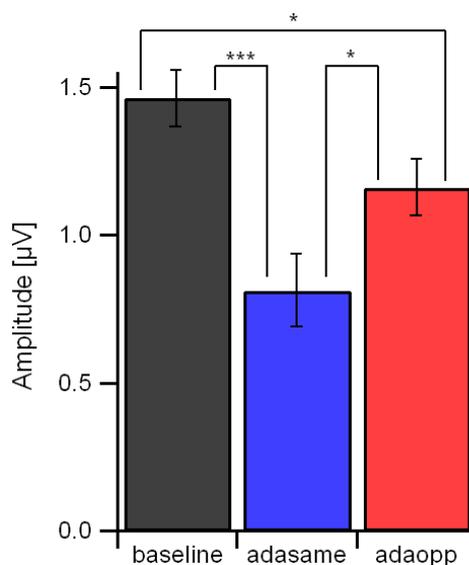


Abbildung 3.18: Topographie der Grand Mean Kurve des Bewegungsbeginn-AEPs für alle Bedingungen ($n=12$) aus Experiment 6. Bewegungsbeginn (Beginn des Testreizes) zum Zeitpunkt 0 wird durch eine senkrechte Linie angezeigt. Signifikante Ausschläge (siehe „Allgemeine Methodik“ 2.7, $p < 0,001$ für mindestens fünf aufeinanderfolgende Punkte) werden bei baseline durch „□“, bei adaptation same durch „■“ und bei adaptation opposite durch „■“ gekennzeichnet. Die typische frontozentrale Antwort kann für cN1 und cP2 nachgewiesen werden.

Ein leichter signifikanter Trend lässt sich nur noch für *adaptation same* an der cP2 erkennen. Diese Ergebnisse wurden quantitativ mit einer Einzelgipfelanalyse an cN1 und

cP2 ausgewertet, und werden in Abbildung 3.20(B) dargestellt. Die durchgeführte Ein-Weg-ANOVA mit Messwiederholung zeigte erneut einen signifikanten Effekt für den Faktor Bedingung an der cN1 ($p < 0,001$), jedoch nicht an der cP2 ($p < 0,259$). Nachträglich berechnete gepaarte t-Tests (sequentiell Bonferroni korrigiert) bestätigten, dass die cN1-Amplituden von *adaptation same* signifikant kleiner waren als die von *baseline* ($p < 0,003$) und von *adaptation opposite* ($p < 0,02$), was auf einen richtungsspezifischen Effekt schließen lässt. Insgesamt wurde die cN1 für *adaptation same* um $66\% \pm 12\%$ ($Amplitude_{adaptation\ same} / Amplitude_{baseline} * 100 \pm SEM$) und die von für *adaptation opposite* um $23\% \pm 16\%$ ($Amplitude_{adaptation\ opposite} / Amplitude_{baseline} * 100 \pm SEM$) verringert. Das bedeutet, dass die nicht-richtungsspezifische Adaptation die cN1 um $23\% \pm 16\%$ verringert und die richtungsspezifische Adaptation eine zusätzliche Abschwächung um $43\% \pm 16\%$ bewirkt. Für die Latenzen wurden keine signifikanten Effekte ermittelt [siehe Abbildung 3.20(B)].

Abbildung 3.19: *cN1-cP2 Amplituden aus Experiment 6 für die Bedingungen baseline, adaptation same und adaptation opposite ($n = 12$, $\pm SEM$) aus der Einzelgipfelanalyse aller Probanden an der Gruppenelektrode FC_G . Signifikanzschwellen sind als „***“ für $p < 0,0004$, „*“ für $p < 0,03$ gekennzeichnet (Statistik unter Kapitel 3.4.1 beschrieben).*



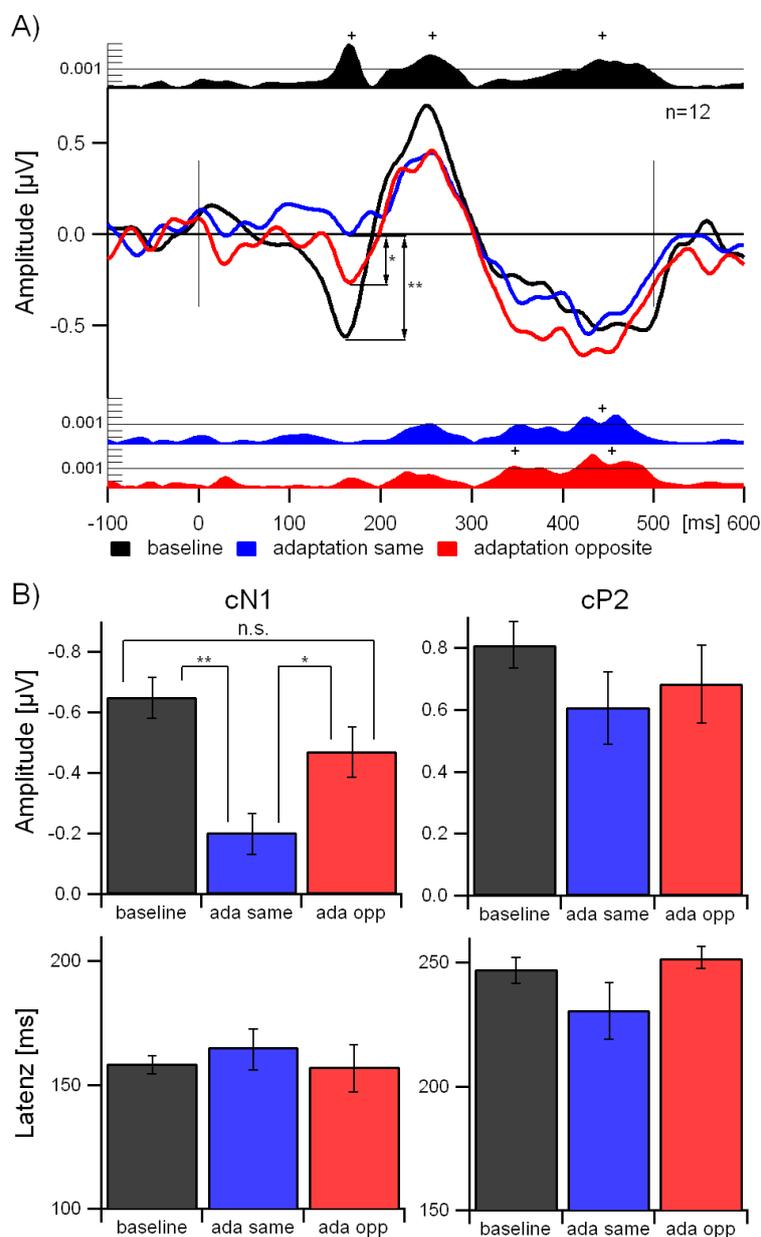


Abbildung 3.20: (A) Grand Mean Kurve ($n = 12$) der Gruppenelektrode FC_G für alle drei Auswertebedingungen in Experiment 6. Die Signifikanz von $p < 0,001$ wird dabei durch eine horizontale Linie angegeben. Ausschläge, die sich signifikant von 0 unterscheiden ($p < 0,001$ für mindestens fünf aufeinanderfolgende Zeitpunkte, siehe „Allgemeine Methodik“ 2.7) werden durch „+“ angezeigt. (B) cN1 und cP2 Amplituden und Latenzen für alle Bedingungen aus der Einzelgipfelanalyse ($\pm SEM$, $n = 12$) für die Gruppenelektrode FC_G . Signifikanzschwellen sind als „**“ für $p < 0,003$, „*“ für $p < 0,02$ bzw. „n.s.“ für nicht signifikante Unterschiede, gekennzeichnet (Statistik unter Kapitel 3.3.1 beschrieben).

Diskussion

Das vorliegende Experiment demonstriert, dass das AEP des Bewegungsbeginns stark von der Bewegungsvorgeschichte abhängt. Zunächst fällt eine richtungsunspezifische Reduktion der Amplitude mit Adaptoren auf. Die statistische Analyse der cN1-cP2 Amplitude verdeutlicht, dass dieser Effekt für die Adaptation in die selbe Richtung wie der Testreiz stärker ausgeprägt war. Eine genaue Analyse der einzelnen Gipfel zeigte, dass insbesondere die cN1 von dieser Adaptation betroffen ist. Eine Adaptation in die entgegengesetzte Richtung wie der Testreiz führte zu einer geringeren Abschwächung der cN1 und cP2 als bei der Adaptation in die selbe Richtung. Diese Merkmale legen nahe, dass die Antworten von auditorischen Bewegungsdetektoren zu dem Bewegungsbeginn-AEP um 160 ms nach Bewegungsbeginn beitragen.

Neuronale Mechanismen des Bewegungsbeginn-AEPs Die AEP Daten in diesem Experiment zeigen eine richtungsspezifische Reduktion der cN1 um 66 %. Bei einer richtungsunspezifischen Adaptation ist die cN1 um 22.5% reduziert. Somit scheint die cN1 sowohl von echten Bewegungsdetektoren als auch von Reizänderungen, die nicht richtungsspezifisch sind, generiert zu werden. Letztere lassen sich mit einer „Antwort auf räumliche Änderungen“ (engl. spatial change response) in Verbindung bringen, welche vermutlich auch zu einem Bewegungsbeginn-AEP beiträgt (Getzmann & Lewald, 2012). Diese Mischung aus richtungsspezifischen und richtungsunspezifischen Einflüssen auf die Bewegungskomponente des Bewegungsbeginn-AEPs deckt sich mit den Eigenschaften, wie sie für die Bewegungskomponente des Bewegungsbeginn-VEPs beobachtet wurden. Dort wurde ein signifikanter Effekt von Adaptation, richtungsabhängig oder richtungsunabhängig, auf die N2 (ein negativer Ausschlag des Bewegungsbeginn-VEPs um 150 bis 200 ms) gefunden. Die Amplitude wurde durch die unspezifische Adaptation um 50 % und durch die richtungsspezifische Adaptation um weitere 15 %-28 % reduziert (Hoffmann et al., 2001; Maurer & Bach, 2003). Magezi et al. (2013) hingegen konnten keinen richtungsspezifischen Effekt der Adaptation nachweisen. In deren Studie wurden aber keine Bewegungsbeginn-AEPs nach Adaptation gemessen, sondern AEPs als Antwort auf einen stationären Reiz nach Adaptation (von links nach rechts oder umgekehrt). Diese Antworten haben sich nicht signifikant voneinander unterschieden. Es wurde nur ein Unterschied zwischen bidirektionaler und stationärer Adaptation gefunden (Magezi et al., 2013). Diese Ergebnisse legen nahe, dass die Antworten nur den Unterschied zwischen bewegten Reizen und stationärem Reiz widerspiegeln. Sie sagen nichts darüber aus, ob eine richtungsspezifische Adaptation vorliegt. Diese wäre nur mit Bewegungsbeginn-AEPs nachweisbar. Richtungs-

spezifische Adaptation konnte schon durch Einzelzelleitungen am primären visuellen Kortex der Katze nachgewiesen werden. So konnten Giaschi et al. (1993) zeigen, dass die Antwort einfacher Zellen nach Adaptation mit einem visuellen Reiz in die bevorzugte Bewegungsrichtung stärker reduziert war als bei einer Adaptation in eine nicht-bevorzugte Richtung. Dies weist auf die Existenz von echten Bewegungsdetektoren hin.

3.4.2 Experiment 7

In Experiment 6 waren die Antworten auf die bewegten Adaptoren reduziert. Dabei war die richtungsspezifische Antwort stärker reduziert als die richtungsunspezifische. In Experiment 7 wurde der Frage nachgegangen ob die richtungsspezifische Bedingung *adaptation same* auch im Vergleich zu einem stationären Adaptationsreiz deutlich adaptiert, der im Langzeitmittel aus den gleichen Richtungen kommt wie der bewegte Adaptor. Dies würde die Ergebnisse aus Experiment 6 bestätigen und einen alternativen Weg zur Isolation von Bewegungsdetektoren aufzeigen. Würde hingegen in Experiment 6 keine richtungsspezifische Adaptation vorliegen, dann würde auch der stationäre Adaptationsreiz zu einer Reduzierung der Antwort führen, was auf eine unspezifische Adaptation von räumlichen Positionen hinweist.

Methoden

Probanden An diesem Experiment nahmen 15 gesunde Probanden im Alter von 24 bis 37 Jahren teil (mittleres Alter: 29, 14 Rechtshänder, 9 weiblich). Die Probandenauswahl ist in Kapitel 2.1 dargestellt. Zwölf von ihnen nahmen auch an dem vorherigen Experiment teil. Die Daten von einem Probanden wurden nicht in die Analyse mit einbezogen, da sie einen zu hohen Anteil an Alphawellen beinhalteten. Von zwei weiteren Testpersonen konnten die Daten nicht verwendet werden, da sie dem in Abschnitt 3.4.1 eingeführten Amplitudenkriterium nicht entsprechen konnten. Somit wurden zwölf Datensätze in der Gesamtanalyse ausgewertet.

Reize In diesem Experiment wurden drei Bedingungen gemessen:

- *baseline (b)*: Testreiz von der Mitte nach links, ohne Adaptation,
- *adaptation same (as)*: Testreiz von der Mitte nach links, mit Adaptation in die selbe Richtung (RL) und
- *matched noise (m)*: Testreiz von der Mitte nach links, mit stationärer Adaptation an allen Punkten von $+30^\circ$ bis -30° .

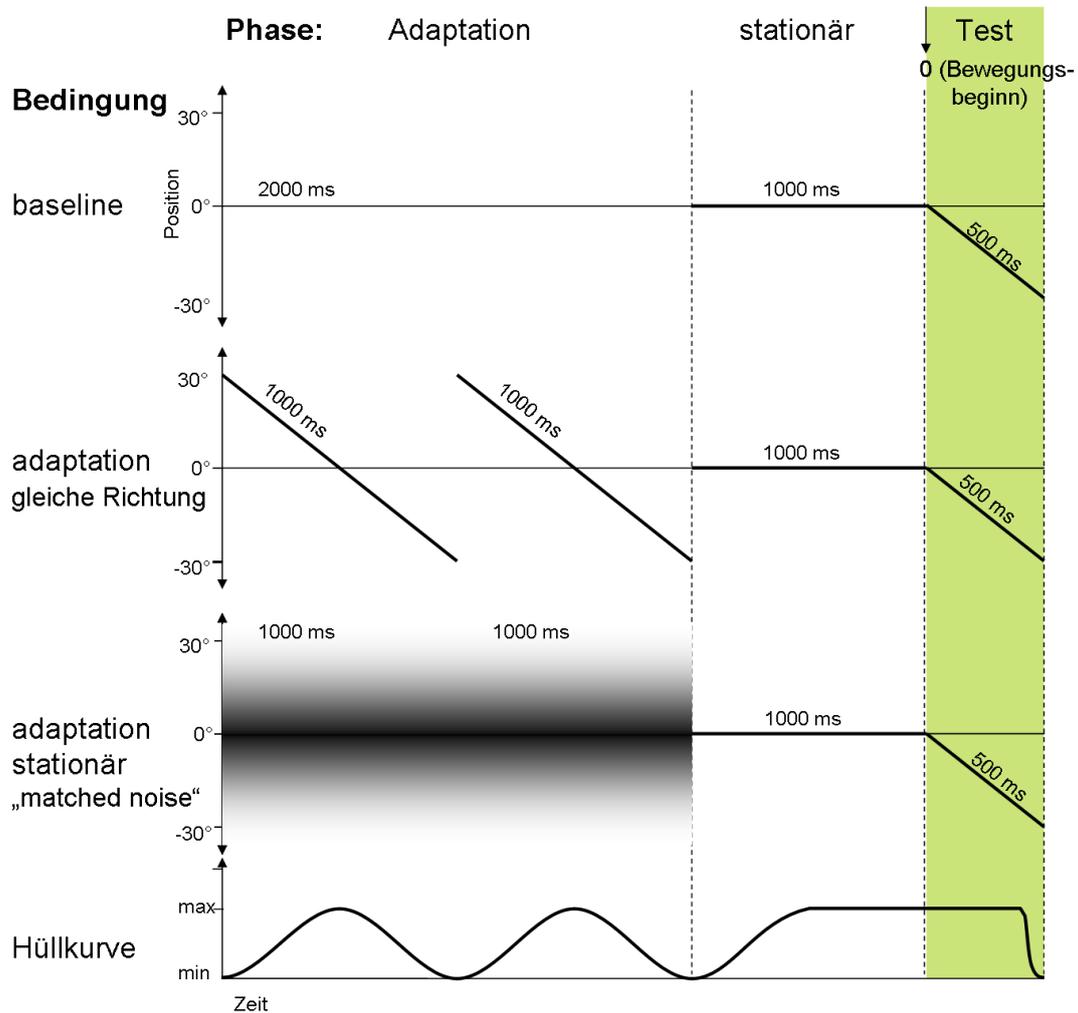


Abbildung 3.21: Grunddesign für Experiment 7. Jede Bedingung besteht aus einer Adaptationsphase, einer Stationären Phase und der Testphase (farbig unterlegt) während der die AEPs gemessen wurden. In der 2-sekündigen Adaptationsphase wird abhängig von der Bedingung entweder Ruhe, ein Adaptationsreiz von rechts nach links oder der gewichtete stationäre Reiz präsentiert. Die 500 ms Testphase mit dem Bewegungsbeginn schließt sich der 1-sekündigen Stationären Phase an. Diese Sequenz wurde zyklisch in jedem Block für jede Bedingung wiederholt. Die unterste Darstellung beschreibt die Amplitudenmodulation der Reize mit den beschriebenen Hann-Fenstern zur Vermeidung von störenden Effekten bei der Reizgebung, insbesondere durch Reizbeginn bzw. Reizende.

