

FMRT-Studien am auditorischen Kortex des Menschen bei der auditiven
Wahrnehmung in Cocktail-Party-Situationen

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 Linguistin (Magister Artium) Susann Deike geb. Reinsdorf

geb. am 28.09.1971 in Gardelegen

Gutachter: Prof. Dr. Henning Scheich
Dr. med. Alexander Gutschalk

eingereicht am: 16.07.2009

verteidigt am: 03.06.2010

Danksagung

Hiermit möchte ich all jenen Dank sagen, die zum Gelingen meiner Dissertation beigetragen haben.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. Henning Scheich, der mir vorbehaltlos die Möglichkeit gab, mich für meine Dissertation in ein für mich neues Wissenschaftsgebiet einzuarbeiten. In gleich hohem Maße danke ich ihm dafür, dass ich über eine Erziehungszeit hinaus meine Promotion fortsetzen konnte und die Arbeitsbedingungen so gestaltet waren, dass ich Familie und Beruf gut vereinbaren konnte.

Mein Dank gilt weiterhin allen Mitarbeitern des Speziallabors Nicht-Invasive Bildgebung sowohl für die fachliche Unterstützung als auch für das ausgesprochen angenehme Arbeitsklima. Einen besonderen Dank möchte ich dem Leiter des Speziallabors, Herrn Dr. André Brechmann sagen. Er hat mit anregenden, produktiven und manchmal auch kontroversen Diskussionen einen großen Anteil an meiner wissenschaftlichen und persönlichen Entwicklung gehabt und war stets bereit, mich in meiner Arbeit zu unterstützen. Des Weiteren möchte ich mich bei Frau Dr. Nicole Behne für die anregenden wissenschaftlichen Gespräche, bei Frau Dr. Birgit Gaschler-Markefski und Antje Schasse für die statistische Beratung, bei Monika Dobrowolny, Andreas Fügner und Michael Schildt für die Unterstützung in technischen Fragen bedanken.

Nicht zuletzt möchte ich meiner ganzen Familie danken, ohne deren Rücksicht und Unterstützung die Arbeit an meiner Dissertation nicht möglich gewesen wäre. Meine Kinder Sönke und Birte bitte ich nochmals um Nachsicht, dass manch abendliche Spiel- und Lesestunde kürzer ausgefallen ist. Meinem Ehemann Thomas Deike danke ich für die gemeinsame Meisterung unseres Familienmanagements und die Geduld und Nachsicht in besonderen Stresssituationen. Meinen Eltern und Schwiegereltern danke ich, dass ich mich stets auf ihre Unterstützung in der Betreuung meiner Kinder verlassen konnte.

Für die finanzielle Förderung meiner Dissertation möchte ich mich bei der VW-Stiftung und der DFG bedanken.

Susann Deike

Inhaltsverzeichnis

1. Zusammenfassung	1
2. Einleitung	3
2.1. Auditive Wahrnehmung in komplexen akustischen Situationen - der „Cocktail Party-Effekt“.....	3
2.2. Das Konzept der auditorischen Szenenanalyse nach Albert S. Bregman	3
2.3. Neuronale Korrelate von auditorischer Stream Segregation.....	6
2.4. Hauptziel der Arbeit	10
2.5. Ziel der Studie I: Simultanes Maskieren	11
2.6. Ziel der Studie II: Auditorische Stream Segregation basierend auf Klangfarbe	13
2.7. Ziel der Studie III: Auditorische Stream Segregation basierend auf Tonhöhe ..	14
3. Material und Methode	16
3.1. Methodische Grundlagen.....	16
3.1.1. Das Prinzip der Magnetresonanztomographie	16
3.1.2. Das Prinzip der funktionellen Magnetresonanztomographie	17
3.1.3. Parzellierung des auditorischen Kortex.....	19
3.2. Studienbeschreibung	21
3.2.1. Probanden.....	21
3.2.2. Messablauf der fMRT-Experimente.....	22
3.2.3. Aufnahme eines 3D-Datensatzes.....	25
3.2.4. Datenvorverarbeitung.....	26
3.2.5. Datenanalyse	27
3.2.5.1. Analyse der Verhaltensdaten.....	27
3.2.5.2. Analyse der funktionellen Aktivierungsdaten	27
3.2.6. Definition der auditorischen Territorien.....	28
3.2.7. Statistische Analyse	30
3.3. Studie I: Simultanes Maskieren	31
3.3.1. Stimuli und Aufgabe	31
3.3.2. Statistische Analyse der Aktivierungen in individuellen ROI.....	32
3.4. Studie II: Auditorische Stream Segregation basierend auf Klangfarbe	34
3.4.1. Stimuli und Aufgabe	34

3.4.2. Statistische Analyse	36
3.5. Studie III: Auditorische Stream Segregation basierend auf Tonhöhe	37
3.5.1. Stimuli und Aufgabe	37
3.5.1.1. Psychoakustisches Experiment	37
3.5.1.2. Hauptexperiment fMRT	38
3.5.1.3. Kontrollexperiment fMRT	39
3.5.2. Statistische Analyse	40
3.5.2.1. Hauptexperiment fMRT	40
3.5.2.2. Kontrollexperiment fMRT	42
3.6. Statistischer Vergleich der Studien II und III (Hauptexperiment)	43
4. Ergebnisse	44
4.1. Studie I: Simultanes Maskieren	44
4.1.1. Ergebnisse der Analyse der Aktivierung in den individuellen ROI	44
4.2. Studie II: Auditorische Stream Segregation basierend auf Klangfarbe	49
4.3. Studie III: Auditorische Stream Segregation basierend auf Tonhöhe	52
4.3.1. Hauptexperiment fMRT	52
4.3.2. Kontrollexperiment fMRT	57
4.4. Vergleich der Studien II und III (Hauptexperiment)	58
5. Diskussion	60
5.1. Studie I: Simultanes Maskieren	60
5.1.1. Die Ergebnisse der Studie I im Kontext anderer Arbeiten	60
5.1.2. Verarbeitung des harmonischen Tonkomplexes	63
5.1.3. Spezifischer Einfluss der Maskierung auf die Aktivierung	65
5.2. Studie II und III: Neuronale Repräsentation von auditorischer Stream Segregation	67
5.2.1. Die spezifische Funktion des linken auditorischen Kortex	67
5.2.2. Einfluss der Stimuluseigenschaften auf die territoriale Aktivierung	72
5.3. Repräsentation komplexer akustischer Situationen im auditorischen Kortex....	75
6. Ausblick.....	78
7. Abkürzungsverzeichnis	80
8. Literaturverzeichnis.....	82