Für die ersten beiden Bedingungen wurden die selben Reize wie im vorherigen Experiment verwendet. Für die stationäre Adaptationsbedingung wurde ein neuer Reiz generiert, der aus einer gewichteten Summe von stationären Reizen an allen HRTF-Punkten von $+30^\circ$ bis -30° (in 1° Schritten) besteht. Dafür wurde zuerst das quadratische Mittel unter der Hüllkurve, welche über den 1000 ms Reiz gelegt wird, für jeden dieser HRTF-Punkte berechnet. Anschließend wurde weißes Gaußsches Rauschen mit jedem HRTF-Punkt gefaltet und mit seinem entsprechenden quadratischen Mittel gewichtet. Abschließend wurden alle gefalteten und gewichteten Reize addiert. Der so erzeugte stationäre Reiz deckt, wie der sich bewegende Adaptationsreiz, alle räumlichen Punkte ab und besitzt dabei die selbe Reizenergie wie ebendieser (siehe Abbildung 3.21). Die Messprozedur und die Auswertung in diesem Experiment orientiert sich an der von Abschnitt 3.4.1.

Ergebnisse

Die Topographie der Grand Mean Kurven ist in Abbildung 3.24 dargestellt. Die Auswertung der cN1-cP2 Amplitude ergab signifikante Ergebnisse. Die Ein-Weg ANOVA mit Messwiederholung zeigte für den Faktor Bedingung einen signifikanten Effekt ($p < 0,01$). Nachträglich durchgeführte gepaarte t-Tests (sequentiell Bonferroni korrigiert) zeigten, dass die Gipfeldifferenzen von *adaptation same* signifikant kleiner waren als von *matched noise* ($p < 0,009$) und bestätigten somit einen bewegungsspezifischen Effekt. Insgesamt war die cN1-cP2 Amplitude von *adaptation same* um $30\% \pm 9\%$ niedriger als von *matched noise* ($Amplitude_{adaptation\ same} / Amplitude_{matched\ noise} * 100 \pm SEM$) (vgl. Abbildung 3.22).

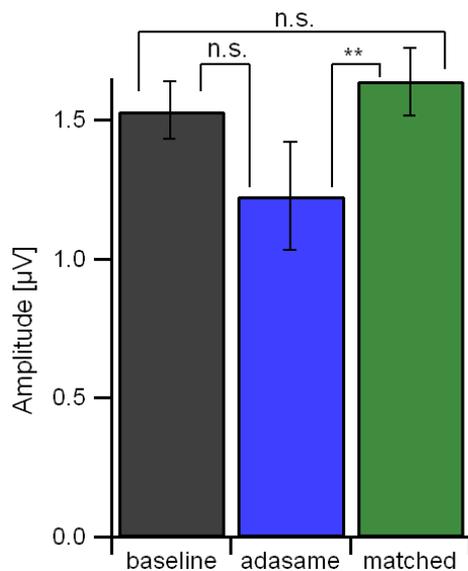


Abbildung 3.22: cN1-cP2 Amplituden aus Experiment 7 für die Bedingungen baseline, adaptation same und matched noise ($n = 12$, $\pm SEM$) aus der Einzelgipfelanalyse aller Probanden an der Gruppenelektrode FC_G . Signifikanzschwellen sind als „**“ für $p < 0,009$ gekennzeichnet (Statistik unter Kapitel 3.4.2 beschrieben).

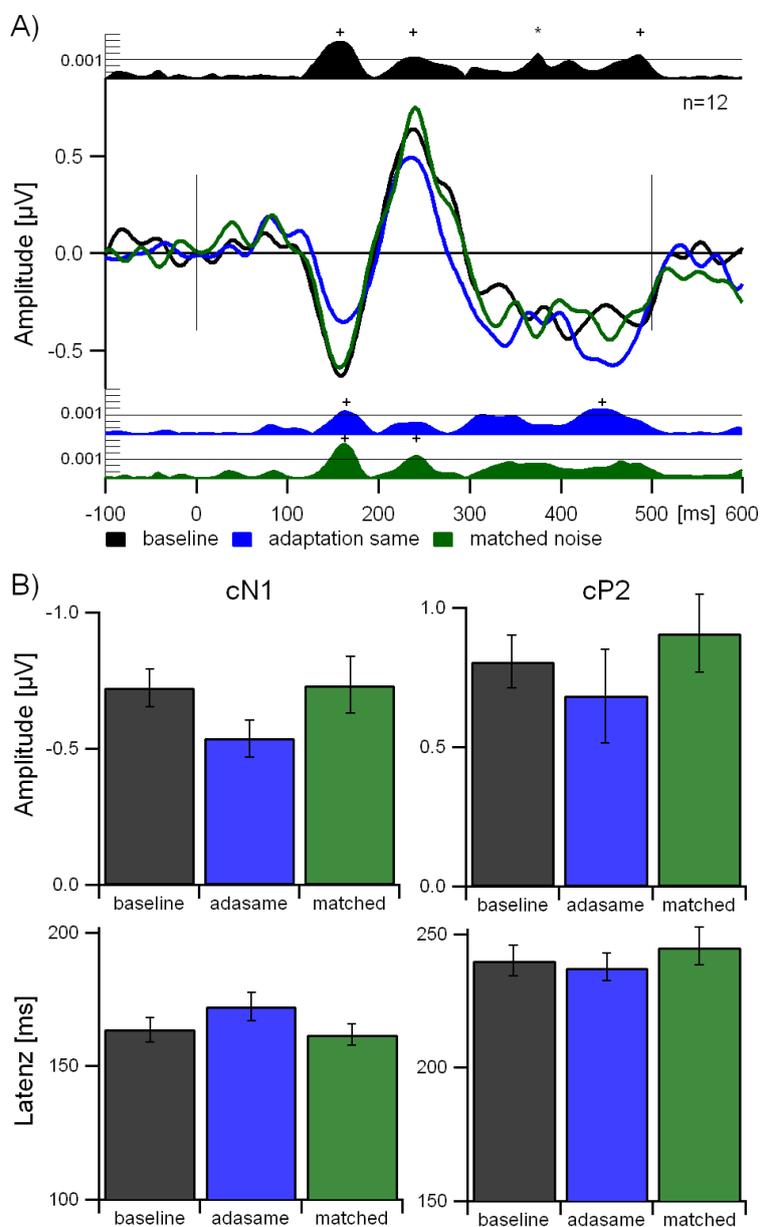


Abbildung 3.23: (A) Grand Mean Kurve ($n = 12$) der Gruppenelektrode FC_G für alle drei Auswertebedingungen in Experiment 7. Die Signifikanz von $p < 0,001$ wird dabei durch eine horizontale Linie angegeben. Ausschläge, die sich signifikant von 0 unterscheiden ($p < 0,001$ für mindestens fünf aufeinanderfolgende Zeitpunkte, siehe „Allgemeine Methodik“ 2.7) werden durch „+“ angezeigt. (B) cN1 und cP2 Amplituden und Latenzen für alle Bedingungen aus der Einzelgipfelanalyse ($\pm\text{SEM}$, $n = 12$) für die Gruppenelektrode FC_G . Es konnten keine signifikanten Effekte ermittelt werden.

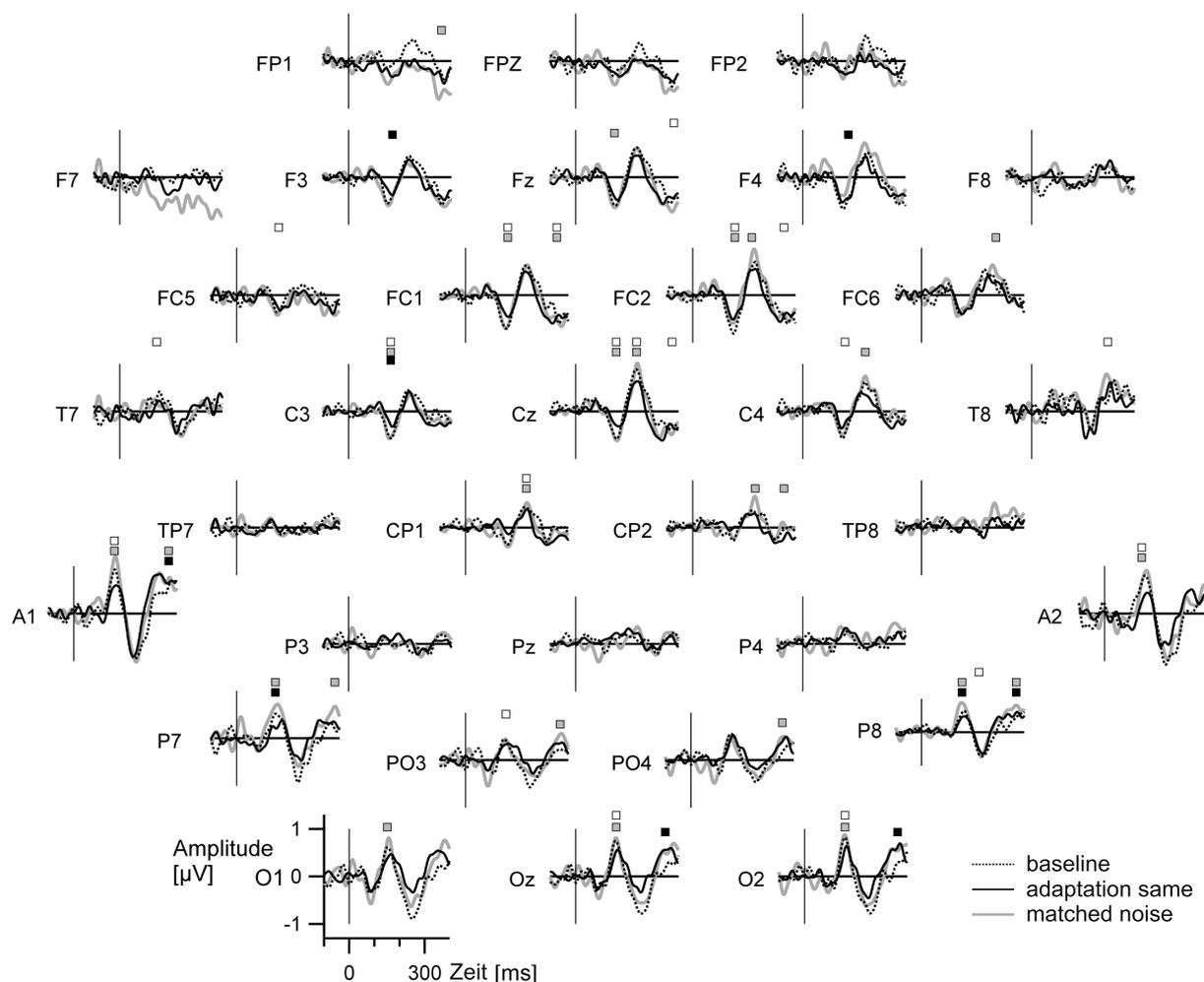


Abbildung 3.24: Topographie der Grand Mean Kurve des Bewegungs AEPs für alle Bedingungen ($n=12$) aus Experiment 7. Bewegungsbeginn (Beginn des Testreizes) zum Zeitpunkt 0 wird durch eine senkrechte Linie angezeigt. Signifikante Ausschläge (siehe „Allgemeine Methodik“ 2.7, $p < 0,001$ für mindestens fünf aufeinanderfolgende Punkte) werden bei baseline durch „□“, bei adaptation same durch „■“ und bei matched noise durch „■“ gekennzeichnet. Die typische frontozentrale Antwort kann für cN1 und cP2 nachgewiesen werden.

Für den Vergleich von *baseline* mit *adaptation same*, bzw. mit *matched noise*, wurden keine signifikanten Effekte gefunden.

Im Gegensatz zu der cN1-cP2 Amplitude ergab die Analyse der Einzelgipfel keine signifikanten Effekte. Wie bei den anderen Experimenten zeigte die Gruppenelektrode FC_G den typischen Kurvenverlauf mit den signifikanten Ausschlägen cN1 und cP2 [Abbildung 3.23(A); cN1 bei 160 ms und cP2 bei 240 ms] für die Bedingungen *baseline* und *matched noise*. Für die Bedingung *adaptation same* war nur die cN1 signifikant. Obwohl sich ein Unterschied zwischen den Bedingungen erkennen lässt, wurden keine signifikanten Effekte

an cN1 und cP2 über eine Ein-Weg ANOVA mit Messwiederholung aus den Daten der Einzelgipfelanalyse beobachtet [vgl. Abbildung 3.23(B)]. Auch für die Latenzen wurden keine signifikanten Ergebnisse ermittelt.

Diskussion

Mit diesem Experiment wurde gezeigt, dass die Adaptation mit einem Bewegungsreiz, der in die selbe Richtung verläuft wie der Testreiz, zu einer nicht signifikanten Reduktion der cN1 um 16 % führte. Weiterhin führte die Adaptation mit einem stationären Reiz (*matched noise*), der im Langzeitmittel aus den gleichen Richtungen kommt wie der bewegte Adaptor, zu einer nicht signifikanten verstärkten Antwort um 9,75 %, die sogar das AEP des Bewegungsbeginns ohne Bewegungsvorgeschichte (*baseline*) überragt, was auf einen bewegungsspezifischen Effekt hindeutet. Gleichzeitig wurde dadurch nachgewiesen, dass keine Adaptation auf räumliche Positionen vorliegt. Der signifikante Unterschied zwischen *adaptation same* und *matched noise* wirft die Frage auf, ob *baseline* als Referenzbedingung weiterhin als geeignet angesehen werden kann. Möglicherweise reagiert die Bewegungskomponente des Bewegungsbeginn-AEPs stärker auf einen bewegten Reiz, wenn zuvor mit einem stationären Reiz adaptiert wurde, als auf eine ausbleibende Bewegungsvorgeschichte. Da der stationäre Adaptationsreiz gleichzeitig alle räumlichen Orte akustisch reizt, kann ausgeschlossen werden, dass die Antwort allein durch die räumliche Änderung erklärt werden kann („spatial change response“). Des Weiteren ist hier, wie in Experiment 4, ein Langzeiteffekt zu vermuten, der die stationäre Adaptation so lange aufrecht erhält, dass sie die richtungsspezifische Adaptation hemmt und somit die Antwort auf den Bewegungsbeginn schwächer ausfällt. Solche Langzeiteffekte können Minuten (Baldeweg et al., 1999; Mutschler et al., 2010) oder Tage (Atienza et al., 2002) anhalten und mit Aufmerksamkeit in Verbindung stehen (Näätänen et al., 1993). Des Weiteren könnte eine reizspezifische Adaptation, insbesondere in Hinblick auf die Frequenzen, vorliegen (Pienkowski & Eggermont, 2009). Diese Ergebnisse regen weitere Experimente an, um zum einen die bisher gefundenen Ergebnisse zu bestätigen und zum anderen, um die tieferliegenden neuronalen Mechanismen der auditorischen Bewegungswahrnehmung beim Menschen mit Hilfe der Bewegungsbeginn-AEPs zu analysieren.

3.4.3 Diskussion der Experimente 6 und 7

Die beiden Experimente 6 und 7 zeigen, dass das Bewegungsbeginn-AEP sowohl bewegungs- als auch richtungsspezifisch von der Bewegungsvorgeschichte abhängt. Letzteres zeigt sich durch eine Reduktion der Antwort an der cN1-cP2 Amplitude.

In Experiment 6 war diese Amplitudenreduktion besonders für die cN1 ausgeprägt, wenn sich Testreiz und Adaptor in die selbe Richtung bewegten. War der Adaptor entgegengesetzt gerichtet, fiel diese Reduktion schwächer aus. Ein nicht signifikanter Trend in der Reduktion war auch an der cP2 zu beobachten. In Experiment 7 hingegen zeigte sich eine signifikante Vergrößerung der cN1-cP2 Amplitude und eine nicht signifikante Vergrößerung der cP2 für die stationäre Adaptationsbedingung. Im Vergleich zu Experiment 1, in dem die Antwort der Adaptationsbedingung an der cP2 stark positiviert war, ist diese Vergrößerung aber nicht mit Reizwiederholung zu erklären, weil in dem optimierten Paradigma in Experiment 7 jegliche Wiederholung von gleichen Reizen ausgeschlossen wurde. Vielmehr zeigen beide Experimente zusammen genommen einen großen bewegungsspezifischen und einen schwächer ausgeprägten richtungsspezifischen Effekt. Zunächst reduziert die Adaptation mit bewegten Reizen die neuronale Aktivität der Richtungsneurone. Je nach Bewegungsrichtung erfolgt zusätzlich eine richtungsspezifische Adaptation, die durch eine weitere Reduktion gekennzeichnet ist, wenn Testreiz und Adaptor die gleiche Bewegungsrichtung haben. Wird hingegen mit einem stationären Reiz adaptiert, findet keine Reduzierung der Aktivität in den Neuronen statt. Zusätzlich muss erwähnt werden, dass neben diesen richtungsspezifischen und richtungsunspezifischen Adaptationseffekten auch die Reizvorgeschichte einen bedeutenden Einfluss auf das Bewegungsbeginn-AEP ausübt (Charron & Botte, 1988; Baldeweg et al., 1999; Atienza et al., 2002; Pienkowski & Eggermont, 2009; Mutschler et al., 2010). Des Weiteren wird die Reizvorgeschichte von kognitiven Einflüssen, Langzeitadaptation, Habituation und der Langzeitumgebung der auditorischen Reize beeinflusst, was sich wiederum auf das Bewegungsbeginn-AEP auswirkt. Auch das können Gründe dafür sein, dass die Antworten der Adaptationsbedingungen von Experiment 6 und Experiment 7 leicht voneinander abweichen.

Die Anwendung von spezifischen Adaptationsparadigmen ist eine im Allgemeinen akzeptierte Methode, um physiologische Signale zu untersuchen und um spezifische Generatoren in Massenantworten zu identifizieren (Grill-Spector & Malach, 2001; Huk et al., 2001; Larsson & Smith, 2012). Dieser Ansatz hat sich bereits bei der Analyse der Bewegungsbeginn-VEPs etabliert. Weiterhin scheint die Anwendung dieses Ansatzes auf das Bewegungsbeginn-AEP das Verständnis, um dessen spezifische Komponenten in ähnlicher Weise zu unterstützen. Dennoch ist zu beachten, dass mögliche Widersprüche durch die Kombination dieser Technik mit Bewegungsbeginn-AEPs auftreten können. Die beobachteten Adaptationseffekte könnten auch durch die lokale Adaptation, hervorgerufen durch den Beginn des Reizes an einer spezifischen Reizlokalisation, erklärt

werden (Getzmann, 2011). Diese räumliche Adaptation könnte ein Gegenstück zu der echten Bewegungsadaptation darstellen. Es wurden zwei Maßnahmen ergriffen, um solche Einflüsse durch lokale Adaptation zu minimieren. Als Erstes wurden die Referenzbedingungen (*adaptation opposite* und *matched noise*) ausgewählt, um den Effekt durch ungleiche lokale Adaptation auf die zu vergleichenden Antworten zu reduzieren. Das bedeutet, dass lokale Adaptationseffekte ausgeglichen wurden: (a) für Reize, welche in entgegengesetzter Richtung verlaufen und trotzdem die gleichen Orte reizen (Experiment 6) und (b) für Rauschen, welches speziell angepasst wurde, um eine ungleiche lokale Stimulation zu vermeiden (Experiment 7). Als Zweites wurde der Adaptationsreiz so gestaltet, dass schnelle Antworten auf den Reizbeginn reduziert, und somit lokale Adaptationseffekte links oder rechts der Mitte minimiert wurden (siehe Kapitel 2.2).

Hinsichtlich der Durchführbarkeit des angewandten Ansatzes muss erwähnt werden, dass die beiden Experimente 6 und 7 einen Effekt höherer Ordnung untersucht haben. Aus diesem Grund wurde für das Paradigma ein Signal vorausgesetzt, welches ein ausreichendes Signal-Rausch-Verhältnis aufweist. Dieses wurde erreicht, indem Versuchspersonen aus der weiteren Analyse ausgeschlossen wurden, deren cN1-cP2 Amplitude die Schwelle von $1\mu\text{V}$ nicht erreichte. Eine weitere Möglichkeit, die AEP Amplitude zu vergrößern, und damit das Signal-Rausch-Verhältnis zu verbessern, wäre die Anwendung eines Freifeldaufbaus anstatt der virtuellen auditorischen Bewegung, da damit größere Bewegungsbeginn-AEPs erzielt werden können (Getzmann & Lewald, 2010a). Das zeigt, dass zukünftige Paradigmen von der Kombination aus Bewegungsadaptation und Freifeldstimulation profitieren können, um die neuronalen Hintergründe der auditorischen Bewegungswahrnehmung des Menschen zu entschlüsseln.

Die Ergebnisse aus Experiment 6 und 7 legen nahe, dass echte auditorische Bewegungsdetektion durch die cN1 des Bewegungsbeginn-AEPs gekennzeichnet ist. Dies motiviert weitere Studien, nicht nur, um diesen wesentlichen Einblick zu bekräftigen, sondern auch, um Bewegungsbeginn-AEPs für die detaillierte Analyse der neuronalen Grundlagen der auditorischen Bewegungswahrnehmung des Menschen heranzuziehen. Obwohl der auditorische und der visuelle Bewegungsbeginn zwei verschiedene evozierte Potentiale (EPs) mit unterschiedlicher kortikaler Ausbreitung hervorrufen, sind die Eigenschaften dieser EPs bemerkenswert ähnlich in beiden sensorischen Modalitäten. Das weist auf ähnliche Prinzipien der neuronalen Prozesse hin, welche der auditorischen und visuellen Bewegungsdetektion zugrunde liegen. Bis zu welchem Ausmaß diese Prinzipien miteinander vergleichbar sind, muss noch in weiteren Studien untersucht werden.

3.5 Psychoakustik: Experiment 1

Die Entwicklung der einzelnen EEG-Experimente von Experiment 1 hin zu Experiment 7, insbesondere aber das Experiment 5 (Kapitel 3.3.3), hat gezeigt, dass vermutlich Gewöhnungseffekte bei der Reizdarbietung eine Rolle für den Einfluss der Vorgeschichte auf das Bewegungsbeginn-AEP spielen. Obwohl die Versuchspersonen auf Nachfrage nicht einschätzen konnten, ob in den Experimenten gleiche Reize oder verschiedene Reize, d.h. Varianten von weißem Gaußschem Rauschen, präsentiert wurden, wurden unterschiedliche Effekte auf die EEG-Antworten beobachtet (vgl. Kapitel 3.3.3). Um zu untersuchen, ob es sich dabei möglicherweise um unbewusste Lerneffekte handelt, wurde ein Psychoakustikexperiment durchgeführt, bei dem die Versuchspersonen angeben mussten, ob sich die zwei präsentierten Reize voneinander unterschieden haben oder nicht.

3.5.1 Methoden

Probanden

An diesem Experiment nahmen fünf gesunde Probanden im Alter von 21 bis 33 Jahren teil (mittleres Alter: 27, 5 Rechtshänder, 4 weiblich). Die Probandenauswahl ist in Kapitel 2.1 dargestellt.

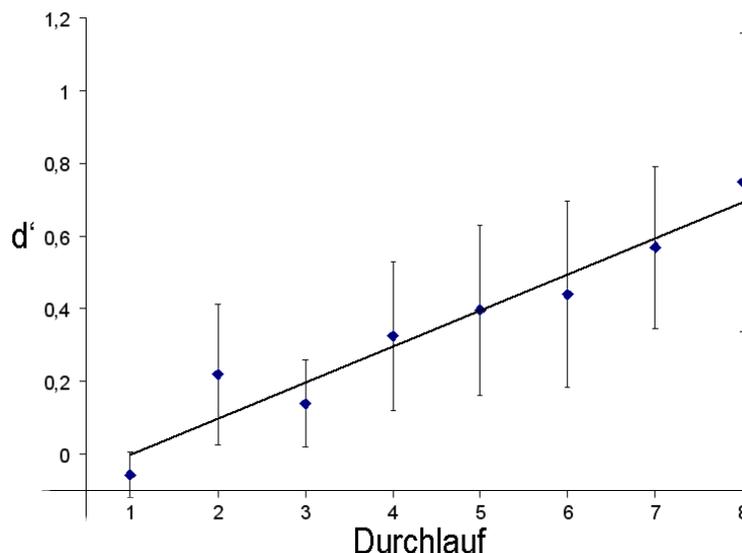
Reize

Die genaue Beschreibung des Paradigmas ist in Kapitel 2.8 angegeben. Als Reize wurden fünf einsekündige Adaptationsvarianten aus den zuvor beschriebenen EEG-Experimenten verwendet. Sie wurden ausgewählt, weil in Experiment 5 (Abschnitt 3.3.3, TE2) die Verwendung von zehn Varianten der Adaptationsreize, im Gegensatz zu der Verwendung von zehn Testreizen, einen signifikanten Effekt im Vergleich zu der Verwendung von nur einer Variante bei den laufenden t-Tests gezeigt hat. Sie wurden zufällig zu gleichen und ungleichen Paaren kombiniert und in insgesamt acht Durchläufen mit je 110 Paarungen präsentiert, so dass pro Durchlauf je 55 gleiche und ungleiche Paare dargeboten wurden. Diese Information wurde allen Versuchspersonen zu Beginn der Untersuchung mitgeteilt. Die Probanden sollten nach jeder Darbietung durch Mausklick angeben, ob sich beide Reize unterschieden haben oder ob sie genau gleich waren. Die Antwortzeit war nicht limitiert (siehe auch Abbildung 2.2 in Kapitel 2.8 „Allgemeine Methodik“).

3.5.2 Ergebnisse

Von allen Probanden wurde pro Durchlauf der Sensitivitätsindex d' gemäß der Signalentdeckungstheorie berechnet. Abbildung 3.25 zeigt die Mittelwerte und Standardfehler aller d' für alle Durchläufe. Die Ein-Weg-ANOVA mit Messwiederholung zeigte keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Durchläufen (Faktor Durchlauf, $p=0,194$), was durch den zusätzlich durchgeführten gepaarten t-Test zwischen den Ergebnissen des ersten und des achten Durchlaufs bestätigt wurde ($p<0,093$). Dennoch deuteten die einzelnen Ergebnisse der Probanden eine verbesserte Diskriminierbarkeit nach jedem zusätzlichen Durchlauf an (siehe Tabelle 3.4). Dieser Trend wurde mit der Berechnung einer linearen Regression der Mittelwerte bestätigt ($R^2=0,936$; $p<0,001$). Wird ein Schwellenwert von $d'=1$ [prozentualer Anteil von richtigen Antworten 76 %, (Hartmann, 2005, S. 544-545)] als Maß für eine gute Diskriminierbarkeit angenommen, lassen sich die Probanden in zwei Gruppen einteilen: Gruppe 1 ($n=2$, $d'>1$), denen es möglich war, die Reize am Ende des Experimentes voneinander zu unterscheiden, und Gruppe 2 ($n=3$, $d'<1$), die diese Unterscheidung nicht treffen konnten.

Abbildung 3.25: Mittelwerte ($\pm SEM$, $n=5$) und lineare Regression von d' für alle acht Einzeldurchläufe im ersten Psychoakustikexperiment. Die lineare Regression war signifikant ($p<0,001$). Die Berechnung der Ein-Weg-ANOVA mit Messwiederholung für die Einzeldaten zeigte keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Durchläufen.



3.5.3 Diskussion

Die Ergebnisse aus diesem Experiment weisen einen Trend (lineare Regression, $p<0,001$) in Bezug der Diskriminierbarkeit von Reizen, bestehend aus weißem Gaußschem Rauschen, auf. Im Einzelnen, d.h mit einem gepaarter t-Test zwischen Durchlauf 1 und 8 wurde dieses Ergebnis nicht bestätigt. Das kann zum einen an der niedrigen Probandenanzahl ($n=5$) liegen. Zum anderen stellt sich die Frage, ob eine Verstärkung des Lerneffektes

möglicherweise durch die Darbietung von Rückmeldungen nach jeder gegebenen Antwort erreicht werden kann. Obwohl eine Rückmeldung für das perzeptuelle Lernen nicht unbedingt notwendig ist (Ball & Sekuler, 1987; Fahle & Edelman, 1993), wurden in einigen Studien unterschiedliche Effekte von Rückmeldung für das Lernen beobachtet. Beispielsweise zeigten Shiu und Pashler (1992) in visuellen Diskriminierungs-Experimenten, dass ein Lerneffekt einsetzt, egal ob eine Rückmeldung gezeigt wird oder nicht. Im Gegensatz dazu konnten Heinrich et al. (2011) in einem visuellen Experiment zu perzeptuellem Lernen zeigen, dass der Lerneffekt in der Probandengruppe mit Rückmeldung von der ersten bis zur letzten Sitzung doppelt so groß war wie in der Gruppe ohne Rückmeldung.

| Probanden | Durchlauf | | | | | | | |
|-----------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| VP1 | 0,19 | 0,75 | -0,23 | 0,27 | 0,09 | 0,65 | 0,95 | 2,21 |
| VP2 | -0,18 | -0,05 | 0,46 | 1,00 | 1,21 | 1,21 | 1,16 | 1,07 |
| VP3 | -0,06 | 0,51 | 0,23 | 0,00 | -0,05 | 0,51 | 0,26 | 0,27 |
| VP4 | -0,10 | -0,34 | 0,24 | 0,52 | 0,10 | 0,15 | 0,53 | 0,26 |
| VP5 | -0,13 | 0,23 | 0,00 | -0,17 | 0,63 | -0,32 | -0,06 | -0,07 |

Tabelle 3.4: *Sensitivitätsindex d' für alle Probanden (VP) und Durchläufe in Psychoakustikexperiment 1, absteigend sortiert nach den Ergebnissen von Durchlauf 8. Die Probanden VP1 und VP2 zeigten eine deutliche Leistungssteigerung im Verlauf des Experimentes. Die Ergebnisse der anderen drei Probanden weisen darauf hin, dass sie nicht lernten, die Töne zu unterscheiden.*

3.6 Psychoakustik: Experiment 2 - mit visueller Rückmeldung

In dem ersten Psychoakustikexperiment wurde ein Trend beobachtet, dass die Probanden weißes Gaußsches Rauschen voneinander unterscheiden konnten, auch wenn sie nach eigenen Angaben keine eindeutigen Unterschiede feststellen. Mit dem zweiten Psychoakustikexperiment sollte untersucht werden, ob die Anzeige einer Rückmeldung nach jeder gegebenen Antwort zu einem deutlichen Lerneffekt bei den Versuchspersonen führt (Heinrich et al., 2011).

3.6.1 Methoden

Probanden

An diesem Experiment nahmen zehn gesunde Probanden im Alter von 26 bis 38 Jahren teil (mittleres Alter: 29,5, 9 Rechtshänder, 6 weiblich). Die Probandenauswahl ist in Kapitel 2.1 dargestellt. Drei der Probanden hatten auch am ersten Psychoakustikexperiment teilgenommen.

Reize

Die genaue Beschreibung des Versuchs ist in Kapitel 2.8 angegeben. Das Paradigma aus dem ersten Psychoakustikexperiment (vgl. Kapitel 3.5) wurde dahingehend abgewandelt, dass den Probanden in Durchlauf 2 bis 7 nach jeder Antwort eine visuelle Rückmeldung gegeben wurde, ob ihre Entscheidung korrekt war oder nicht. Ein grünes, lächelndes Gesicht zeigte eine richtige Antwort an, ein rotes, trauriges Gesicht hingegen eine falsche Antwort (siehe Abbildung 3.26). Die akustischen Reize waren die selben wie in Psychoakustikexperiment 1.



Abbildung 3.26: Visuelle Rückmeldung für das zweite Psychoakustikexperiment in den Durchläufen 2 bis 7. Das linke Gesicht steht für eine richtige Antwort, das rechte für eine falsche Antwort.

3.6.2 Ergebnisse

Von allen Probanden wurde pro Durchlauf der Sensitivitätsindex d' berechnet. Abbildung 3.27 zeigt die Mittelwerte und Standardfehler aller d' für alle Durchläufe. Mit einer Ein-Weg-ANOVA mit Messwiederholung wurden signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Durchläufen nachgewiesen (Faktor Durchlauf, $p \leq 0,001$). Um zu untersuchen, ob sich ein Lerneffekt eingestellt hat, wurde ein gepaarter t-Test zwischen den Daten des

ersten und des achten Durchlaufs berechnet. Es zeigte sich, dass eine signifikante Verbesserung der Diskriminierbarkeit erreicht wurde ($p < 0,003$). Die Berechnung der linearen Regression der Mittelwerte bestätigte dieses Ergebnis ($R^2 = 0,746$; $p = 0,006$). Die einzelnen Ergebnisse aller Probanden sind in Tabelle 3.5 aufgelistet. Dabei zeichnen sich erneut zwei Gruppen ab. Gruppe 1 ($n = 3$, $d' > 1$) konnte die Reize am Ende des Experimentes gut voneinander unterscheiden. Gruppe 2 ($n = 7$, $d' < 1$) hingegen hatte im letzten Durchlauf den gesetzten Schwellenwert von $d' = 1$ (Hartmann, 2005) nicht erreicht und hatte somit Schwierigkeiten bei der Unterscheidung der Reize.

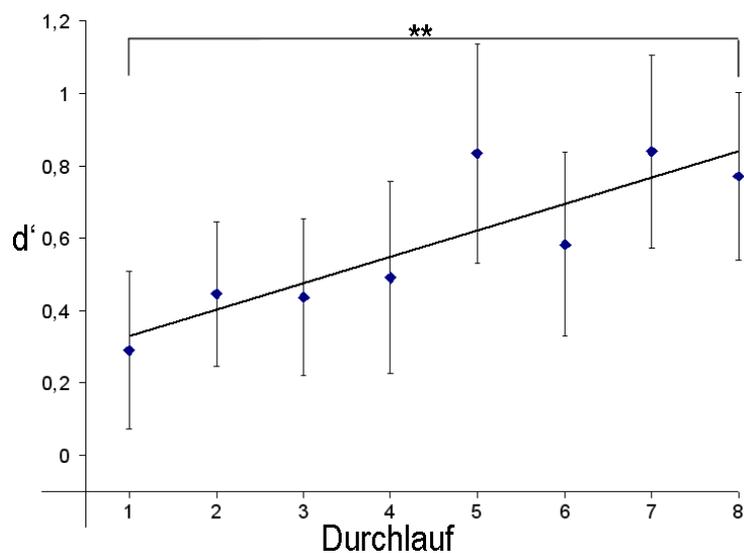


Abbildung 3.27: Mittelwerte ($\pm SEM$, $n = 10$) und lineare Regression von d' für alle acht Einzeldurchläufe im zweiten Psychoakustikexperiment. Die lineare Regression war signifikant ($p < 0,006$). Der durchgeführte gepaarte t -Test zwischen Durchlauf 1 und 8 (jeweils ohne Rückmeldung) wies einen signifikanten Unterschied auf (angezeigt durch „**“, $p < 0,003$).