9. Anhang 93

1. Zusammenfassung

Eine bemerkenswerte Eigenschaft des auditorischen Systems ist die Fähigkeit, in komplexen Hörsituationen akustische Reize voneinander trennen und separate interne Repräsentationen bilden zu können. Dieser häufig als „Cocktail-Party-Effekt“ bezeichnete Vorgang umfasst unterschiedliche Verarbeitungsaspekte. In der vorliegenden Arbeit wurde mittels funktioneller Magnetresonanztomographie (fMRT) die kortikale Repräsentation von zwei Aspekten, die Verarbeitung eines Zielreizes bei simultaner Maskierung (Studie I) und das sequentielle Gruppieren nicht simultaner Reize (Studie II und III), im auditorischen Kortex (AC) des Menschen untersucht.

In Studie I wurde als Zielreiz ein harmonischer Tonkomplex gewählt, der mit Weißem Rauschen in unterschiedlichen Pegeln (SPL) maskiert wurde. Der parametrische Versuchsansatz sollte mit dem Vergleich zwischen unterschiedlichen Maskierungspegeln (SPL) Aussagen über den Einfluss der Stärke der Maskierung ermöglichen. Zum anderen dienten Kontrollbedingungen mit reiner Präsentation des harmonischen Tones bzw. des Weißen Rauschens Aussagen über den Effekt der Maskierung an sich. Es wurde kein linearer Zusammenhang zwischen der Aktivierung der AC beider Hemisphären und dem Pegel (SPL) des maskierenden Weißen Rauschens beobachtet, sondern ein exklusiver Effekt des mittleren Maskierungspegels (SPL), der eine stärkere Aktivierung gegenüber allen anderen verwendeten Pegeln (SPL) zeigte. Außerdem zeigten die Ergebnisse eine unterschiedliche Rolle der AC beider Hemisphären bei der Verarbeitung des harmonischen Tonkomplexes in unmaskierter und maskierter Präsentation.

Der experimentelle Schwerpunkt der Arbeit lag auf der Untersuchung des sequentiellen Gruppierens als spezieller Form des von Albert S. Bregman als „auditorische Stream Segregation“ („auditory stream segregation“) definierten Prozesses der auditiven Objektbildung. Als experimentelles Paradigma wurden Sequenzen aus alternierenden harmonischen Tonkomplexen verwendet (ABAB), die sich entweder im auditiven Merkmal der Klangfarbe (Studie II) oder der Tonhöhe (Studie III) unterschieden. Die Stimulusparameter wurden so gewählt, dass die Sequenzen eine ambigüe Wahrnehmung zuließen, d.h. sowohl das Perzept einer im Merkmal variierenden, jedoch integrierten Tonreihe als auch das Perzept zweier nach dem entsprechenden Merkmal getrennter Tonreihen. Die Probanden wurden instruiert, die Stimulussequenzen aktiv und kontinuierlich in zwei Tonreihen zu

trennen und speziell eine dieser Tonreihen zu verfolgen. Das Trennen der Tonreihen wurde durch die zusätzliche Aufgabe kontrolliert, vereinzelt auftretende, lautere Töne in der Zieltonreihe zu detektieren. Die Verwendung eines identischen Stimulationsparadigmas unter Varianz der auditiven Merkmale sollte ermöglichen, sowohl merkmalsabhängige als auch merkmalsunabhängige, spezifisch auf den Segregationsprozess zurückzuführende Effekte in der Aktivierung des AC zu differenzieren. Dies hatte besondere Bedeutung vor dem Hintergrund aller bisherigen neurowissenschaftlichen Arbeiten, die ausschließlich auditorische Stream Segregation auf der Grundlage von Unterschieden in der Tonhöhe untersuchten.

In beiden Studien zeigte das Trennen der Tonreihen im Vergleich zur Wahrnehmung einer nicht separierbaren Kontrollsequenz eine selektive Erhöhung der Aktivierung im linken AC. Dieser Linkseffekt wurde auf die speziellen Anforderungen der Segregationsaufgabe an die sequentielle Analyse zurückgeführt. Innerhalb des linken AC konnten sowohl vom auditiven Merkmal abhängige als auch unabhängige Effekte beobachtet werden. Das Territorium T3 auf dem *Planum temporale* zeigte eine erhöhte Aktivierung bei der Segregation unabhängig vom verwendeten auditiven Merkmal, während die Territorien TA und T1 ausschließlich bei der Segregation nach Tonhöhe stärker involviert waren. Auf der Grundlage einer detaillierten Analyse der Aktivierungskarten konnte der tonhöhen-spezifische Effekt im lateralen Teil der anteromedialen und posterolateralen Flanke des Heschl'schen Gyrus lokalisiert werden.

Eine spezielle Fragestellung bei der Gegenüberstellung unterschiedlicher Aspekte der Verarbeitung in komplexen Hörsituationen war auf das Assoziationsareal TA gerichtet, dem in Vorstudien eine Funktion in Aufgaben zur Vordergrund-Hintergrund-Trennung zugesprochen wurde. Eine spezifische Funktion dieses Areals in Bezug auf die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Aspekte der simultanen Maskierung und des sequentiellen Gruppierens konnte nicht bestätigt werden. Vielmehr konvergieren die Ergebnisse aller drei Studie darin, dass dieses Territorium eine spezifische Funktion in der Verarbeitung von Tonhöhe zu haben scheint.

2. Einleitung

2.1. Auditive Wahrnehmung in komplexen akustischen Situationen - der „Cocktail Party-Effekt“

In alltäglichen Situationen sind wir häufig von einer Vielzahl akustischer Reize umgeben, die von unterschiedlichen Quellen erzeugt werden. Ein klassisches Beispiel für solche komplexen akustischen Situationen ist die Hörumgebung während einer Cocktail Party. Cherry (1953) nutzte diesen Vergleich in seinen Untersuchungen zum Erkennen von Gesprochenem in dichotischen Hörtests, bei denen unterschiedliche sprachliche Äußerungen auf beiden Ohren simultan präsentiert wurden. Seitdem wird die Fähigkeit, Störgeräusche unterdrücken und nur bestimmten Zielreizen folgen zu können, als „Cocktail-Party-Effekt“ bezeichnet. Akustische Reize sind durch bestimmte Spektren, Intensitäten und Positionen in Raum und Zeit gekennzeichnet. Anhand dieser spezifischen Merkmale ist deren Trennung in komplexen akustischen Situationen möglich (Yost, 1991). Daneben wird die Wahrnehmung eines Zielreizes auch durch die Art (dynamisch, informationell) und Stärke der Verdeckung (Maskierung) durch interferierende Reize beeinflusst (Brungart, 2001; Yost, 1991). Ansätze, die über die Mustererkennung hinaus aus einer mehr kognitiven Perspektive die Wahrnehmung in komplexen akustischen Situationen betrachten, sind das Konzept der „selektiven Aufmerksamkeit“ (Bronkhorst, 2000; Cherry, 1953; Hillyard et al., 1973; Wood and Cowan, 1995) und der „auditorischen Szenenanalyse“ („auditory scene analysis“) von Albert S. Bregman (1990). Da der experimentelle Hauptansatz der vorliegenden Arbeit auf dem letztgenannten Konzept beruht, soll er im nächsten Abschnitt näher erläutert werden.

2.2. Das Konzept der auditorischen Szenenanalyse nach Albert S. Bregman

Mit dem Konzept der auditorischen Szenenanalyse beschrieb Bregman (1990) auf der Grundlage fremder und eigener Vorarbeiten Gesetzmäßigkeiten der auditiven Wahrnehmung. Ausgangspunkt seiner Überlegungen war, dass einzelne akustische Reize in Sinn tragende Einheiten gruppiert werden müssen, um die Hörumgebung

verstehen zu können. Er lehnte sich dabei an die von der Gestaltpsychologie definierten Gesetze der visuellen Wahrnehmung an (siehe z.B. Köhler, 1971). Die zentrale Idee der Gestaltpsychologie ist das Ganzheitlichkeits- bzw. Übersummativitätsprinzip, das besagt, dass die ganze „Gestalt“ eines visuellen Objektes mehr als die Summe seiner Einzelteile ist. Dem Wahrnehmen eines visuellen Objektes liegen bestimmte Gesetze zugrunde, wie z.B. das der Nähe und Ähnlichkeit. Dieses Gesetz hat nach Bregman auch eine zentrale Funktion in der auditiven Wahrnehmung. Aufeinander folgende akustische Reize werden aufgrund von zeitlicher Nähe und Ähnlichkeit in den auditiven Merkmalen, z.B. der Tonhöhe, der Klangfarbe, der räumlichen Lokalisation, zu einer Sinn tragenden perzeptuellen Einheit, einem auditorischen „Stream“ mit bestimmter Tonhöhe, bestimmter Klangfarbe usw. sequentiell gruppiert und einer bestimmten Quelle zugeordnet. Dies führt gleichzeitig zur Abtrennung von konkurrierenden Streams mit anderen Merkmalsausprägungen. Dieses „sequentielle Gruppieren“ („sequential grouping“) ist eine Form des von Bregman als „auditorische Stream Segregation“ („auditory stream segregation“) bezeichneten Prozesses der Bildung und Trennung von auditiven Objekten. Dazu komplementär definierte Bregman das Gruppieren gleichzeitig auftretender akustischer Ereignisse als „simultanes Gruppieren“ („simultaneous grouping“), auf das jedoch nicht weiter eingegangen werden soll, da es nicht Gegenstand der Betrachtung der vorliegenden Arbeit war.¹

Das sequentielle Gruppieren findet z.B. beim Verfolgen eines Instrumentes im Orchester oder eines Sprechers in störgeräuschbehafteter Umgebung statt. Sequentielle Elemente, die durch ein Instrument (Töne, musikalische Phrasen) oder einen Sprecher (Phoneme, Silben, Wörter, Sätze) erzeugt werden, werden aufgrund von Ähnlichkeiten in z.B. der Klangfarbe (spezifischer Instrumentenklang; Klang der Stimme) oder der Tonhöhe (Melodielinie; Sprechstimmlage) gruppiert.