3.6.3 Diskussion

Dieses Experiment veranschaulicht, dass es möglich ist, Testreize von weißem Gaußschem Rauschen voneinander zu unterscheiden, wenn diese häufig genug wiederholt werden. Die Darbietung einer Rückmeldung scheint den Lerneffekt noch zu verstärken, da in diesem Experiment eine signifikante Verbesserung zwischen dem ersten und dem achten Durchlauf nachgewiesen werden konnte. In dem Psychoakustikexperiment 1 ohne Rückmeldung hingegen wurde kein signifikanter Unterschied zwischen diesen Durchläufen gefunden. Erneut zeigte die Befragung der Versuchspersonen, dass die meisten Teilnehmer während des gesamten Experimentes bezüglich ihrer Leistung unsicher waren (vier hatten eine feste Strategie für die Lösung des Problems, sechs haben „nach Gefühl“ geantwortet). Die detaillierten Daten legen zusätzlich nahe, dass sich die Versuchspersonen entsprechend ihrer Fähigkeit, die Reize zu unterscheiden, in zwei Gruppen einteilen lassen. Psychoakustische Studien haben gezeigt, dass die Diskriminierbarkeit erhöht werden kann, wenn die

Versuchspersonen aufgefordert werden, sich besonders auf das Ende oder den Anfang eines Reizes zu konzentrieren (Goossens et al., 2008), bzw. sich der Unterschied zwischen beiden Reizen am Ende eines der zu vergleichenden Reize befunden hat (Coble & Robinson, 1992). Möglicherweise hat die Gruppe, welche die Reize in dem hier beschriebenen Experiment unterscheiden konnte, selbstständig eine ähnliche Strategie verfolgt. Diese Ergebnisse belegen, dass unterschiedliche Reizvarianten prinzipiell diskriminierbar sind. Vergleicht man nun diese Ergebnisse mit den Beobachtungen aus dem Experiment 5 (Kapitel 3.3.3), könnte sich diese Diskriminierbarkeit in den Amplituden der EEG-Antworten widerspiegeln. Zusammenfassend kann davon ausgegangen werden, dass unterschiedliche Reizvarianten (weißes Gaußsches Rauschen) prinzipiell unterscheidbar sind, auch wenn sich die Versuchspersonen dessen nicht bewusst sein müssen. Die starken beobachteten Reizvarianten-abhängigen Effekte im EEG sind somit plausibel. Sie treten möglicherweise auch auf, wenn sich die Versuchspersonen der verschiedenen Reizvarianten nicht bewusst sind.

| | Durchlauf | | | | | | | |
|------------------|------------------|-------|-------|-------|------|-------|-------|------|
| Probanden | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| VP1 | 2,05 | 1,89 | 1,95 | 2,51 | 3,20 | 2,39 | 2,51 | 2,21 |
| VP2 | 0,63 | 1,16 | 1,31 | 1,16 | 1,63 | 1,51 | 1,70 | 1,66 |
| VP6 | 0,41 | 0,23 | 0,27 | 0,65 | 0,85 | 0,80 | 1,38 | 1,28 |
| VP7 | 0,23 | 0,33 | 0,47 | 0,43 | 0,72 | 0,49 | 1,00 | 0,89 |
| VP8 | -0,23 | 0,42 | 0,23 | 0,05 | 0,77 | 0,37 | 1,01 | 0,51 |
| VP9 | 0,17 | 0,10 | 0,41 | -0,27 | 0,32 | 0,05 | 0,21 | 0,51 |
| VP10 | -0,28 | 0,14 | 0,09 | -0,09 | 0,00 | -0,14 | -0,15 | 0,42 |
| VP11 | 0,05 | 0,00 | -0,05 | 0,41 | 0,47 | 0,44 | 0,42 | 0,18 |
| VP5 | 0,14 | 0,47 | -0,05 | 0,33 | 0,37 | -0,09 | 0,05 | 0,05 |
| VP12 | -0,27 | -0,27 | -0,27 | -0,27 | 0,00 | 0,00 | 0,27 | 0,00 |

Tabelle 3.5: *Sensitivitätsindex d' für alle Probanden (VP) und Durchläufe in Psychoakustikexperiment 2, absteigend sortiert nach den Ergebnissen von Durchlauf 8. Die Probanden VP1, VP2 und VP6 zeigten eine deutliche Leistungssteigerung im Verlauf des Experimentes. Die Probanden VP7 und VP8 hatten ihr bestes Ergebnis im 7. Durchlauf. Die Ergebnisse der anderen fünf Probanden weisen darauf hin, dass sie nicht lernten, die Töne zu unterscheiden.*

Kapitel 4

Allgemeine Diskussion

Bewegungswahrnehmung, sowohl visuell als auch auditorisch, ist eine bedeutende sensorische Fähigkeit des Menschen, um seine Umgebung wahrzunehmen und sich in ihr zu bewegen. Im Gegensatz zu der auditorischen Sensorik sind die kortikalen Mechanismen der Bewegungswahrnehmung von Objekten in der visuellen Modalität weitgehend untersucht worden. Um die Mechanismen der Bewegungsverarbeitung zu untersuchen, ist es von Bedeutung, Signale von Bewegungsdetektoren zu identifizieren und isoliert zu charakterisieren. Diese Bewegungsdetektoren zeichnen sich durch eine Richtungsspezifität aus. Eine Methode die Detektoren zu isolieren ist die Messung ereigniskorrelierter Potentiale (EKP) unter Anwendung von Adaptationsparadigmen. In der vorliegenden Arbeit wurden mehrere EEG-Experimente durchgeführt, um die Richtungsspezifität und damit die neuronalen Mechanismen der auditorischen Bewegungswahrnehmung des Menschen zu betrachten. Dafür wurde ein Paradigma entwickelt, mit dem richtungsspezifische Effekte untersucht werden konnten. Die verwendete Nomenklatur bestimmter Fachbegriffe ist in der Tabelle 4.1 aufgelistet.

4.1 Die Ergebnisse in der Diskussion

Die typische Signatur des Bewegungsbeginn-AEPs in diesen Experimenten, eine frontozentrale cN1 und cP2, stimmt mit den Antworten aus vorangegangenen Studien überein (Krumbholz et al., 2007; Getzmann, 2009; Getzmann & Lewald, 2010a). In diesem Abschnitt wird zunächst auf die Amplitudendifferenz cN1-cP2 eingegangen. Für eine detaillierte Interpretation der Daten wird dann auf die Komponenten cN1 und cP2 der AEP-Amplituden und deren Bedeutung für die Untersuchung der Bewegungswahrnehmung eingegangen. Des Weiteren werden zusätzliche Faktoren beschrieben, die auf diese

Komponenten einen Einfluss ausüben können.

4.1.1 Der AEP-Komplex cN1-cP2

In dieser Arbeit wurden mit Hilfe eines Adaptationsparadigmas richtungsspezifische Effekte gefunden, welche durch eine signifikante Reduktion der cN1-cP2-Amplitude für die Bedingung *adaptation same* gekennzeichnet sind (Experimente 2, 3 und 6). In der Studie von Magezi et al. (2013) zum auditorischen Bewegungsnacheffekt hingegen wurden keine richtungsspezifischen Effekte auf Bewegungsadaptation nachgewiesen. In deren Studie wurden aber keine Bewegungsbeginn-AEPs nach Adaptation gemessen, sondern AEPs als Antwort auf einen stationären Reiz nach Adaptation (von links nach rechts oder umgekehrt). Diese Antworten haben sich nicht signifikant voneinander unterschieden. Es wurde nur ein Unterschied zwischen bidirektionaler und stationärer Adaptation gefunden (Magezi et al., 2013). Deren Ergebnisse legen nahe, dass die Antworten nur den Unterschied zwischen bewegten Reizen und stationärem Reiz widerspiegeln. Sie sagen nichts darüber aus, ob eine richtungsspezifische Adaptation vorliegt. Diese wäre nur mit Bewegungsbeginn-AEPs nachweisbar. In der vorliegenden Arbeit wurde des Weiteren ein richtungsunspezifischer Effekt für die Bedingung *adaptation opposite* gefunden, der nicht so stark reduziert war wie der richtungsspezifische Effekt. Er zeigte sich in Experiment 6. In Experiment 2 zeichnete sich ein Trend bei der Reduktion der Amplituden in der richtungsunspezifischen Bedingung ab. Diese Ergebnisse deuten auf den Beitrag von Bewegungsdetektoren auf das Bewegungs-AEP hin. Im Gegensatz dazu wurden weitere Effekte gefunden, die nicht mit Richtungsspezifität in Verbindung gebracht werden können. Diese Effekte sind durch eine starke Reduktion der Antwort auf die richtungsunspezifische Bedingung gekennzeichnet [Experiment 3 (signifikant), Experiment 4 (nicht signifikant)]. Vielmehr könnten hier Effekte der Reizähnlichkeit eine Rolle spielen. Ein weiterer Effekt wurde in Experiment 7 gefunden. Dort war die Antwort auf die stationäre Adaptationsbedingung *matched noise* signifikant stärker als die Antwort auf die richtungsspezifische Bedingung *adaptation same*, was auf einen bewegungsspezifischen Effekt hindeutet. Das Ausbleiben der Effekte in Experiment 1 ist auf eine generelle Positivierung der Antworten zurückzuführen, die keinen Einfluss auf die Amplitudendifferenz ausübte. Um einen genaueren Einblick in die einzelnen Mechanismen zu erhalten, werden die einzelnen Komponenten cN1 und cP2 im Folgenden detailliert beschrieben.

4.1.2 Die cN1 Komponente des Bewegungsbeginn-AEPs

Die AEP Daten der Experimente zur Richtungsspezifität zeigten eine leichte richtungsunspezifische und eine signifikant stärkere richtungsspezifische Reduktion der cN1 (Experimente 2 und 6). Des Weiteren deuten die hier präsentierten Ergebnisse darauf hin, dass die cN1 sowohl mit echten Bewegungsdetektoren als auch mit Reizänderungen in Verbindung gebracht werden kann. Diese Reizänderungen können durch eine räumliche Veränderung in den auditorischen Reizen verursacht werden und Generatoren ansprechen, welche auf diese Änderungen spezialisiert- und möglicherweise am Bewegungsbeginn-AEP beteiligt sind (Getzmann & Lewald, 2012). Diese Kombination aus richtungsspezifischen und richtungsunspezifischen Einflüssen auf die Bewegungskomponente des Bewegungsbeginn-AEPs deckt sich mit Untersuchungen des Bewegungsbeginn-VEPs. Auch dort wurden Adaptationseffekte, abhängig und unabhängig von der Bewegungsrichtung, an der N2, einer VEP-Negativität um 150 bis 200 ms nach dem Bewegungsbeginn gefunden, welche durch eine starke richtungsabhängige Reduktion gekennzeichnet war (Hoffmann et al., 2001; Maurer & Bach, 2003). In den Experimenten mit Reizähnlichkeit gab es diesen Effekt nicht (Experimente 3 und 4). Dies lässt vermuten, dass ein zusätzlicher Einfluss von Habituation und Langzeitadaptation zu der Antwort beigetragen hat. Mit der Provokation einer Reizähnlichkeit, durch die Wahl von nur zwei Varianten von Testreiz und Adaptor, wurde eine signifikante richtungsunspezifische Reduktion der Antwort auf die Bedingung *adaptation opposite* hervorgerufen (Experiment 4). Andere starke Effekte der Reizwiederholung wurden in den Experimenten beobachtet, in denen nur eine Variante von Testreiz und Adaptor präsentiert wurden [Experimente 1 und 5 (TE 1 und TE 2)]. Hier gab es eine deutliche Positivierung der cN1 in der Adaptationsbedingung. Diese Ergebnisse lassen vermuten, dass es sich dabei um einen reizspezifischen Effekt handeln könnte (Anderson et al., 2009; Pienkowski & Eggermont, 2009; Malmierca et al., 2009; Netser et al., 2011). Die Präsentation einer stationären Adaptationsbedingung *matched noise* zeigte keine signifikanten Effekte (Experiment 7), aber eine tendenzielle Reduktion der Antwort auf die richtungsspezifische Bedingung. Damit wurde gezeigt, dass keine Adaptation der Lokalisation der Reize vorliegt. Dass die richtungsspezifische Antwort im Vergleich zu den Experimenten 2 und 6 nicht signifikant war, ist möglicherweise auf die Reizvorgeschichte zurückzuführen, welche einen bedeutenden Einfluss auf das Bewegungsbeginn-AEP ausübt (Charron & Botte, 1988; Baldeweg et al., 1999; Atienza et al., 2002; Pienkowski & Eggermont, 2009; Mutschler et al., 2010).

4.1.3 Die cP2 Komponente des Bewegungsbeginn-AEPs

In den Experimenten zur Untersuchung der Reizähnlichkeit wurde eine Reduktion auf die richtungsspezifische Bedingung *adaptation same* gezeigt ([Experiment 3 und Experiment 5 (TE 4 mit je zehn Varianten Testreiz und Adaptationsreiz)]. Des Weiteren wurde eine sehr starke Reduktion der cP2 in der Bedingung *adaptation opposite* nachgewiesen (Experiment 3), welche sich nicht mit der Beteiligung von Bewegungsdetektoren an dieser Antwort erklären lässt. Vielmehr ist ein reizspezifischer Effekt denkbar. Hier wurden zwar zehn Varianten von Testreizen und Adaptationsreizen verwendet, allerdings erfolgte in der 2-sekündigen Adaptationsphase eine zweimalige Aneinanderreihung des Adaptationsreizes. Somit ist es möglich, dass eine reizspezifische Adaptation hervorgerufen wurde (Anderson et al., 2009; Pienkowski & Eggermont, 2009; Malmierca et al., 2009; Netser et al., 2011). In den Experimenten mit hoher Reizähnlichkeit, in denen nur eine Variante des Testreizes präsentiert wurde, war die gesamte Antwort auf die richtungsspezifische Bedingung *adaptation same* positiviert (Experiment 1 signifikant; TE1 und TE 2 in Experiment 5 nicht signifikant). Das deutet darauf hin, dass die Antwort durch Gewöhnungseffekte beeinflusst werden kann (Lijffijt et al., 2009). In den Experimenten mit einem optimierten Design hingegen, traten keine signifikanten Effekte an der cP2 auf (Experimente 6 und 7). Interessanterweise entspricht das den Beobachtungen in der visuellen Modalität. Denn dort wurde an Bewegungsbeginn-VEPs demonstriert, dass die späte Komponente, nämlich die P2, keine richtungsspezifischen Effekte der Bewegungsadaptation gezeigt hat (Hoffmann et al., 2001).

4.1.4 Weitere Einflussfaktoren auf das Bewegungsbeginn-AEP

Insgesamt spielen neben den richtungsspezifischen und richtungsunspezifischen Adaptationseffekten weitere Einflüsse für das Bewegungsbeginn-AEP eine Rolle. Solche zusätzlichen Faktoren, wie Langzeitadaptation, Gewöhnung und die Langzeitumgebung der auditorischen Stimulation sind bekannte mögliche Modifikatoren, die mit den beobachteten Effekten in Zusammenhang stehen können (Charron & Botte, 1988; Baldeweg et al., 1999; Atienza et al., 2002; Pienkowski & Eggermont, 2009; Mutschler et al., 2010). Sie werden in den nächsten Abschnitten im Detail diskutiert.

Spezifische Reizeigenschaften

In allen Experimenten dieser Arbeit wurde weißes Gaußsches Rauschen verwendet, welches durch eine Anreihung von Zufallszahlen generiert wird. Einem naiven Hörer wird es

schwer fallen, zwei Reize dieser Art voneinander unterscheiden zu können, wenn er sie zum ersten Mal hört. Wird der Reiz aber mehrmals hintereinander präsentiert, können geübte Hörer Merkmale detektieren, die diesen Reiz von einem anderen Reiz unterscheiden. Dies wird auch durch vorangegangene Studien bestätigt, die gezeigt haben, dass es möglich ist, Reize aus weißem Gaußschem Rauschen voneinander zu unterscheiden (Coble & Robinson, 1992; Goossens et al., 2008). Auch in den psychoakustischen Experimenten dieser Arbeit wurde gezeigt, dass zumindest ein Teil der Versuchspersonen Strategien entwickelte, um eine Unterscheidung der Reize durchführen zu können (siehe Kapitel 3.5 und 3.6). Im Umkehrschluss bedeutet es aber auch, dass ein Hörer, bewusst oder unbewusst, einen bestimmten Reiz identifizieren kann. Dies ist die Voraussetzung, dass Gewöhnungseffekte, Habituation, an die jeweiligen Reizversionen auftreten können. Der Begriff Habituation bezeichnet in Verhaltensexperimenten eine Verminderung der Reaktion auf einen Reiz, wenn dieser nur oft genug wiederholt wird (Thorpe, 1944), ohne aber mit einer Antwortermüdung einherzugehen (Thompson & Spencer, 1966). Sie wird als eine grundlegende Form des Lernens auf kortikaler Ebene angesehen, welche in allen Tieren und Sinnesmodalitäten vorliegt (Thompson, 2009). Inwieweit die in Experiment 5 (Kapitel 3.3.3) gefundenen unterschiedlichen Effekte durch die Verwendung von einer Variante oder zehn Varianten von Test- und Adaptationsreizen mit Habituation in Verbindung stehen, muss in zukünftigen Experimenten näher untersucht werden.

Langzeitadaptation

Um bedingungsübergreifende Adaptationseffekte zu vermeiden, wurden in den Experimenten dieser Arbeit zwischen den Bedingungen Pausen von mindestens 5 Minuten eingefügt. Des Weiteren wurde die Reihenfolge der Bedingungen variiert, um kontextbedingte Einflüsse zu vermeiden, d.h. dass einer Gruppe im Experiment die Reihenfolge „b, as, ao, ao, as, b“ präsentiert wurde, und der zweiten Gruppe die Reihenfolge „b, ao, as, as, ao, b“. Dennoch ist es nicht auszuschließen, dass Effekte einer Langzeitumgebung Einfluss auf die AEP-Antworten hatten. Elektrophysiologische Experimente am optischen Tectum der Eule haben eine SSA (engl. stimulus-specific adaptation, reizspezifische Adaptation) noch nach 60 Sekunden nachweisen können (Netser et al., 2011). Im primären auditorischen Kortex der Katze konnte der gleiche Effekt für 15 Sekunden nachgewiesen werden (Pienkowski & Eggermont, 2009). Studien am Menschen zu diesem Thema fanden Langzeiteffekte noch nach Minuten (Baldeweg et al., 1999) oder gar bis zu 48 Stunden (Atienza et al., 2002). In einem psychoakustischen Experiment zur frequenzabhängigen Lautheitsadaptation wurde gezeigt, dass der Testreiz noch 40 s nach Präsentation eines zweiten, um

ca. 14,5dB lauterem, Reiz um bis zu 40 % leiser eingeschätzt wurde als vor dessen Präsentation (Charron & Botte, 1988). Die fMRT Studie von Mutschler et al. (2010) zeigte, dass eine Kurzzeithabituation im primären auditorischen Kortex bereits 12 Sekunden nach Präsentationsbeginn eines Musikstücks nachweisbar ist. Des Weiteren wurde in dieser Studie eine Langzeithabituation von 43 Minuten im Gyrus temporalis superior nachgewiesen, in welchem sich der sekundäre auditorische Kortex befindet. Diese Ergebnisse legen nahe, Effekte durch Langzeitadaptation für zukünftige Experimente zu berücksichtigen, indem beispielsweise die Pausenzeit erhöht wird. Eine weitere Möglichkeit wäre die Aufteilung der Messungen der einzelnen Bedingungen auf mehrere Tage. Diese Lösung ermöglicht es zusätzlich, in den Adaptationsbedingungen eine stärkere Adaptationstiefe, beispielsweise durch eine längere Voradaptation, zu erzielen, ohne dass die Ergebnisse anderer Bedingungen beeinflusst werden. Voraussetzung für dieses Vorgehen wäre aber die Konstanz der Reizantworten und ihrer Amplituden von Sitzung zu Sitzung.