Zur experimentellen Untersuchung des sequentiellen Gruppierens werden Sequenzen aus A- und B-Tönen verwendet, die entweder in dem von van Noorden (1975) eingeführten Triplet-Paradigma (ABA_) oder dem von Miller und Heise (1950)

¹ Bregman grenzt das simultane Gruppieren konzeptuell von simultaner Maskierung ab, wie es auch hier in Studie I untersucht wurde. Ein kritischer Unterschied zwischen diesen beiden Phänomenen ist, dass ein Hörer bei Maskierungsexperimenten nur entscheiden muss, ob ein Zielreiz neben dem Maskierer auftritt, nicht aber dessen Qualität bestimmen muss. Die Detektion eines Zielreizes beruht darauf, dass dieser die Qualität des Maskierers verändert.

eingeführten Alternations-Paradigma (ABAB) angeordnet sind. Das sequentielle Gruppieren ist für unterschiedliche Stimulusparameter (z.B. Grundfrequenz, zeitliche Einhüllende, Phasenspektrum harmonischer Tonkomplexe) beschrieben (für eine Übersicht siehe Moore and Gockel, 2002). Für die Verwendung von A- und B-Tönen mit unterschiedlicher Grundfrequenz können in Abhängigkeit vom Frequenzabstand (ΔF) und von der Präsentationsrate drei perzeptuelle Bereiche unterschieden werden, die durch die „Trennungsgrenze“ und die „Kohärenzgrenze“ bestimmt sind (van Noorden, 1975). Unterhalb der Trennungsgrenze wird die Sequenz aus A- und B-Tönen als eine einzelne Reihe alternierender Töne wahrgenommen. Diese Form des Perzeptes wird als „Integration“ bezeichnet. Oberhalb der Kohärenzgrenze werden die Sequenzen als zwei nach A- und B-Tönen getrennte Tonreihen wahrgenommen; das Perzept wird als „Segregation“ bezeichnet. Zwischen den beiden Grenzen liegt der ambigüe Bereich, in dem beide Perzepte möglich sind und deren Auftreten durch Aufmerksamkeit und Instruktion beeinflussbar ist. In der Literatur wird diskutiert, ob ambigüe Stimulationssequenzen persistente Perzepte erzeugen oder, analog zu bistabilen Phänomenen in der visuellen Wahrnehmung, kontinuierliche Wechsel zwischen den Perzepten erfolgen (Denham and Winkler, 2006; Moore and Gockel, 2002; Pressnitzer and Hupe, 2006; van Noorden, 1975). Wahrnehmungsprozesse, die durch Aufmerksamkeit, Wissen oder Erfahrung des Hörers mit beeinflusst werden, bezeichnet Bregman als „Schema-Geleitet“ und grenzt diese von jenen ab, die primär von den akustischen Parametern abhängig sind. Er schränkt das Auftreten beider Formen jedoch dahingehend ein, dass bei der auditiven Wahrnehmung immer beide Prozesse vorkommen, die zum Teil schwer voneinander abzugrenzen sind. In Abhängigkeit vom Hörer und der Hörsituation sind diese Prozesse unterschiedlich stark ausgeprägt.

Das Phänomen der auditorischen Stream Segregation ist nicht nur durch psychoakustische Studien am Menschen beschrieben, sondern auch an anderen Spezies, wie z.B. dem Japanischen Affen (Izumi, 2002), dem Europäischen Staren (MacDougall-Shackleton et al., 1998) und dem Goldfisch (Fay, 1998). Verschiedene Tiermodelle wurden bereits dazu genutzt, die neuronale Basis für dieses Phänomen zu beschreiben.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit sollten mittels funktioneller Magnetresonanztomographie neuronale Korrelate der speziellen Form des sequentiellen Gruppierens im AC des Menschen untersucht werden (siehe

Abschnitte 2.6. und 2.7.). Da ausschließlich das sequentielle Gruppieren Gegenstand der vorliegenden Arbeit war, und zum anderen in der Literatur häufig synonym für das „sequentielle Gruppieren“ der Oberbegriff „auditorische Stream Segregation“ Verwendung findet, wird dieser im Folgenden als Bezeichnung übernommen. Der nächste Abschnitt soll eine Einführung in neurowissenschaftliche Arbeiten zum Thema geben.

2.3. Neuronale Korrelate von auditorischer Stream Segregation

Das perzeptuelle Phänomen der auditorischen Stream Segregation ist in den vergangenen Jahren zum Gegenstand neurowissenschaftlicher Untersuchungen an Tieren mittels neuronaler Ableitungen und am Menschen unter Verwendung bildgebender, nicht invasiver Methoden geworden (für eine Übersicht siehe Carlyon, 2004; Micheyl et al., 2007; Snyder and Alain, 2007). Ergänzend dazu wurden theoretische Modelle entwickelt, die datengeleitet oder vorhersageorientiert abzubilden suchten, wie auditorische Systeme konkurrierende akustische Reize trennen, und welche Stufen der auditorischen Verarbeitung dabei involviert sind (für eine Übersicht siehe Denham and Winkler, 2006). Die vorliegende Arbeit untersuchte die Verarbeitung von auditorischer Stream Segregation auf der Ebene der kortikalen Verarbeitung. Im Folgenden wird in Arbeiten eingeführt, die ebenfalls diese Verarbeitungsstufe untersuchten.

Mit Ausnahme einer aktuellen Studie (Itatani and Klump, 2009), in der amplitudenmodulierte Sinustöne verwendet wurden, nutzen alle neurowissenschaftlichen Untersuchungen in den oben beschriebenen experimentellen Paradigmen A- und B-Töne, die sich in der Frequenz/Grundfrequenz unterschieden. Die elektrophysiologischen Untersuchungen am primären AC bzw. äquivalenter Areale verschiedener Spezies (Affen, Fledermaus, Vögel) zeigten übereinstimmend, dass sich die perzeptuelle Organisation einer Tonsequenz in der relativen Stärke der neuronalen Antwort auf einzelne Töne dieser Tonsequenz widerspiegelt (Bee and Klump, 2004, 2005; Fishman et al., 2004; Fishman et al., 2001; Kanwal et al., 2003). Bei Parameterkombinationen, die beim Menschen beide Perzepte (ambiguer Bereich) oder ausschließlich die Wahrnehmung einer integrierten Tonreihe hervorrufen, war die Stärke der neuronalen Antwort auf den

Ton mit Bestfrequenz und Nicht-Bestfrequenz ähnlich. Wurden Frequenzabstand und Präsentationsrate so gewählt, dass sie entsprechend oder oberhalb der für den Menschen psychoakustisch definierten Kohärenzgrenze (Segregation) lagen, so schwächte sich die Antwort auf den Ton mit der Nicht-Bestfrequenz des abgeleiteten Neurons bzw. der Neuronenpopulation ab. Dieses neuronale Antwortverhalten kann durch Mechanismen wie der Frequenzabstimmung der Neurone, physiologischer Vorwärtsmaskierung (Brosch and Schreiner, 1997) und langsamer frequenzspezifischer Anpassung von Neuronen (Ulanovsky et al., 2004) erklärt werden. Es ist jedoch nicht eindeutig geklärt, ob die Unterschiede im neuronalen Verhalten auf die unterschiedlichen Stimulusparameter oder das Vorliegen unterschiedlicher Perzepte zurückzuführen ist. Micheyl et al. (2005) umgingen die Problematik variierender Stimulusparameter, indem sie den „build-up“ von auditorischer Stream Segregation untersuchten, die Phase nach Beginn der Präsentation einer Tonsequenz, in der die Wahrnehmung einer integrierten Tonreihe zur Wahrnehmung von zwei segregierten Tonreihen wechselt. Sie führten mit identischem Stimulusmaterial sowohl ein psychoakustisches Experiment am Menschen als auch ein elektrophysiologisches Experiment am Affen durch. Das Auftreten von Segregation im psychoakustischen Experiment am Menschen korrelierte mit der bekannten Verstärkung des Kontrastes der neuronalen Antworten auf die A- und B-Töne.

Zusammengefasst konnten die tierexperimentellen Untersuchungen neuronale Korrelate der perzeptuellen Organisation von Tonsequenzen auf frühen Verarbeitungsstufen im primären AC zeigen. Die Untersuchungen lassen jedoch die Frage ungeklärt, ob und welchen Einfluss höhere Verarbeitungsprozesse in sekundären auditorischen Arealen auf die Wahrnehmung speziell im ambigen Bereich haben. Ein weiterer kritischer Punkt bei der Bewertung der Ergebnisse tierexperimenteller Untersuchungen ist, dass eine Übereinstimmung zwischen der Wahrnehmung des Menschen und dem verwendeten Tiermodell vorausgesetzt wird. Psychoakustische Studien am Japanischen Affen, am europäischen Staren und am Goldfisch (Fay, 1998; Izumi, 2002; MacDougall-Shackleton et al., 1998) haben zwar grundsätzlich gezeigt, dass auch bei anderen Spezies als dem Menschen auditorische Stream Segregation stattfindet. Ergebnisse neuronaler Ableitungen im Feld L2 des auditorischen Vorderhirns des Europäischen Staren deuten jedoch auch auf eine speziesspezifische Ausprägung der Wahrnehmung hin (Bee and Klump,

2004). Eine Möglichkeit, das aktuelle Perzept in tierexperimentellen Versuchen zu kontrollieren, ist die visuelle Beeinflussung der Wahrnehmung einer ambigen Tonsequenz (Rahne et al., 2007; Rahne et al., 2008). Dieser Ansatz wurde bisher jedoch nur auf seine grundsätzliche Anwendbarkeit geprüft.

Am Menschen wurde mittels verschiedener bildgebender Methoden auditorische Stream Segregation in unterschiedlichen perzeptuellen Bereichen untersucht. Schwerpunkt der Arbeiten war sowohl die Beschreibung von neuronalen Korrelaten als auch die Einordnung von auditorischer Stream Segregation innerhalb hierarchischer Verarbeitungsprozesse.

Einen großen Komplex von Arbeiten zum Thema bilden EEG- und MEG-Studien, die Mismatch Negativity (MMN) Paradigmen benutzten. Der Vergleich zwischen den Perzepten Integration und Segregation wurde entweder unter Anpassung der Stimulusparameter entsprechend der perzeptuellen Bereiche durchgeführt (Sussman et al., 1999) oder unter Verwendung ambiguer Tonsequenzen, deren Perception durch explizite Instruktion (Sussman et al., 1998), „priming“ (Sussman and Steinschneider, 2006) oder die synchrone Präsentation visueller Stimuli (Rahne et al., 2007; Rahne et al., 2008) beeinflusst wurde. Die MMN diente in allen genannten Studien als Indikator für Segregation, da nur unter dem Vorliegen dieser perzeptuellen Organisation die Ablenker („deviants“), die eine „Mismatch“ Antwort bewirken, als solche fungieren konnten. Aufgrund der Abbildung der perzeptuellen Organisation mittels MMN wurden die zugrunde liegenden Verarbeitungsprozesse frühen, vor der MMN-Generation gelegenen Stufen der auditorischen Verarbeitung zugeordnet. Diese Interpretation der MMN ist jedoch nicht unumstritten (Snyder and Alain, 2007). Zum einen fehlt den Studien der Nachweis, dass das Erscheinen (Segregation) bzw. Ausbleiben (Integration) der MMN spezifisch auf die perzeptuelle Organisation der Tonsequenzen zurückzuführen ist. Zum anderen ist unklar, in welcher Relation die Verarbeitungsprozesse, die der perzeptuellen Organisation und der MMN-Generation zugrunde liegen, innerhalb der auditorischen Verarbeitung stehen.