Signal-Rausch-Verhältnis

Für die Umsetzung des angewandten Ansatzes musste ein Effekt höherer Ordnung berücksichtigt werden. Aus diesem Grund war ein Signal erster Ordnung mit einem ausreichenden Signal-Rausch-Verhältnis (SRV) erforderlich. Um dieses zu verbessern und somit sicherere Aussagen über die Ergebnisse treffen zu können, wurde ein Amplitudenkriterium angewandt, welches Probanden aus der weiteren Datenanalyse ausschließt, wenn ihre Daten dieses Kriterium nicht erfüllten. Zu diesem Zweck wurde bei jedem Probanden die Gipfeldifferenz von cN1 zu cP2 in der Bedingung *baseline* ermittelt. Betrug die Differenz weniger als $1\mu\text{V}$, wurden die Daten dieser Versuchsperson verworfen. Mit dieser Methode war es möglich, die experimentellen Effekte an den Antworten mit größeren Amplituden zu untersuchen. Eine weitere Möglichkeit zur Verbesserung des SRVs ist die Erhöhung der Datenmenge. Entweder durch Messung einer größeren Anzahl von Versuchspersonen, oder einer größeren Anzahl von Durchläufen pro Bedingung. In den meisten der in dieser Arbeit vorgestellten Experimente wurden zwischen zehn bis 18 Versuchspersonen gemessen und ausgewertet (außer Experiment 5, Kapitel 3.3.3). Diese Anzahl korrespondiert gut mit der Anzahl der Versuchspersonen in vergleichbaren Studien (Krumbholz et al., 2007; Getzmann & Lewald, 2011, 2012; Magezi et al., 2013). Daher ist davon auszugehen, dass eine deutlich größere Anzahl von Versuchspersonen nicht unbedingt zu einer Verbesserung der Daten führt. Vielmehr ist eine Erhöhung der Durchläufe pro Versuchsperson denkbar. In den meisten Experimenten dieser Arbeit wurden pro Bedingung 200 Durchläufe gemessen. Nachdem Artefakte gemäß Kapitel 2.6 entfernt wurden, wurden pro Versuchsperson

und Bedingung durchschnittlich 174 (mindestens 122) Durchläufe pro Bedingung ausgewertet. Das deckt sich im Allgemeinen mit vergleichbaren Studien (198-240: Getzmann, 2009; Atienza et al., 2002; Magezi et al., 2013). Nur Krumbholz et al. (2007) hatten mit 600 Durchläufen pro Bedingung eine deutlich höhere Anzahl präsentiert. Dort wurden aber nur zwei Bedingungen mit verhältnismäßig kurzen Reizen gemessen (750 ms stationär und 150 ms Test). Aufgrund der Anzahl der Bedingungen und der erforderlichen Adaptation in den in dieser Arbeit vorgestellten Experimenten ist eine Erhöhung der Durchläufe nur bedingt möglich, da es ansonsten zu einer Ermüdung der Probanden kommt. Für diesen Zweck wäre es folglich notwendig, die Probanden in mehreren Sitzungen zu messen.

HRTF und Freifeldstimulation

Für die Experimente in dieser Arbeit wurden HRTFs verwendet, die über einen KE-MAR Kunstkopf gewonnen wurden. Er stellt eine standardisierte Kopf- und Rumpfform dar und bietet somit eine vertretbare Übertragbarkeit auf menschliche Versuchspersonen. Ein Nachteil ist dennoch die unzureichende Repräsentation der menschlichen HRTFs. Hammershøi und Møller (2005) haben neun verschiedene Kunstköpfe getestet und mit den HRTFs von Versuchspersonen verglichen. Die künstlichen HRTFs weichen bedeutend von der durchschnittlichen, typischen Form der menschlichen HRTF ab, bzw. verlaufen außerhalb des Bereichs der Realdaten (vgl. Abbildung 1.8). Ein weiteres Experiment dieser Autoren stellte heraus, dass die akustischen Reize besser lokalisiert werden konnten, wenn sie mit einer menschlichen HRTF erzeugt worden statt mit einer künstlichen HRTF, selbst wenn sie von einer anderen Versuchsperson als dem Hörer gewonnen wurde. Somit zeigte sich, dass sich Kunstkopf-HRTFs und menschliche HRTFs stärker voneinander unterscheiden als die HRTFs von unterschiedlichen Versuchspersonen untereinander (Hammershøi & Møller, 2005). Andere psychoakustische Experimente haben gezeigt, dass die Lokalisation von Tönen im Freifeld gleich gut erfolgt wie unter Verwendung der eigenen, individuellen HRTF (Wightman & Kistler, 1989). Wird hingegen die HRTF einer anderen Person für die Lokalisation verwendet, fallen die Ergebnisse zu Gunsten des Freifeldaufbaus aus (Wenzel et al., 1993). Da die HRTF ähnlich einem Fingerabdruck für jeden Menschen einzigartig ist, wurde in der vorliegenden Arbeit ein Vortest eingeführt. Um sicher zu gehen, dass die teilnehmenden Versuchspersonen in den hier vorgestellten Experimenten eine virtuelle auditorische Bewegung wahrnehmen können, wurden ihnen in einem psychoakustischen Experiment bewegte Reize vorgespielt, wie sie auch später für die EEG Messungen zur Verwendung kamen. Mittels einer Konstanzmethode mit zwei Antwortalternativen wurde ermittelt, ob sie eine Bewegung nach links oder nach rechts erkennen

können. Der Anteil der richtigen Antworten lag bei 91,5-100 %. Ferner wurden dieselben HRTFs auch von Baumann und Greenlee (2007) für die Untersuchung von audiovisueller Bewegungswahrnehmung verwendet. Deren Ergebnisse aus den psychoakustischen- und fMRT-Experimenten zeigten, dass eine virtuelle auditorische Bewegung wahrgenommen wurde. Dennoch ist nicht auszuschließen, dass die neuronalen Mechanismen der menschlichen Bewegungswahrnehmung empfindlich auf Unterschiede zwischen virtueller und realer auditorischer Bewegung reagieren. Möglicherweise ist das der Grund dafür, dass mit einem Freifeldaufbau größere Bewegungsbeginn-AEP-Amplituden erzielt werden als mit Kunstkopf- oder gemittelten HFTFs. In einer Studie von Getzmann und Lewald (2010a) wurden Antworten auf verschieden erzeugte auditorische Bewegungen miteinander verglichen. Dabei wurde gezeigt, dass ein Freifeldaufbau zu den größten Bewegungsbeginn-AEP-Antworten geführt hat. Die Antworten auf die mit einem Kunstkopf erzeugten HRTFs fielen deutlich geringer aus. Die schwächsten Antworten riefen die Bewegungsreize hervor, welche mit ILDs und ITDs erzeugt wurden (Getzmann & Lewald, 2010a). Diese Ergebnisse motivieren die Verwendung eines Freifeldaufbaus in zukünftigen Experimenten, da damit größere Amplituden und robustere Effekte erzielt werden können.

Geschwindigkeit

Die auditorische Bewegung in den Experimenten dieser Arbeit hatte eine Geschwindigkeit von 60° pro Sekunde. Diese wurde auch aufgrund der zur Verfügung stehenden HRTFs (von -30° bis $+30^\circ$) gewählt - schnellere Reize hätten eine verkürzte Präsentationsphase zur Folge gehabt. Des Weiteren wurde diese Geschwindigkeit gewählt, um in weiterführenden Experimenten die Option auf den Vergleich mit ähnlichen Reizen in der visuellen Sinnesmodalität zu erhalten. Allerdings führen schnellere Reize zu größeren Antworten. In der Studie von Getzmann (2009) wurde gezeigt, dass hohe Geschwindigkeiten stärkere kortikale Antworten hervorbrachten. So zeigten die Amplituden von cN1 und cP2 bei der Geschwindigkeit von 360° pro Sekunde (cN1: $-0,86\mu\text{V}$; cP2: $1,84\mu\text{V}$) fast doppelt so starke Antworten als bei 90° pro Sekunde (cN1: $-0,49\mu\text{V}$; cP2: $1,01\mu\text{V}$). In der Studie von Krumbholz et al. (2007) wurde mit ITDs eine Geschwindigkeit von 1200° pro Sekunde erzeugt (180° in 150 ms). Die aufgenommenen kortikalen Antworten erreichten ca. $-1,6\mu\text{V}$ für die cN1 und $1\mu\text{V}$ für die cP2. In der Studie zum Bewegungsnacheffekt von Magezi et al. (2013) wurden mit einer Adaptationsgeschwindigkeit von ca. 240° pro Sekunde (auch unter Anwendung eines ITD-Paradigmas) Werte von ungefähr $-1\mu\text{V}$ für die cN1 und $2\mu\text{V}$ für die cP2 erreicht. In psychoakustischen Experimenten war der Bewegungsnacheffekt am größten bei einer Adaptationsreizgeschwindigkeit von 200° pro Sekunde (Grantham

& Wightman, 1979; Grantham, 1989). Diesen Ergebnissen zufolge scheint die auditorische Bewegungswahrnehmung von hohen Geschwindigkeiten zu profitieren. Dieser Einfluss zeigt sich auch an den Komponenten cN1 und cP2, wobei sich der Effekt der Geschwindigkeit insbesondere an der cN1 abzeichnet. Zwar zeigten die Ergebnisse der in dieser Arbeit durchgeführten Experimente, dass es Hinweise auf Bewegungsdetektoren gibt, die auch bei einer Geschwindigkeit von 60° pro Sekunde einen Beitrag zum Bewegungsbeginn-AEP leisten, die Verwendung höherer Geschwindigkeiten erscheint aber vielversprechend, um stärkere Antworten zu gewinnen.

4.2 Adaptation der Bewegungswahrnehmung beim Menschen

Neben Untersuchungsmethoden wie EEG, fMRT und PET spielen auch psychophysische Methoden bei der Untersuchung der Bewegungswahrnehmung des Menschen eine Rolle. Mit ihrer Hilfe ist es möglich, verschiedene Reize und deren Einflüsse miteinander zu vergleichen. Aus den damit gewonnenen Ergebnissen lassen sich Paradigmen für Experimente entwickeln, um dann einen genaueren Einblick in die neuronalen Grundlagen zu bekommen. Die Gegenüberstellung der Studien in diesem Abschnitt verdeutlicht erneut, wie variabel die auditorische Bewegungsadaptation beim Menschen ausfällt. In Abschnitt 4.1.4 wurde gezeigt, dass sich Einflüsse von hoher Geschwindigkeit und ein Freifeldaufbau positiv auf die neuronalen Antworten auswirken. Im Gegensatz dazu scheinen die subjektiven Empfindungen bezüglich der Bewegungsadaptation weitaus stärker zu variieren.

Betrachtet man ein sich kontinuierlich bewegendes Muster für eine gewisse Zeit (beispielsweise 30 Sekunden), und bleibt dieses Muster dann plötzlich stehen, so entsteht der Eindruck, dass es sich in die entgegengesetzte Richtung bewegt. Dieses Phänomen wird in der visuellen Sinnesmodalität als „Wasserfalleffekt“ bezeichnet. Die Entstehung für diesen Bewegungsnacheffekt (engl. Motion After Effect, MAE) wird durch richtungssensitive Neurone erklärt, welche für die visuelle Sinnesmodalität bereits wiederholt erfolgreich nachgewiesen wurden (Barlow & Hill, 1963; Petersen et al., 1985; DeYoe & Van Essen, 1988; Orban, 1997). Die neuronalen Hintergründe des auditorischen Bewegungsnacheffektes (aMAE) konnten hingegen noch nicht eindeutig erklärt werden. Auch hier bewegt sich ein Ton scheinbar in die entgegengesetzte Richtung des zuvor präsentierten Adaptors. Diverse psychoakustische Studien sind diesbezüglich bereits

durchgeführt worden. Sie kommen aber zu unterschiedlichen Ergebnissen. So konnten Dong et al. (2000) für alle Probanden zeigen, dass der aMAE am stärksten ausgeprägt ist, wenn Testreiz und Adaptor die höchste in dieser Studie gezeigte Geschwindigkeit aufweisen (20° pro Sekunde), sich beide im selben räumlichen Bereich befinden und die selbe Frequenz haben. Der Einfluss von hoher Geschwindigkeit wurde von Neelon und Jenison (2003) bestätigt. Allerdings beobachteten sie auch, dass der aMAE unter den Probanden sehr variabel ausfiel, da sie unterschiedlich auf die auditorische Adaptation reagierten. Diese Variabilität wurde auch von Grantham (1989) und Andreeva und Malinina (2011) beschrieben. Letztere wiederum fanden einen stärkeren aMAE bei niedrigeren Adaptationsgeschwindigkeiten ($0,68$ m/s, Bewegung in Medianebene vom Hörer weg oder auf ihn zu). Auch Grantham (1998) fanden einen stärkeren aMAE für eine Geschwindigkeit von 90° pro Sekunde als für 180° pro Sekunde. Bei Deas et al. (2008) hingegen war der aMAE am stärksten bei 4° , 8° und 16° pro Sekunde. Ebenso führte der Versuchsaufbau zu unterschiedlichen Ergebnissen. Der Bewegungsnacheffekt konnte nachgewiesen werden in Freifeld (Dong et al., 2000), mit individuellen HRTFs (Deas et al., 2008) und Kunstkopf-HRTFs (Grantham, 1998) über Kopfhörer. Andererseits gab es uneindeutige Ergebnisse im Freifeld (Grantham, 1989; Andreeva & Malinina, 2011) und für ITDs über Kopfhörer (Neelon & Jenison, 2003).

Auch wenn die Berichte der vorgestellten Arbeiten eher heterogen ausfallen, belegen diese Studien insgesamt den aMAE. Sie unterstützen damit die Ansicht, dass auditorische Bewegungsdetektoren im Menschen existieren.

4.3 Anatomie des bewegten Richtungshörens

Die Ergebnisse der psychoakustischen Untersuchungen zeigen, dass es schwer ist, Wahrnehmungsuntersuchungen zum auditorischen Bewegungsnacheffekt für die Charakterisierung der neuronalen Grundlagen des Bewegungshörens zu nutzen. Genauere Ergebnisse erzielten elektrophysiologische Untersuchungen am Tiermodell in Hinblick auf richtungssensitive Neurone. Für die Untersuchung des Menschen wurden insbesondere fMRT-Studien durchgeführt. Während die Einzelzellaufzeichnungen bei Tieren weitgehend auf richtungs- und bewegungssensitive Neurone hinweisen, lassen die bildgebenden Verfahren beim Menschen keine eindeutigen Interpretationen bezüglich der auditorischen Bewegungswahrnehmung zu. In der folgenden vergleichenden Darstellung der Studien wird auf das neuronale Substrat des Bewegungshörens, am Tiermodell und beim Menschen, eingegangen. Abschließend werden diese Ergebnisse mit den AEP-Ergebnissen der vorliegenden Arbeit in

Zusammenhang gebracht.

4.3.1 Vögel

In diversen Studien an Schleiereulen wurde nachgewiesen, dass in etwa 20-30 % der Neurone im Colliculus inferior (IC), einem frühen Punkt der Hörbahn (vgl. Kapitel 1.1.1), und im optischen Tectum (OT) richtungssensitive Eigenschaften aufweisen (Wagner & Takahashi, 1990, 1992; Wagner et al., 1994). Des Weiteren wurde gezeigt, dass $\frac{2}{3}$ der richtungssensitiven Neurone im IC und OT der linken (bzw. rechten) Gehirnhälfte auf Bewegungsrichtungen im (bzw. gegen den) Uhrzeigersinn antworten (Wagner & von Campenhausen, 2002).

4.3.2 Säugetiere

Studien mit Fledermäusen belegen, dass 71 % der untersuchten Neurone im auditorischen Kortex sensitiv auf Bewegungsrichtungen antworteten (108 von 152). Die meisten davon wurden im primären auditorischen Kortex nachgewiesen, gefolgt von anterior-dorsalen und posterior-dorsalen Arealen (Firzlaß & Schuller, 2001a, 2001b). Diese Antwort war entweder durch eine verstärkte Antwort des Neurons auf seine bevorzugte Bewegungsrichtung, im Vergleich zu einer nicht-bevorzugten Richtung, bzw. einem stationären Reiz, gekennzeichnet (52 von 152). Oder aber durch eine Verschiebung des rezeptiven Felds, hervorgerufen durch eine Umkehr der Bewegungsrichtung (87 von 152). Viele Neurone antworteten sowohl bevorzugt auf eine bestimmte Richtung als auch mit einer Verschiebung des rezeptiven Felds (31 von 108). Die virtuelle auditorische Bewegung wurde durch ILDs erzeugt und deckte einen Bereich von -30° bis $+30^\circ$ auf der horizontalen Ebene ab (Firzlaß & Schuller, 2001a). Die Untersuchung des anterioren ectosylvanischen Sulcus bei Katzen ergab sogar eine Anzahl von 88 % richtungssensitiver Neurone (66 von 75) (Jiang et al., 2000). Diese Neurone feuerten mindestens doppelt so stark bei der Präsentation ihrer bevorzugten Richtung als bei der Präsentation der entgegengesetzten Richtung. Die Präsentation der Reize erfolgte über Lautsprecher und deckte einen Bereich von -78° bis $+78^\circ$ ab (Jiang et al., 2000). Ältere Studien haben im primären auditorischen Kortex der Katze 67,5 % richtungssensitiver Neurone bestimmt (54 von 80) (Toronchuk et al., 1992; Stumpf et al., 1992). Die Präsentation der Reize erfolgte über zwei Lautsprecher und zusätzlich mittels ILDs. Des Weiteren wurden richtungssensitive Neurone im Colliculus superior 20,8 % (10 von 48) der Katze gefunden (Rauschecker & Harris, 1989). Die Feuerrate für die bevorzugte Richtung (von links nach rechts) war ca. dreimal so hoch

wie für die entgegengesetzte Richtung. Hier erfolgte die Präsentation im Freifeld mit fünf Lautsprechern.