In einer weiteren EEG- (Snyder et al., 2006) sowie einer MEG-Studie (Gutschalk et al., 2005) wurde der Einfluss des Frequenzabstandes zwischen Sinustönen in ABA-Sequenzen auf auditorisch evozierte Potentiale bzw. Felder untersucht. Bei größerem Frequenzabstand zwischen A- und B-Tönen kam es zu einer Erhöhung der auditorisch evozierten Potentiale P1-N1-P2 und N1c (Snyder et al., 2006) bzw.

der magnetischen Felder P1m und N1m (Gutschalk et al., 2005) auf die B-Töne. Dies korrelierte mit den Angaben der Probanden, zwei getrennte Tonreihen wahrgenommen zu haben. Ein ähnliches Ergebnis konnten Gutschalk et al. (2007) für harmonische Tonkomplexe unter Verwendung von ABBB_-Sequenzen zeigen. Die P1m Komponente des A-Tones erhöhte sich signifikant mit steigendem Abstand in der Grundfrequenz zwischen A- und B-Tönen. Gutschalk et al. (2005; 2007) und Snyder et al. (2006) vermuteten, dass die Erhöhung der Komponenten/Felder bei größerem Frequenzabstand auf reduzierte Vorwärts-Maskierung zurückzuführen ist. Als Quellen wurden in allen genannten Studien sekundäre auditorische Areale in der Nähe des Heschl'schen Gyrus angegeben. Mittels fMRT konnte eine Erhöhung der Aktivität sowohl im primären als auch im sekundären AC mit steigendem Abstand in der Frequenz/Grundfrequenz zwischen A- und B-Tönen in Segregationsparadigmen gezeigt werden (Gutschalk et al., 2007; Wilson et al., 2007). Da die Verhaltensdaten mit Vergrößerung des Frequenzabstandes einen Wechsel des dominierenden Perzeptes von einer integrierten Tonreihe zu dem zweier getrennter Tonreihen zeigten, wurde angenommen, dass die fMRT-Aktivierung die vorliegenden Perzepte widerspiegelt. Diese Schlussfolgerung kann jedoch nicht ohne Einschränkung gezogen werden, da die unterschiedlichen Perzepte durch Variation der Parameter erzeugt wurden, und ein Einfluss der variierenden Stimulusparameter auf die Aktivität nicht ausgeschlossen werden kann.

Im zweiten Experiment der EEG-Studie von Gutschalk et al. (2005) und in einer fMRT-Studie von Cusack (2005) wurden solche stimulusabhängigen Effekte ausgeschlossen, indem ambigue ABA_-Sequenzen benutzt wurden und die magnetischen Felder auf die B-Töne (Gutschalk et al., 2005) bzw. die fMRT-Aktivierung (Cusack, 2005) zwischen den Phasen der Wahrnehmung einer integrierten Tonreihe und zweier getrennter Tonreihen verglichen wurden. In dem EEG-Experiment von Gutschalk et al. (2005) hatten die Probanden die Aufgabe, während der Phasen der Wahrnehmung zweier getrennter Tonreihen die A- oder die B-Töne zu verfolgen. Die Wahrnehmung zweier getrennter Tonreihen führte im Vergleich zur Wahrnehmung einer integrierten Tonreihe zu einer Erhöhung der N1m Amplitude. Bei den Probanden, die die B-Töne verfolgten, zeigte sich außerdem eine erhöhte Amplitude der P1m. Die Quellen der Dipole lagen, wie oben bereits für das erste Experiment beschrieben, in sekundären auditorischen Arealen. Im Gegensatz dazu konnte Cusack (2005) mittels fMRT nur außerhalb des AC, im *Sulcus*

intraparietalis, Aktivierungsunterschiede zwischen den beiden möglichen Perzepten finden. Auch in der fMRT-Studie von Rahne et al. (2008), in der die Wahrnehmung ambiguer Tonsequenzen (ABAB) durch visuelle Stimulation beeinflusst wurde, zeigten sich zwischen der Integrations- und der Segregationsbedingung im Gruppenmittel keine Aktivierungsunterschiede im AC.

Zusammengefasst kann gesagt werden, dass die humanexperimentellen Untersuchungen ergänzend zu den Befunden der tierexperimentellen Untersuchungen in primären auditorischen Arealen Hinweise auf eine Repräsentation der perzeptuellen Organisation von alternierenden Tonsequenzen in sekundären auditorischen Arealen geben. Die aus dem Kontext der beschriebenen Literatur entstandenen Ziele und experimentell-methodischen Schlussfolgerungen für die vorliegende Arbeit werden in den folgenden Abschnitten erläutert.

2.4. Hauptziel der Arbeit

Die vorliegende Arbeit untersuchte mittels fMRT, wie einzelne Aspekte der auditiven Wahrnehmung in Cocktail-Party-Situationen im AC des Menschen repräsentiert sind. Der experimentelle Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit lag auf dem Konzept der auditorischen Szenenanalyse nach Albert S. Bregman (Bregman, 1990), das sich in den letzten Jahren in der Psychoakustik als ein grundlegender Erklärungsansatz des Cocktail-Party-Effekts etabliert hat. Im Speziellen sollte unter Verwendung des experimentellen Alternations-Paradigmas (ABAB) die kortikale Repräsentation des sequentiellen Gruppierens als eine spezielle Form von auditorischer Stream Segregation untersucht werden. Alle bisherigen neurowissenschaftlichen Studien zu diesem Thema nutzten A- und B-Töne mit unterschiedlicher Tonhöhe. In der vorliegenden Arbeit wurde ein experimentelles Paradigma benutzt, mit dem auditorische Stream Segregation basierend auf Ähnlichkeiten in der Klangfarbe (Studie II) und in der Tonhöhe (Studie III) untersucht wurde. Unter der Verwendung eines identischen Paradigmas mit unterschiedlichen Stimulusmerkmalen sollte die Hypothese überprüft werden, dass einzelne Areale im AC des Menschen eine spezifische Funktion bei auditorischer Stream Segregation besitzen und dies unabhängig vom verwendeten auditiven Merkmal. Zum anderen konnte überprüft werden, welchen spezifischen Einfluss die Stimulusmerkmale auf die Aktivierung im

AC des Menschen während der Durchführung einer Segregationsaufgabe haben. Experimentell-methodisch wurde ein Ansatz gewählt, der das aktive Trennen ambiguer Alternationssequenzen verlangte, die eine geringe, normalen Sprechraten ähnliche (<10 Hz) Präsentationsrate aufwiesen. Dieser Ansatz wurde zum einen gewählt, da andere Studien gezeigt hatten, dass weder das Wissen über die möglichen Perzepte noch eine parallele visuelle Stimulation ausreichen, um eine segregationsspezifische Aktivierung im AC beobachten zu können (Cusack, 2005; Rahne et al., 2008). Zum anderen stützte sich der aktive Versuchsansatz auf die Hypothese, dass akustische Reize aufgabenspezifisch im AC repräsentiert sind (Scheich et al., 2007). Darüber hinaus war mit der Wahl eines aktiven Paradigmas eine Annäherung an natürliche, komplexe Hörsituationen gegeben, in denen Zielreize bewusst separiert und verfolgt werden.

In Abgrenzung zu den Studien II und III, die die kortikale Verarbeitung sequentieller, nicht simultaner akustischer Reize zum Gegenstand hatten, wurde in Studie I die kortikale Verarbeitung eines akustischen Reizes bei simultaner Maskierung untersucht. Als akustischer Zielreiz wurde entsprechend den Studien II und III ein harmonischer Tonkomplex gewählt, der mit Weißem Rauschen in unterschiedlichen Pegeln (SPL) maskiert wurde. Weißes Rauschen wurde als Maskierer benutzt, da es ein temporal und spektral unspezifischer, breitbandiger Störreiz ist, der als solcher auch in audiometrischen und psychophysikalischen Untersuchungen verwendet wird. Eine spezifische Fragestellung, die mit der Gegenüberstellung der Verarbeitung simultaner und nicht simultaner akustischer Reize verfolgt wurde, richtete sich auf die Funktion des Territoriums TA auf dem *Planum polare*. In vorhergehenden Studien wurde diesem Territorium eine Funktion bei Vordergrund-Hintergrund-Unterscheidungen zugesprochen, die sowohl sequentielles Gruppieren als auch das Trennen simultaner akustischer Reize erfordern (Brechmann et al., 2002; Scheich et al., 1998). Die separate Untersuchung dieser beiden Aspekte sollte zur Klärung der Funktion dieses Areals beitragen.

Die spezifischen Ziele und Hypothesen der einzelnen Studien werden im Folgenden näher erläutert.

2.5. Ziel der Studie I: Simultanes Maskieren

In Studie I sollte untersucht werden, welche Areale des AC in die Verarbeitung eines mit Weißem Rauschen maskierten harmonischen Tonkomplexes involviert sind. Im Speziellen sollte mit Hilfe eines parametrischen Paradigmas überprüft werden, welchen Einfluss die Stärke der Maskierung auf die Aktivierung im AC hat.

Neurophysiologisch führt die Maskierung von Sinustönen mit kontinuierlichem breitbandigem Rauschen im Kortex zur Adaptation der neuronalen Antwort auf die Sinustöne mit einer Erhöhung des Schwellenwertes und einer Verschiebung des dynamischen Antwortbereiches in Richtung höherer Pegel (SPL) (Phillips, 1990; Phillips and Cynader, 1985). Unter der Voraussetzung, dass neuronale Aktivität in der BOLD-Antwort abgebildet ist (Heeger and Ress, 2002; Logothetis, 2003; Nair, 2005), sollte sich bei steigender Stärke der Maskierung eine Verringerung der BOLD-Antwort bzw. der Anzahl aktivierter Voxel zeigen. Ernst et al. (2008) konnten dies mittels einer fMRT-Studie am Menschen unter Verwendung eines Sinustones als Zielreiz und von breitbandigem Rauschen als Maskierer zeigen. Andererseits zeigen Studien zum Einfluss von breitbandigem Rauschen auf die kortikale Verarbeitung von Sprachstimuli ein differenzierteres Bild (Müller-Gass et al., 2001; Scott et al., 2004; Shtyrov et al., 1998; Shtyrov et al., 1999). Mit steigender Stärke der Maskierung wurde sowohl eine Erhöhung (Scott et al., 2004) als auch eine Verringerung der Aktivität (Binder et al., 2004; Müller-Gass et al., 2001) beschrieben. Die Studien von Shtyrov et al. (1998; 1999) zeigten ein differenziertes Bild der Veränderung der Aktivität unter dem Einfluss der Maskierung. In der für die Sprachverarbeitung spezialisierten, linken Hemisphäre bewirkte die Maskierung im Vergleich zur unmaskierten Stimuluspräsentation eine Verringerung und in der nicht spezialisierten rechten Hemisphäre eine Erhöhung der Aktivität. Einen ähnlichen Effekt beobachteten Müller-Gass et al. (2001) als Trend mit einer stärkeren Reduktion der Aktivität in der linken im Vergleich zur rechten Hemisphäre bei steigender Stärke der Maskierung.