Im Gegensatz zu den Ergebnissen der Studien an Schleiereulen, konnten im IC bei Säugtieren richtungssensitive Neurone nicht eindeutig nachgewiesen werden. Ableitungen von Neuronen des zentralen Kerns im IC bei Katzen und Wüstenrennmäusen konnten zeigen, dass die meisten dieser Neurone auf virtuelle akustische Bewegung, hervorgerufen durch interaurale Phasenunterschiede [IPD, gehört zu den Laufzeitunterschieden (ITD)], doppelt so stark reagierten wie auf stationäre akustische Reize (Spitzer & Semple, 1991). Die Präsentation der virtuellen Bewegung in unterschiedlichen Richtungen führte zu einer leichten Verschiebung der rezeptiven Felder, was darauf hindeutet, dass die Neurone nicht eindeutig auf eine bestimmte ITD antworten, aber kleine Änderungen der ITD innerhalb ihrer rezeptiven Felder verarbeiten können (Spitzer & Semple, 1993). Eine weitere Studie am IC des Mehrschweinchens, ebenso mit IPDs durchgeführt, konnte die Ergebnisse von Spitzer und Semple (1991) bestätigen. Auch hier gab es stärkere Antworten auf bewegte akustische Reize als auf stationäre Reize. Zusätzlich wurde aber gezeigt, dass es an dieser Stelle der Hörbahn keine richtungssensitiven Neurone gibt, da sie auf alle dargebotenen Bewegungsrichtungen gleich stark geantwortet haben (McAlpine et al., 2000). Auch eine spätere Studie, ebenso am IC des Mehrschweinchens durchgeführt, fand im Freifeldaufbau keine Neurone, die richtungssensitiv geantwortet haben (Ingham et al., 2001). Auch im IC der Fledermaus zeigten die Neurone nur eine Verschiebung der rezeptiven Felder entgegengesetzt der Bewegungsrichtung, aber keine Richtungsspezifität per se (Wilson & O'Neill, 1998).

4.3.3 Primaten

Ahissar et al. (1992) führten eine Studie zu auditorischer Bewegung (präsentiert durch einen sich bewegenden Lautsprecher) am Makaken durch. Durch Einzelzelleableitungen am auditorischen Kortex wiesen sie bewegungssensitive, bzw. positionssensitive Neurone nach, von denen die meisten stärker antworteten, wenn sich die Reize im kontralateralen Halbfeld von ipsilateral nach kontralateral bewegten, als in die umgekehrte Richtung (Ahissar et al., 1992). Experimente mit IPDs hingegen konnten zwar Neurone im primären auditorischen Kortex detektieren, die stärker auf bewegte akustische Reize reagierten als auf stationäre Reize, jedoch hatte die Bewegungsrichtung der Reize keinen Einfluss auf die neuronale Antwort (Malone et al., 2002; Scott et al., 2009).

4.3.4 Mensch

Die Untersuchung bewegungssensitiver Areale im menschlichen Kortex ist auf nichtinvasive Methoden wie fMRT oder PET (Positronen-Emissions-Tomographie) beschränkt. Eine frühe Studie von Baumgart et al. (1999) verglich auditorische stationäre Reize mit sich virtuell bewegten Reizen (erzeugt durch ILDs) im fMRT und hat ein Areal im auditorischen Kortex [T3 im Planum Temporale (PT)] identifiziert, das zwischen stationären und sich bewegenden Reizen unterscheidet. Gleichzeitig wiesen sie aber darauf hin, dass es sich dabei nicht zwingend um bewegungsselektive Neurone handeln muss, welche ausschließlich auf Bewegung reagieren, bzw. richtungssensitiv antworten. Auch Bremmer et al. (2001) zeigten, dass auditorische Bewegung (erzeugt durch binaurale Beats) zu einer erhöhten Aktivität im sekundären und primären auditorischen Kortex führt. Zusätzlich waren die Areale im posterioren parietalen Kortex und im lateralen prämotorischen Kortex (bilateral) aktiviert, welche die Planung von Bewegung verarbeiten. Die Nutzung einer generischen HRTF bei fMRT- und PET-Messungen wurde von Warren et al. (2002) eingeführt und führte nachweisbar ebenso wie bei Baumgart et al. (1999) zu Aktivierungen im PT (bilateral). Diese Methode wurde auch von Alink et al. (2012) erfolgreich angewandt. Die Ergebnisse zeigten ebenso einen bilateralen Effekt am PT, wobei das rechte PT stärker geantwortet hat. Dieser Effekt war durch eine bewegungssensitive Antwort gekennzeichnet, welche aber für beide Bewegungsrichtungen gleich stark ausfiel. Des Weiteren beobachteten sie eine Antwort im primären auditorischen Kortex, die aber im Vergleich zu Bremmer et al. (2001) nicht signifikant ausfiel. Allerdings waren auch hier die Antworten nicht richtungssensitiv. Diese Ergebnisse wurden von Krumbholz et al. (2005a) bestätigt (unter Nutzung von ITDs). Allerdings konnten sie im Gegensatz zu Bremmer et al. (2001) und Alink et al. (2012) keine Aktivierung im primären auditorischen Kortex nachweisen, dafür aber im inferioren Parietallappen (IPL) (Krumbholz et al., 2005b). Sie gehen davon aus, dass die Aktivierung im PT möglicherweise die präattentive, sensorische Verarbeitung der sich zeitlich verändernden räumlichen Hinweisreize widerspiegelt. Die Aktivierung im IPL hingegen könnte sich auf Prozesse höherer Ordnung, d.h. der bewussten Wahrnehmung von Bewegung beziehen (Krumbholz et al., 2005b). Darüber hinaus ist PT maßgeblich an der Verarbeitung von akustischen Reizlokalisationen beteiligt (Deouell et al., 2007).

Des Weiteren bieten Läsionsstudien Einblicke in die Funktionalität und Interaktion verschiedenster Bereiche im Gehirn. Ein Patient mit einer Läsion im posterioren parietalen Kortex mit einer leichten Schädigung am PT konnte keine auditorische Bewegung

mehr wahrnehmen, welche durch ILDs oder IPDs erzeugt wurde (Griffiths et al., 1996). Dennoch war es ihm möglich, stationäre Reize zu lokalisieren, wenn sie sowohl monaural als auch binaural präsentiert wurden (Griffiths et al., 1997). Durch eine Resektion des rechten posterioren Gyrus temporalis superior, inklusive PT, konnte auch eine andere Patientin auditorische Bewegung, erzeugt durch ITDs und ILDs, nicht mehr erkennen (Ducommun et al., 2004). In einer Studie von Lewald et al. (2009) wurden Patienten mit einer Hemisphärektomie mit einem Patienten, dem der rechte anteriore Temporallappen, inklusive Teile des Heschl-Gyrus (im primären auditorischen Kortex) entfernt wurde, verglichen. Dabei zeigte sich, dass erstere keine auditorische Bewegung (erzeugt durch KEMAR-HRTFs) mehr wahrnehmen konnten, aber dennoch nur leichte Defizite bei der Lokalisation stationärer Reize aufwiesen. Der Patient mit der Temporallappenresektion hingegen hatte zwar ähnliche Defizite bei der Lokalisation stationärer Reize, konnte aber die auditorische Bewegung problemlos erkennen. Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass der anteriore Temporallappen unilateral keine Rolle bei der Bewegungserkennung spielt, aber an der Analyse stationärer Reize maßgeblich beteiligt ist. Des Weiteren könnte angenommen werden, dass das kortikale „Bewegungsnetzwerk“ vom „stationären Netzwerk“ getrennt agiert und entweder in den posterioren Bereichen des Temporallappens oder in parietalen Arealen zu finden ist (Lewald et al., 2009).

Die Rolle des auditorischen Kortex bei der Verarbeitung von virtueller auditorischer Bewegung wurde in den neurophysiologischen Studien am Tiermodell (Säugetiere und Primaten) und durch fMRT Studien am Menschen herausgestellt. In der vorliegenden Arbeit wurden EEG-Messungen durchgeführt, um ebenso die neuronalen Mechanismen der auditorischen Bewegungswahrnehmung beim Menschen zu untersuchen. Hierbei trat insbesondere die Komponente cN1 als elektrophysiologisches Korrelat auditorischer Bewegungsdetektoren hervor. Um diejenigen Areale des Gehirns zu isolieren, welche bei der Verarbeitung von auditorischer Bewegung beteiligt sind, wird die Methode der Quellenanalyse angewendet. In der Studie von Krumbholz et al. (2007) wurden mittels einer Dipolanalyse die Quellen für die cN1 untersucht. Es wurde gezeigt, dass diese Quellen in der supratemporalen Ebene des auditorischen Kortex lokalisiert sind. In der Studie von Getzmann und Lewald (2010b) wurden die Quellen der cN1 mit der sLORETA-Methode (engl. standardized low-resolution brain electromagnetic tomography) untersucht. Die Ergebnisse zeigten Aktivierungen sowohl im primären auditorischen Kortex als auch in nicht primären auditorischen Arealen des Gyrus temporalis superior. Des Weiteren wurden Aktivierungen in benachbarten Arealen der Inselrinde gefunden. Diese Ergebnisse decken sich mit den fMRT Studien zur auditorischen Bewegungswahrnehmung (Baumgart

et al., 1999; Bremmer et al., 2001; Krumbholz et al., 2005a; Lewis et al., 2000; Warren et al., 2002). Da sich die AEP Komponenten in den Experimenten der vorliegenden Arbeit mit denen vorangegangener Studien (Krumbholz et al., 2007; Getzmann, 2009; Getzmann & Lewald, 2010a, 2010b) vergleichen lassen, kann auch hier von einer Beteiligung des auditorischen Kortex bei der Verarbeitung auditorischer Bewegung ausgegangen werden.

Die Existenz eines eigens für die Verarbeitung von auditorischer Bewegung vorgesehenen Areales, wie in der visuellen Sinnesmodalität, wurde von Smith et al. (2004) in Frage gestellt. Zwar konnten sie bestätigen, dass auditorische Bewegung (erzeugt durch ILDs) Aktivierungen im PT hervorruft. Gleichzeitig war dieses Areal aber auch aktiv, wenn den Probanden stationäre Reize an verschiedenen Reizlokalisationen präsentiert wurden. Da sie kein weiteres Areal finden konnten, das bei bewegten auditorischen Reizen reagiert, gehen sie davon aus, dass die Verarbeitung von Bewegung und räumlicher Lokalisation den selben neuronalen Mechanismen unterliegt (Smith et al., 2004).

4.4 Fazit und Ausblick

Die Experimente der vorliegenden Arbeit haben einen Einfluss der Vorgeschichte auf das Bewegungsbeginn-AEP belegt. Verschiedene Faktoren sind hierbei von Bedeutung, insbesondere richtungsspezifische und richtungsunspezifische Effekte sowie Gewöhnungseffekte, die mit anderen Eigenschaften des jeweiligen Adaptors in Zusammenhang stehen. Die Frage nach der Existenz von Neuronen mit Bewegungsdetektoreigenschaften ist für den Menschen bislang nicht geklärt. Häufig stehen die Ergebnisse einzelner Studien im Widerspruch zueinander, was den Schwierigkeitsgrad dieser Untersuchungen unterstreicht.

In der vorliegenden Arbeit wurde im Bewegungsbeginn AEP ein Kandidat für ein elektrophysiologisches Korrelat des menschlichen Bewegungshörens nachgewiesen. Mit Hilfe des in dieser Arbeit eingesetzten und optimierten Paradigmas war es möglich, Adaptationseffekte von auditorischer Bewegungswahrnehmung an der Komponente cN1 nachzuweisen. Um dieses Paradigma für die genauere Charakterisierung des neuronalen Substrates der menschlichen Bewegungswahrnehmung in zukünftigen Studien zu nutzen, ist im nächsten Schritt eine Vergrößerung der AEP-Amplituden beziehungsweise des Signal-Rausch-Verhältnisses anstrebenswert. Die Verwendung eines Freifeldaufbaus bietet dabei neue Möglichkeiten. Zum einen kann ein größerer räumlicher Bereich abgedeckt werden (statt wie bisher von -30° bis $+30^\circ$), damit einhergehend wird es möglich sein, höhere Geschwindigkeiten zu präsentieren. Ein weiterer Vorteil des Freifeldaufbaus liegt

darin, dass jede Versuchsperson die Bewegung auf ihre eigene individuelle Art wahrnimmt. Mit der bisher verwendeten Kunstkopf-HRTF wurde den Probanden eine standardisierte virtuelle Bewegung dargeboten, die möglicherweise nicht von allen Versuchspersonen gleich deutlich wahrgenommen wurde. Weitere Optimierungsmöglichkeiten liegen in der Verbesserung des Signal-Rausch-Verhältnisses. Neben der schon erprobten Anwendung des Schwellenkriteriums kann eine erhöhte Anzahl der Messungen zu einer Verbesserung beitragen. Unter Berücksichtigung von Langzeiteffekten wäre es beispielsweise denkbar, die Versuchspersonen an mehreren Tagen zu messen und dabei nur jeweils eine Bedingung, diese aber in mehreren Durchläufen, zu präsentieren. Somit wäre es auch möglich, eine stärkere Adaptationstiefe zu erreichen und den Adaptationseffekt an cN1 und cP2 zu erhöhen. In der Kombination des aktuellen AEP-Adaptationsparadigmas mit diesen Weiterentwicklungen stehen somit vielversprechende Möglichkeiten für die neurophysiologische Charakterisierung des menschlichen Bewegungshörens in Aussicht.

Literaturverzeichnis

- Ahissar, M., Ahissar, E., Bergman, H. & Vaadia, E. (1992). Encoding of sound-source location and movement: activity of single neurons and interactions between adjacent neurons in the monkey auditory cortex. *Journal of Neurophysiology*, *67* (1), 203-215.
- Alink, A., Euler, F., Kriegeskorte, N., Singer, W. & Kohler, A. (2012). Auditory motion direction encoding in auditory cortex and high-level visual cortex. *Human brain mapping*, *33* (4), 969-978.
- Altman, J. A. & Vaitulevich, S. F. (1990). Auditory image movement in evoked potentials. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *75* (4), 323-333.
- American Encephalographic Society. (2006). Guideline 5: Guidelines for standard electrode position nomenclature. *Journal of Clinical Neurophysiology*, *23* (2), 107-110.
- Anderson, L. A., Christianson, G. B. & Linden, J. F. (2009). Stimulus-specific adaptation occurs in the auditory thalamus. *Journal of Neuroscience*, *29*, 7359-7363.
- Andreeva, I. G. & Malinina, E. S. (2011). The auditory aftereffects of radial sound source motion with different velocities. *Fiziol Cheloveka*, *37* (1), 75-84.
- Atienza, M., Cantero, J. L. & Dominguez-Marin, E. (2002). The time course of neural changes underlying auditory perceptual learning. *Learning & Memory*, *9*, 138-150.
- Babiloni, C., Pizzella, V., Gratta, C. D., Ferretti, A. & Romani, G. L. (2009). Fundamentals of electroencefalography, magnetoencefalography, and functional magnetic resonance imaging. *International review of neurobiology*, *86*, 67-80.
- Bach, M. & Hoffmann, M. B. (2000). Visual motion detection in man is governed by non-retinal mechanisms. *Vision Research*, *40* (18), 2379-2385.
- Bach, M. & Ullrich, D. (1994). Motion adaptation governs the shape of motion-evoked cortical potentials (motion vep). *Vision Research*, *34* (12), 1541-1547.
- Baldeweg, T., Williams, J. D. & Gruzelier, J. H. (1999). Differential changes in frontal and sub-temporal components of mismatch negativity. *International Journal of Psychophysiology*, *33*, 143-148.
- Ball, K. & Sekuler, R. (1987). Direction-specific improvement in motion discrimination.

- Vision Research*, 27 (6), 953–965.
- Barlow, H. & Hill, R. (1963). Evidence for a physiological explanation of the waterfall phenomenon and figural after-effects. *Nature*, 200 (4913), 1345-1347.
- Baumann, O. & Greenlee, M. W. (2007). Neural correlates of coherent audiovisual motion perception. *Cerebral Cortex*, 17 (6), 1433-1443.
- Baumgart, F., Gaschler-Markefski, B., Woldorff, M. G., Heinze, H. J. & Scheich, H. (1999). A movement-sensitive area in auditory cortex. *Nature*, 400 (6746), 724-726.
- Beauducel, A., Debener, S., Brocke, B. & Kayser, J. (2000). On the reliability of augmenting/reducing: Peak amplitudes and principal component analysis of auditory evoked potentials. *Journal of Psychophysiology*, 14, 226-240.
- Beer, A. L. & Röder, B. (2004). Attention to motion enhances processing of both visual and auditory stimuli: an event-related potential study. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 18 (2), 205-225.
- Békésy, G. v. (1947). A new audiometer. *Acta oto-laryngologica*, 35 (5-6), 411-422.
- Berger, H. (1929, Dezember). Über das Elektrenkephalogramm des Menschen. *European Archives of Psychiatry and Clinical Neuroscience*, 87 (1), 527-570.
- Bergmann, c. (1858). Anatomisches und Physiologisches über die Netzhaut des Auges. *Zeitschrift für rationelle Medicin*, 3 (2), 83-108.
- Bex, P. J., Metha, A. B. & Makous, W. (1999). Enhanced motion aftereffect for complex motions. *Vision Research*, 39 (13), 2229-2238.
- Blake, R. & Sekuler, R. (2005). *Perception* (Bd. 5). New York: McGraw-Hill.
- Blauert, J. (1997). *Spatial Hearing - Revised Edition: The Psychophysics of Human Sound Localization* (Bd. Revised Edition). Cambridge: MIT-Press.
- Borst, A. & Egelhaaf, M. (1989). Principles of visual motion detection. *Trends in Neurosciences*, 12 (8), 297-306.
- Bremmer, F., Schlack, A., Shah, N. J., Zafiris, O., Kubischik, M., Hoffmann, K., . . . Fink, G. R. (2001). Polymodal motion processing in posterior parietal and premotor cortex: a human fmri study strongly implies equivalencies between humans and monkeys. *Neuron*, 29 (1), 287-296.
- Charron, S. & Botte, M.-C. (1988). Frequency selectivity in loudness adaptation and auditory fatigue. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 83 (1), 178-187.
- Clarke, S., Bellmann Thiran, A., Maeder, P., Adriani, M., Vernet, O., Regli, L., . . . Thiran, J. P. (2002). What and where in human audition: selective deficits following focal hemispheric lesions. *Experimental Brain Research*, 147 (1), 8-15.
- Coble, S. F. & Robinson, D. E. (1992). Discriminability of bursts of reproducible noise.

- Journal of the Acoustical Society of America*, 92 (5), 2630-2635.
- Culham, J. C., Dukelow, S. P., Vilis, T., Hassard, F. A., Gati, J. S., Menon, R. S. & Goodale, M. A. (1999). Recovery of fmri activation in motion area mt following storage of the motion aftereffect. *Journal of Neurophysiology*, 81 (1), 388-393.
- Deas, R. W., Roach, N. W. & McGraw, P. V. (2008). Distortions of perceived auditory and visual space following adaptation to motion. *Experimental Brain Research*, 191 (4), 473-485.
- Deouell, L. Y., Heller, A. S., Malach, R., D'Esposito, M. & Knight, R. T. (2007). Cerebral responses to change in spatial location of unattended sounds. *Neuron*, 55 (6), 985.
- Desmedt, J. E. & Tomberg, C. (1990). Topographic analysis in brain mapping can be compromised by the average reference. *Brain topography*, 3 (1), 35-42.
- Desmedt, J. E., Tomberg, C., Raspe, G. & Ducarme, D. (1993). Inadequacy of the average reference for identifying focal changes in eeg and evoked potential studies [3]. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology - Evoked Potentials*, 88 (6), 534-536.
- DeYoe, E. A. & Van Essen, D. C. (1988). Concurrent processing streams in monkey visual cortex. *Trends in Neurosciences*, 11 (5), 219-226.
- Dong, C. J., Swindale, N. V., Zakarauskas, P. & Hayward, V. (2000). The auditory motion aftereffect: Its tuning and specificity in the spatial and frequency domains. *Perception & Psychophysics*, 62 (5), 1099-1111.
- Ducommun, C. Y., Michel, C. M., Clarke, S., Adriani, M., Seeck, M., Landis, T. & Blanke, O. (2004). Cortical motion deafness. *Neuron*, 43 (6), 765-777.
- Ducommun, C. Y., Murray, M. M., Thut, G., Bellmann, A., Viaud-Delmon, I., . . . Michel, C. M. (2002). Segregated processing of auditory motion and auditory location: An erp mapping study. *Neuroimage*, 16, 76-88.
- Eggermont, J. J. (2007). Electric and Magnetic Fields of Synchronous Neural Activity: Peripheral and Central Origins of AEPs. In R. F. Burkard, M. Don & J. J. Eggermont (Hrsg.), *Auditory Evoked Potentials - Basic Principles and Clinical Application* (S. 2-21). Baltimore, Philadelphia: Lippincott Williams & Wilkins.
- Ehrenstein, W. H. & Ehrenstein, A. (1999). Psychophysical Methods. In U. Windhorst & H. Johansson (Hrsg.), *Modern Techniques in Neuroscience Research* (S. 1211-1241). Berlin, New York: Springer.
- Ernst, A. & Battmer, R.-D. (1998). *Audiometrie und Funktionsdiagnostik in der HNO*. London u.a.: Chapman & Hall.
- Fahle, M. & Edelman, S. (1993). Long-term learning in vernier acuity: Effects of stimulus orientation, range and of feedback. *Vision Research*, 33 (3), 397-412.

- Firzlaff, U. & Schuller, G. (2001a). Cortical representation of acoustic motion in the rufous horseshoe bat, *rhinolophus rouxi*. *European Journal of Neuroscience*, *13*, 1209-1220.
- Firzlaff, U. & Schuller, G. (2001b). Motion processing in the auditory cortex of the rufous horseshoe bat: role of gabaergic inhibition. *European Journal of Neuroscience*, *14*, 1687-1701.
- Gerloff, C. (2005). Ereignis-korrelierte Potenziale (EKP). In M. Stöhr, J. Dichgans, U. W. Buettner & C. W. Hess (Hrsg.), *Evozierte Potenziale* (S. 499-537). Heidelberg: Springer.
- Getzmann, S. (2008). Effects of velocity and motion-onset delay on detection and discrimination of sound motion. *Hearing Research*, *246* (1-2), 44-51.
- Getzmann, S. (2009). Effect of auditory motion velocity on reaction time and cortical processes. *Neuropsychologia*, *47* (12), 2625-2633.
- Getzmann, S. (2011). Auditory motion perception: onset position and motion direction are encoded in discrete processing stages. *The European Journal of Neuroscience*, *33* (7), 1339-1350.
- Getzmann, S. & Lewald, J. (2010a). Effects of natural versus artificial spatial cues on electrophysiological correlates of auditory motion. *Hearing Research*, *259* (1-2), 44-54.
- Getzmann, S. & Lewald, J. (2010b). Shared cortical systems for processing of horizontal and vertical sound motion. *Journal of Neurophysiology*, *103* (4), 1896-1904.
- Getzmann, S. & Lewald, J. (2011). The effect of spatial adaptation on auditory motion processing. *Hear Res*, *272* (1-2), 21-9.
- Getzmann, S. & Lewald, J. (2012). Cortical processing of change in sound location: smooth motion versus discontinuous displacement. *Brain Research*, *1466*, 119-127.
- Giaschi, D., Douglas, R., Marlin, S. & Cynader, M. (1993). The time course of direction-selective adaptation in simple and complex cells in cat striate cortex. *Journal of Neurophysiology*, *70* (5), 2024-2034.
- Goossens, T., van de Par, S. & Kohlrausch, A. (2008). On the ability to discriminate gaussian-noise tokens or random tone-burst complexes. *The Journal of the Acoustical Society of America*, *124* (4), 2251-62.
- Grantham, D. W. (1986). Detection and discrimination of simulated motion of auditory targets in the horizontal plane. *Journal of the Acoustical Society of America*, *79* (6), 1939-1949.
- Grantham, D. W. (1989). Motion aftereffects with horizontally moving sound sources in the free field. *Perception and Psychophysics*, *45* (2), 129-136.

- Grantham, D. W. (1997). Auditory motion perception: Snapshots revisited. In R. H. Gilkey & T. R. Anderson (Hrsg.), *Binaural and spatial hearing in real and virtual environments* (S. 295-314). Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Grantham, D. W. (1998). Auditory motion aftereffects in the horizontal plane: The effects of spectral region, spatial sector, and spatial richness. *Acustica*, *84* (2), 337-347.
- Grantham, D. W. & Wightman, F. L. (1979). Auditory motion aftereffects. *Perception and Psychophysics*, *26* (5), 403-408.
- Green, D. M., Swets, J. A. et al. (1966). *Signal detection theory and psychophysics* (Bd. 1). New York: Wiley.
- Greenstein, B. & Greenstein, A. (1999). *Color Atlas of Neuroscience* (Bd. 1). Stuttgart: Thieme.
- Griffiths, T. D., Green, G. G., Rees, A. & Rees, G. (2000). Human brain areas involved in the analysis of auditory movement. *Human Brain Mapping*, *9* (2), 72-80.
- Griffiths, T. D., Rees, A., Witton, C., Cross, P. M., Shakir, R. A. & Green, G. G. (1997). Spatial and temporal auditory processing deficits following right hemisphere infarction. a psychophysical study. *Brain*, *120* (5), 785-794.
- Griffiths, T. D., Rees, A., Witton, C., Shakir, R. A., Henning, G. B. & Green, G. G. (1996). Evidence for a sound movement area in the human cerebral cortex. *Nature*, *383* (6599), 425-427.
- Griffiths, T. D., Rees, G., Rees, A., Green, G. G., Witton, C., Rowe, D., ... Frackowiak, R. S. (1998). Right parietal cortex is involved in the perception of sound movement in humans. *Nature Neuroscience*, *1* (1), 74-79.
- Grill-Spector, K. & Malach, R. (2001). fmr-adaptation: a tool for studying the functional properties of human cortical neurons. *Acta Psychologica*, *107* (1-3), 293-321.
- Grzeschik, R., Böckmann-Barthel, M., Mühler, R. & Hoffmann, M. B. (2010). Motion-onset auditory-evoked potentials critically depend on history. *Experimental Brain Research*, *203* (1), 159-168.
- Grzeschik, R., Böckmann-Barthel, M., Mühler, R. & Hoffmann, M. B. (2011). Effects of motion history on motion-onset auditory evoked potentials. In *Proceedings of the 9th Göttingen Meeting of the German Neuroscience Society* (S. T18-2B). Göttingen.
- Grzeschik, R., Böckmann-Barthel, M., Mühler, R., Verhey, J. L. & Hoffmann, M. B. (2013a). Direction-specific adaptation of motion-onset auditory evoked potentials. *European Journal of Neuroscience*, *38* (4), 2557-2565.
- Grzeschik, R., Böckmann-Barthel, M., Mühler, R., Verhey, J. L. & Hoffmann, M. B. (2013b). Electrophysiological evidence for auditory motion-detectors in humans. In *Proceedings of the 10th Göttingen Meeting of the German Neuroscience Society*

- (S. T18-4C). Göttingen.
- Hagendorf, H., Krummenacher, J., Müller, H.-J. & Schubert, T. (2011). *Wahrnehmung und Aufmerksamkeit - Allgemeine Psychologie für Bachelor* (Bd. 1). Berlin, Heidelberg: Springer.
- Hammershøi, D. & Møller, H. (2005). Binaural technique - basic methods for recording, synthesis, and reproduction. In J. Blauert (Hrsg.), *Communication Acoustics* (S. 223-254). Heidelberg: Springer.
- Hartmann, W. M. (2005). *Signals, Sound, and Sensation* (Bd. 5). New York: AIP Press.
- He, S., Cohen, E. R. & Hu, X. (1998). Close correlation between activity in brain area MT/V5 and the perception of a visual motion aftereffect. *Current Biology*, 8 (22), 1215-1218.
- Heinrich, S. P., Krüger, K. & Bach, M. (2011). The dynamics of practice effects in an optotype acuity task. *Graefe's Archive for Clinical and Experimental Ophthalmology*, 249 (9), 1319-1326.
- Heinrich, S. P., van der Smagt, M. J., Bach, M. & Hoffmann, M. B. (2004). Electrophysiological evidence for independent speed channels in human motion processing. *Journal of Vision*, 4 (6), 469-475.
- Hoffmann, M. B. & Bach, M. (2002). The distinction between eye and object motion is reflected by the motion-onset visual evoked potential. *Experimental Brain Research*, 144 (2), 141-151.
- Hoffmann, M. B., Böckmann-Barthel, M., Mühler, R. & Grzeschik, R. (2010). Effect of motion adaptation on motion-onset auditory evoked potentials. In *Proceedings of the 40th meeting of the society for neuroscience* (S. 480.16/RR14). San.
- Hoffmann, M. B., Dorn, T. J. & Bach, M. (1999). Time course of motion adaptation: Motion-onset visual evoked potentials and subjective estimates. *Vision Research*, 39, 437-444.
- Hoffmann, M. B., Unsöld, A. S. & Bach, M. (2001). Directional tuning of human motion adaptation as reflected by the motion vep. *Vision Research*, 41 (17), 2187-2194.
- Holm, S. (1979). A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6, 65-70.
- Hudspeth, A. J. (2000). Hearing. In E. R. Kandel, J. H. Schwartz & J. T. M. (Hrsg.), *Principles of neural science* (S. 590-613). New York: McGraw-Hill.
- Huk, A. C., Ress, D. & Heeger, D. J. (2001). Neuronal basis of the motion aftereffect reconsidered. *Neuron*, 32 (1), 161-172.
- Ingham, N. J., Hart, H. C. & McAlpine, D. (2001). Spatial Receptive Fields of Inferior Colliculus Neurons to Auditory Apparent Motion in Free Field. *Journal of*

- Neurophysiology*, 85, 23-33.
- Jiang, H., Lepore, F., Poirier, P. & Guillemot, J.-P. (2000). Responses of cells to stationary and moving sound stimuli in the anterior ectosylvian cortex of cats. *Hearing Research*, 139, 69-85.
- Kandler, K., Clause, A. & Noh, J. (2009). Tonotopic reorganization of developing auditory brainstem circuits. *Nature Neuroscience*, 12 (6), 711-717.
- Kendall, G. S. (1995). A 3-d sound primer: Directional hearing and stereo reproduction. *Computer Music Journal*, 19 (4), 23-46.
- Knight, R. T., Hillyard, S. A., Woods, D. L. & Neville, H. J. (1980). The effects of frontal and temporal-parietal lesions on the auditory evoked potential in man. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 50 (1-2), 112-124.
- Krumbholz, K., Hewson-Stoate, N. & Schönwiesner, M. (2007). Cortical response to auditory motion suggests an asymmetry in the reliance on inter-hemispheric connections between the left and right auditory cortices. *Journal of Neurophysiology*, 97 (2), 1649-1655.
- Krumbholz, K., Schönwiesner, M., Rübsamen, R., Zilles, K., Fink, G. R. & Von Cramon, D. Y. (2005a). Hierarchical processing of sound location and motion in the human brainstem and planum temporale. *European Journal of Neuroscience*, 21 (1), 230-238.
- Krumbholz, K., Schönwiesner, M., von Cramon, D. Y., Rübsamen, R., Shah, N. J., Zilles, K. & Fink, G. R. (2005b). Representation of interaural temporal information from left and right auditory space in the human planum temporale and inferior parietal lobe. *Cerebral Cortex*, 15 (3), 317-324.
- Larsson, J. & Smith, A. T. (2012). fmri repetition suppression: neuronal adaptation or stimulus expectation? *Cerebral Cortex*, 22 (3), 567-576.
- Lewald, J., Peters, S., Corballis, M. C. & Hausmanne, M. (2009). Perception of stationary and moving sound following unilateral cortectomy. *Neuropsychologia*, 47 (4), 962-971.
- Lewis, J. W., Beauchamp, M. S. & DeYoe, E. A. (2000). A comparison of visual and auditory motion processing in human cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, 10 (9), 873-888.
- Lijffijt, M., Lane, S. D., Meier, S. L., Boutros, N. N., Burroughs, S., Steinberg, J. L., ... Swanna, A. C. (2009). P50, N100, and P200 sensory gating: Relationships with behavioral inhibition, attention, and working memory. *Psychophysiology*, 46 (5), 1059-1068.
- Lorteije, J. A., Kenemans, J. L., Jellema, T., van der Lubbe, R. H., Lommers, M. W.

- & van Wezel, R. J. (2007). Adaptation to real motion reveals direction-selective interactions between real and implied motion processing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *19* (8), 1231-1240.
- Lorteije, J. A., van Wezel, R. J. & van der Smagt, M. J. (2008). Disentangling neural structures for processing of high- and low-speed visual motion. *European Journal of Neuroscience*, *27* (9), 2341-2353.
- Macmillan, N. A. (1993). Signal detection theory as data analysis method and psychological decision model. In G. Keren & C. Lewis (Hrsg.), *A handbook for data analysis in the behavioral sciences: Methodological issues* (S. 21-57). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Magezi, D. A., Buetler, K. A., Chouiter, L., Annoni, J.-M. & Spierer, L. (2013). Electrical neuroimaging during auditory motion aftereffects reveals that auditory motion processing is motion sensitive but not direction selective. *Journal of Neurophysiology*, *109* (2), 321-331.
- Malmierca, M. S., Cristaudo, S., Perez-Gonzalez, D. & Covey, E. (2009). Stimulus-specific adaptation in the inferior colliculus of the anesthetized rat. *Journal of Neuroscience*, *29*, 5483-5493.
- Malone, B. J., Scott, B. H. & Semple, M. N. (2002). Context-dependent adaptive coding of interaural phase disparity in the auditory cortex of awake macaques. *The Journal of Neuroscience*, *22* (11), 4625-4638.
- Martin, B. A., Tremblay, K. L. & Stapells, D. R. (2007). Principles and Applications of Cortical Auditory Evoked Potentials. In R. F. Burkard, M. Don & J. J. Eggermont (Hrsg.), *Auditory Evoked Potentials - Basic Principles and Clinical Application* (S. 482-507). Baltimore, Philadelphia: Lippincott Williams & Wilkins.
- Mather, G., Verstraten, F. A. J. & Anstis, S. M. (1998). The motion aftereffect. a modern perspective. *MIT Press, Cambridge, MA*.
- Maurer, J. P. & Bach, M. (2003). Isolating motion responses in visual evoked potentials by pre-adapting flicker-sensitive mechanisms. *Experimental Brain Research*, *151*, 536-541.
- McAlpine, D., Jiang, D., Shackleton, T. M. & Palmer, A. R. (2000). Responses of neurons in the inferior colliculus to dynamic interaural phase cues: Evidence for a mechanism of binaural adaptation. *Journal of Neurophysiology*, *83*, 1356-1365.
- Münte, T. F., Urbach, T. P., Düzcel, E. & Kutas, M. (2000). Event-related brain potentials in the study of human cognition and neuropsychology. In F. Boller, J. Grafmann & R. G. (Hrsg.), *Handbook of Neuropsychology, Vol. I* (S. 139-235). Amsterdam: Elsevier.
- Moiseff, A. & Haresign, T. (1992). Response of auditory units in the barn owl's inferior

- colliculus to continuously varying interaural phase differences. *Journal of Neurophysiology*, 67 (6), 1428-1436.
- Møller, H., Sørensen, M. F., Hammershøi, D. & Jensen, C. B. (1995). Head-related transfer functions of human subjects. *Journal of the Audio Engineering Society*, 43 (5), 300-321.
- Moore, B. C. J. (2003). *An introduction to the psychology of hearing* (Bd. 5). London, San Diego: Academic Press.
- Mutschler, I., Wieckhorst, B., Speck, O., Schulze-Bonhage, A., Hennig, J., Seifritz, E. & Ball, T. (2010). Time scales of auditory habituation in the amygdala and cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, 20 (11), 2531-2539.
- Neelon, M. F. & Jenison, R. L. (2003). The effect of trajectory on the auditory motion aftereffect. *Hearing Research*, 180 (1-2), 57-66.
- Neelon, M. F. & Jenison, R. L. (2004). The temporal growth and decay of the auditory motion after effect. *Journal of the Acoustical Society of America*, 115 (6), 3112-3123.
- Netser, S., Zahar, Y. & Gutfreund, Y. (2011). Stimulus-Specific Adaptation: Can It Be a Neural Correlate of Behavioral Habituation? *The Journal of Neuroscience*, 31 (49), 17811-17820.
- Näätänen, R. & Picton, T. (1987). The n1 wave of the human electric and magnetic response to sound: A review and an analysis of the component structure. *Psychophysiology*, 24 (4), 375-425.
- Näätänen, R., Schröger, E., Karakas, S., Tervaniemi, M. & Paavilainen, P. (1993). Development of a memory trace for a complex sound in the human brain. *Neuroreport*, 4, 503-506.
- Orban, G. A. (1997). Visual processing in macaque area MT/V5 and its satellites (MSTd and MSTv). In A. Peters, E. G. Jones & J. H. Kaas (Hrsg.), *Cerebral Cortex* (Bd. 12, S. 359-434). New York: Plenum Press.
- Petersen, S. E., Baker, J. F. & Allman, J. M. (1985). Direction-specific adaptation in area mt of the owl monkey. *Brain Research*, 346 (1), 146-150.
- Picton, T. W., Bentin, S., Berg, P., Donchin, E., Hillyard, S. A., Johnson, R., ... Taylor, M. (2000). Guidelines for using human event-related potentials to study cognition: recording standards and publication criteria. *Psychophysiology*, 37 (2), 127-152.
- Pienkowski, M. & Eggermont, J. J. (2009). Effects of adaptation on spectrotemporal receptive fields in primary auditory cortex. *Neuroreport*, 20 (13), 1198-1203.
- Pollmann, S. (2008). *Allgemeine Psychologie* (Bd. 1). München Basel: Ernst Reinhardt Verlag.

- Rauschecker, J. P. & Harris, L. R. (1989). Auditory and visual neurons in the cat's superior colliculus selective for the direction of apparent motion stimuli. *Brain Research*, 490 (1), 56-63.
- Rauschecker, J. P. & Scott, S. K. (2009). Maps and streams in the auditory cortex: nonhuman primates illuminate human speech processing. *Nature Neuroscience*, 12 (6), 718-724.
- Rieger, J. (2000). *MEG Untersuchung zur Maskierung und Vorhersage der Wiedererkennung natürlicher Szenen*. Unveröffentlichte Dissertation, Eberhard-Karls-Universität Tübingen.
- Roth, W. T., Krainz, P. L., Ford, J. M., Tinklenberg, J. R., Rothbart, R. M. & Kopell, B. S. (1976). Parameters of temporal recovery of the human auditory evoked potential. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 40 (6), 623-632.
- Schlögl, A. (2005). *Das Elektroenzephalogramm*. (Skriptum zu den Laborübungen in Grundlagen der Biomedizinischen Technik)
- Scott, B. H., Malone, B. J. & Semple, M. N. (2009). Representation of dynamic interaural phase difference in auditory cortex of awake rhesus macaques. *Journal of Neurophysiology*, 101, 1781-1799.
- Shiu, L.-p. & Pashler, H. (1992). Improvement in line orientation discrimination is retinally local but dependent on cognitive set. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 52 (5), 582-588.
- Smith, K. R., Okada, K., Saberi, K. & Hickok, G. (2004). Human cortical auditory motion areas are not motion selective. *Neuroreport*, 15 (9), 1523-1526.
- Spering, M. & Schmidt, T. (2008). *Allgemeine Psychologie: Workbook* (Bd. 1). Weinheim: Beltz PVU.
- Spitzer, M. W. & Semple, M. N. (1991). Interaural phase coding in auditory midbrain: influence of dynamic stimulus features. *Science*, 254 (5032), 721-724.
- Spitzer, M. W. & Semple, M. N. (1993). Responses of inferior colliculus neurons to time-varying interaural phase disparity: effects of shifting the locus of virtual motion. *Journal of Neurophysiology*, 69 (4), 1245-1263.
- Stanislaw, H. & Todorov, N. (1999). Calculation of signal detection theory measures. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, 31 (1), 137-149.
- Stumpf, E., Toronchuk, J. M. & Cynader, M. S. (1992). Neurons in cat primary auditory cortex sensitive to correlates of auditory motion in three-dimensional space. *Experimental Brain Research*, 88 (1), 158-168.
- Taylor, G. K. & Krapp, H. G. (2007). Sensory systems and flight stability: What do insects measure and why? *Advances in Insect Physiology*, 34, 231-316.

- Thompson, R. F. (2009). Habituation: A history. *Neurobiology of Learning and Memory*, 92 (2), 127 - 134.
- Thompson, R. F. & Spencer, W. A. (1966). Habituation: a model phenomenon for the study of neuronal substrates of behavior. *Psychological Review*, 73 (1), 16-43.
- Thorpe, W. H. (1944). Some problems of animal learning. In *Proceedings of the linnaean society of london*. (S. 70-83).
- Tollin, D. J. (2003). The lateral superior olive: A functional role in sound source localization. *THE NEUROSCIENTIST*, 9 (2), 127-143.
- Tootell, R. B., Reppas, J. B., Dale, A. M., Look, R. B., Sereno, M. I., Malach, R., ... Rosen, B. R. (1995). Visual motion aftereffect in human cortical area mt revealed by functional magnetic resonance imaging. *Nature*, 375 (6527), 139-141.
- Toronchuk, J. M., Stumpf, E. & Cynader, M. S. (1992). Auditory cortex neurons sensitive to correlates of auditory motion: underlying mechanisms. *Experimental Brain Research*, 88 (1), 169-180.
- Tremblay, K., Kraus, N., McGee, T., Ponton, C. & Otis, B. (2001). Central auditory plasticity: Changes in the n1-p2 complex after speech-sound training. *Ear & Hearing*, 22 (2), 79-90.
- Trepel, M. (2004). *Neuroanatomie - Struktur und Funktion* (Bd. 3). München: Elsevier Urbahn & Fischer.
- Wagner, H., Kautz, D. & Poganiatz, I. (1997). Principles of acoustic motion detection in animals and man. *Trends in Neurosciences*, 20 (12), 583-588.
- Wagner, H. & Takahashi, T. (1990). Neurons in the midbrain of the barn owl are sensitive to the direction of apparent acoustic motion. *Naturwissenschaften*, 77 (9), 439-442.
- Wagner, H. & Takahashi, T. (1992). Influence of temporal cues on acoustic motion-direction sensitivity of auditory neurons in the owl. *Journal of Neurophysiology*, 68 (6), 2063-2076.
- Wagner, H., Takahashi, T. & Kautz, D. (1994). Influence of stimulus level on acoustic motion-direction sensitivity in barn owl midbrain neurons. *Journal of Neurophysiology*, 71 (5), 1907-1916.
- Wagner, H. & von Campenhausen, M. (2002). Distribution of auditory motion-direction sensitive neurons in the barn owl's midbrain. *Journal of Comparative Physiology*, 188 (9), 705-713.
- Warren, J. D., Zielinski, B. A., Green, G. G., Rauschecker, J. P. & Griffiths, T. D. (2002). Perception of sound-source motion by the human brain. *Neuron*, 34 (1), 139-148.
- Wenzel, E. M., Arruda, M., Kistler, D. J. & Wightman, F. L. (1993). Localization using nonindividualized head-related transfer functions. *Journal of the Acoustical Society*

- of America*, 94 (1), 111-123.
- Wightman, F. L. & Kistler, D. J. (1989). Headphone simulation of free-field listening. II: Psychophysical validation. *Journal of the Acoustical Society of America*, 85 (2), 868-878.
- Wilson, W. W. & O'Neill, W. E. (1998). Auditory motion induces directionally dependent receptive field shifts in inferior colliculus neurons. *Journal of Neurophysiology*, 79 (4), 2040-2062.
- Wolpaw, J. R. & Penry, J. K. (1975). A temporal component of the auditory evoked response. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, 39 (6), 609-620.
- World Medical Association. (2000). Declaration of helsinki: ethical principles for medical research involving human subjects. *JAMA*, 284 (23), 3043-3045.
- Xiang, J., Holowka, S., Ishii, R., Wilson, D. & Chuang, S. (2004). Dynamic neuromagnetic responses to auditory motion: a novel index for evaluation of attention. *Neurology & Clinical Neurophysiology*, 2004, 106.

Abbildungsverzeichnis

| | | |
|-----|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 1.1 | Anatomie der Hörbahn | 9 |
| 1.2 | Anatomische Grundlagen zum Richtungshören | 11 |
| 1.3 | Frequenzbereich von ILDs und ITDs | 12 |
| 1.4 | Schematische Darstellung des Reichardt-Detektors | 13 |
| 1.5 | Elektrodenanordnung für das EEG nach dem 10-10-System | 17 |
| 1.6 | Schema der AEP Generatoren mit der korrespondierenden Zeitskala | 20 |
| 1.7 | Vergleich der HRTF von einer und mehreren Versuchspersonen | 22 |
| 1.8 | Gegenüberstellung verschiedener Kunstkopf-HRTFs | 23 |
| 1.9 | Verteilung der sensorischen Aktivitäten bei Darbietungen ohne Reiz und mit Reiz nach der SDT | 28 |
| 2.1 | Schematische Darstellung des Experimentparadigmas | 33 |
| 2.2 | Schematische Darstellung des psychoakustischen Experimentparadigmas | 38 |
| 3.1 | Schematische Darstellung des Paradigmas von Experiment 1 | 42 |
| 3.2 | Experiment 1: Topographische Darstellung der Bedingungen <i>baseline</i> und <i>adaptation</i> | 45 |
| 3.3 | Experiment 1: Grand Mean Kurven der Bedingungen <i>baseline</i> und <i>adaptation</i> an den Elektroden FC1, Cz und FC2 | 46 |
| 3.4 | Experiment 1: Ergebnisse aus der Analyse der cN1-cP2 Amplitude | 47 |
| 3.5 | Experiment 1: Ergebnisse aus der Einzelgipfelanalyse von cP2 an den Elektroden FC1, Cz und FC2 | 47 |
| 3.6 | Experiment 1: Topographische Darstellung der Bedingung <i>no onset</i> | 48 |
| 3.7 | Schematische Darstellung des Paradigmas von Experiment 2 | 52 |
| 3.8 | Experiment 2: Ergebnisse aus der Analyse der cN1-cP2 Amplitude | 54 |

| | | |
|------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 3.9 | Experiment 2: Ergebnisse der Grand Mean Kurve und Einzelgipfelanalyse an Gruppenelektrode FC_G | 55 |
| 3.10 | Experiment 3: Ergebnisse aus der Analyse der cN1-cP2 Amplitude | 60 |
| 3.11 | Experiment 3: Ergebnisse der Grand Mean Kurve und Einzelgipfelanalyse an Gruppenelektrode FC_G | 60 |
| 3.12 | Experiment 3: Topographische Darstellung aller Bedingungen | 61 |
| 3.13 | Experiment 4: Darstellung des verwendeten Reizes | 63 |
| 3.14 | Experiment 4: Ergebnisse aus der Analyse der cN1-cP2 Amplitude | 65 |
| 3.15 | Experiment 4: Ergebnisse der Grand Mean Kurve und Einzelgipfelanalyse an Gruppenelektrode FC_G | 66 |
| 3.16 | Experiment 4: Topographische Darstellung aller Bedingungen | 67 |
| 3.17 | Experiment 5: Grand Mean Kurven aller Bedingungen an Gruppenelektrode FC_G | 69 |
| 3.18 | Experiment 6: Topographische Darstellung aller Bedingungen | 75 |
| 3.19 | Experiment 6: Ergebnisse aus der Analyse der cN1-cP2 Amplitude | 76 |
| 3.20 | Experiment 6: Ergebnisse der Grand Mean Kurve und Einzelgipfelanalyse an Gruppenelektrode FC_G | 77 |
| 3.21 | Schematische Darstellung des Paradigmas von Experiment 7 | 80 |
| 3.22 | Experiment 7: Ergebnisse aus der Analyse der cN1-cP2 Amplitude | 81 |
| 3.23 | Experiment 7: Ergebnisse der Grand Mean Kurve und Einzelgipfelanalyse an Gruppenelektrode FC_G | 82 |
| 3.24 | Experiment 7: Topographische Darstellung aller Bedingungen | 83 |
| 3.25 | Psychoakustikexperiment 1: Ergebnisse (d') | 88 |
| 3.26 | Visuelle Rückmeldung für das zweite Psychoakustikexperiment | 90 |
| 3.27 | Psychoakustikexperiment 2: Ergebnisse (d') | 91 |

Tabellenverzeichnis

| | | |
|-----|----------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 1.1 | Ergebnistabelle eines möglichen Signalentdeckungsexperimentes | 26 |
| 3.1 | Vergleich aller EEG Experimente | 40 |
| 3.2 | Experiment 2: Zusammenstellung der Amplituden und Latenzen an FC_G . | 55 |
| 3.3 | Reizaufteilung für Experiment 4 | 64 |
| 3.4 | Psychoakustikexperiment 1: Sensitivitätsindex für alle Probanden und Durchläufe | 89 |
| 3.5 | Psychoakustikexperiment 2: Sensitivitätsindex für alle Probanden und Durchläufe | 92 |
| 4.1 | Nomenklatur | 126 |

Verzeichnis der Abkürzungen und Fachbegriffe

| | |
|--------------|--------------------------------------------------------------------|
| AEP | Auditorisch Evoziertes Potential |
| ANOVA | Analysis of Variance - Varianzanalyse |
| cN1 | „change“-N1 - Negativer Ausschlag im AEP nach Bewegungsbeginn |
| cP2 | „change“-P2 - Positiver Ausschlag im AEP nach Bewegungsbeginn |
| EEG | Elektroenzephalographie |
| EKP | Ereigniskorrelierte Potentiale |
| ERP | Event Related Potentials |
| fMRT | funktionelle Magnetresonanztomographie |
| HRTF | Head Related Transfer Function - Kopfbezogene Übertragungsfunktion |
| IC | Inferiorer Colliculus |
| ILD | Interaural Level Differences - Pegelunterschiede |
| IPD | Interaural Phase Differences - Phasenunterschiede |
| IPL | Inferiorer Parietallappen |
| ITD | Interaural Time Differences - Laufzeitunterschiede |
| KEMAR | Knowles Electronic Manikin for Acoustical Research |
| PET | Positronen-Emissions-Tomographie |
| PT | Planum Temporale |
| SDT | Signal Detection Theory - Signalentdeckungstheorie |
| SNR | Signal-to-Noise-Ratio |
| SRV | Signal-Rausch-Verhältnis |
| SSA | Stimulus-specific Adaptation - reizspezifische Adaptation |
| VEP | Visuell Evoziertes Potential |

| | |
|--------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Eigene Experimente | |
| richtungsspezifisch | Adaptationsreiz und Testreiz haben die selbe Richtung (Bedingung <i>adaptation same</i>). |
| richtungsunspezifisch | Adaptationsreiz und Testreiz haben die entgegengesetzte Richtung (Bedingung <i>adaptation opposite</i>). |
| bewegungsspezifisch | Stationärer Adaptationsreiz und bewegter Testreiz (Bedingung <i>matched noise</i>). |
| Experimente in anderen Studien | |
| richtungssensitiv | Neurone antworten stärker auf die bevorzugte Richtung als auf die nicht bevorzugte Bewegungsrichtung. |
| bewegungssensitiv | Neurone antworten stärker auf bewegte Reize als auf stationäre Reize, unabhängig von der Bewegungsrichtung. |

Tabelle 4.1: Verzeichnis der Begriffe, wie sie in der Diskussion verwendet werden.

Publikationen

1. Mönch T., Hollmann M., **Grzeschik R.**, Müller Ch., Lützkendorf R., Baecke S., Luchtman M., Wagegg D., Bernarding J. (2008). Real-time classification of activated brain areas for fMRI-based human-brain-interfaces. In *Medical imaging* (S. 69161R). International Society for Optics and Photonics.
2. ***Grzeschik R.**, Böckmann-Barthel M, Mühler R, Hoffmann MB (2010). Motion-onset auditory-evoked potentials critically depend on history. In *Experimental Brain Research*, 203 (1), 159-168.
3. Hoffmann MB, Kaule F, **Grzeschik R.**, Behrens-Baumann W, Wolynski B (2011). Retinotope Kartierung des menschlichen visuellen Kortex mit funktioneller Magnetresonanztomographie - Grundlagen, aktuelle Entwicklungen & Perspektiven für die Ophthalmologie. In *Klinische Monatsblätter für Augenheilkunde*, 228, 613-620.
4. ***Grzeschik R.**, Böckmann-Barthel M, Mühler R, Verhey JL, Hoffmann MB (2013). Direction-specific adaptation of motion-onset auditory evoked potentials. In *European Journal of Neuroscience*, 38 (4), 2557-2565.

*Ergebnisse aus dieser Publikation sind Bestandteil der hier vorliegenden Arbeit.