Auf der Grundlage der genannten Befunde wurde für Studie I die Annahme abgeleitet, dass die Maskierung des harmonischen Tonkomplexes mit Weißem Rauschen im Vergleich zur unmaskierten Präsentation zu einer Verringerung der Aktivierung im AC führt, und diese Aktivierung mit steigendem Pegel (SPL) des Weißes Rauschens abnimmt. Von dieser Annahme ausgenommen wurde das Territorium TA. Wie oben bereits beschrieben, gibt es Hinweise für eine spezifische Funktion dieses Areals in Vordergrund-Hintergrund-Unterscheidungen. Im Speziellen

wurde in der fMRT-Studie von Brechmann et al. (Brechmann et al., 2002) eine selektive Erhöhung der Aktivierung beim schlechtesten Signal-Rausch-Verhältnis zwischen Zielreiz und Hintergrundreiz gefunden. Für das Territorium TA wurde daher die Hypothese abgeleitet, dass es bei zunehmender Stärke der Maskierung zu einer Aktivierungserhöhung kommt. Hemisphärenspezifische Effekte der Verarbeitung des maskierten bzw. unmaskierten harmonischen Tonkomplexes wurden nicht erwartet. Diese Annahme stützt sich darauf, dass die Verarbeitung grundlegender akustischer Merkmale in den AC beider Hemisphären repräsentiert ist, und spezifische Funktionen der Hemisphären in Abhängigkeit von den Anforderungen der Aufgabe bestehen (Brechmann and Scheich, 2005; Johnsrude et al., 2000; Scheich et al., 2007; Wetzell et al., 2008; Zatorre and Gandour, 2008). Es wurde angenommen, dass die einfache Identifikationsaufgabe in Studie I keiner hemisphärenspezifischen Verarbeitung bedarf.

Alternativ zur Annahme einer Abbildung der Verarbeitung des Zielreizes in der Aktivierung der AC wurde die Hypothese einer Abhängigkeit der Aktivierung vom Pegel (SPL) des Weißen Rauschens getestet. Zur Überprüfung dieser Annahme wurde das Weiße Rauschen separat in den einzelnen Pegeln (SPL) präsentiert, in denen es auch als Maskierer verwendet wurde. Sigalovsky and Melcher (2006) konnten in ihrer fMRT-Studie für Weißes Rauschen einen Anstieg der Aktivierung mit steigendem Pegel (SPL) zeigen, der in vorhergehenden Studien bereits für andere akustische Stimuli, wie Sinustöne, harmonische Tonkomplexe und frequenzmodulierte Töne (FM) beschrieben wurde (Brechmann et al., 2002; Hall et al., 2001; Hart et al., 2002; Jäncke et al., 1998). Die Ergebnisse von Brechmann et al. (Brechmann et al., 2002) deuten außerdem darauf hin, dass sich auditorische Areale in der Pegelabhängigkeit (SPL) ihrer Aktivierung unterscheiden. Dies wurde als Hypothese für Studie I übernommen.

2.6. Ziel der Studie II: Auditorische Stream Segregation basierend auf Klangfarbe

In Studie II wurde untersucht, welche Areale des AC des Menschen bei auditorischer Stream Segregation basierend auf Ähnlichkeiten in der Klangfarbe involviert sind. Neurowissenschaftliche Studien zu den neuronalen Korrelaten von auditorischer Stream Segregation benutzten bisher ausschließlich das Merkmal Tonhöhe. Dem

steht eine breite psychoakustische Literatur gegenüber, die verschiedene Merkmale und Faktoren beschreibt, auf denen auditorische Stream Segregation basiert bzw. die es beeinflussen können (für eine Übersicht siehe Moore and Gockel, 2002). Die Klangfarbe ist eines der Merkmale, dessen Wirksamkeit in experimentellen Paradigmen zur auditorischen Stream Segregation psychoakustisch belegt ist (Cusack and Roberts, 2000; Iverson, 1995; Singh, 1987; Singh and Bregman, 1997). Sie ist eine mehrdimensionale Eigenschaft harmonischer Tonkomplexe, die durch das Schallspektrum, den zeitlichen Verlauf des Spektrums und dessen Energieschwerpunkt bestimmt ist, und die den spezifischen Klang einer Sprecherstimme oder eines Musikinstrumentes bewirkt (Neppert, 1999). Die neuronale Verarbeitung des Merkmales Klangfarbe wird überwiegend der rechten Hemisphäre zugeordnet (für eine Übersicht siehe Samson, 2003). Da keine Vergleichsarbeiten zur auditorischen Stream Segregation basierend auf Klangfarbe existieren, dienten die Befunde zur neuronalen Verarbeitung von Klangfarbe als Grundlage für die Hypothesenbildung. Es wurde angenommen, dass die Verarbeitung des Merkmales Klangfarbe zu einer erhöhten Aktivierung der rechten Hemisphäre bzw. des rechten AC führt.

Das zweite Ziel der Studie II resultierte aus dem Konzept der vorliegenden Arbeit, ein experimentelles Paradigma unter Verwendung zweier unterschiedlicher Stimulusmerkmale zu gebrauchen. Die dadurch gegebene Vergleichbarkeit der Studien II und III ermöglichte es, Aussagen über die merkmalsunabhängige Repräsentation von auditorischer Stream Segregation im AC des Menschen treffen zu können.

2.7. Ziel der Studie III: Auditorische Stream Segregation basierend auf Tonhöhe

In Studie III wurde untersucht, welche Areale des AC des Menschen bei auditorischer Stream Segregation basierend auf Ähnlichkeiten in der Tonhöhe involviert sind. Die Tonhöhe wurde als Gruppierungsmerkmal eingeführt, um die eigenen Ergebnisse in den Kontext anderer neurowissenschaftlicher Arbeiten zum Thema stellen zu können, in denen ausschließlich dieses Merkmal verwendet wurde. In verschiedenen bildgebenden Studien am Menschen wurde die Beteiligung von sekundären Arealen des AC (Gutschalk et al., 2005; Gutschalk et al., 2007; Snyder

et al., 2006; Wilson et al., 2007) als auch Regionen außerhalb des AC (Cusack, 2005) berichtet. Die Studien, die eine Beteiligung des AC beschreiben, unterscheiden sich jedoch in Bezug auf den Beitrag der Hemisphären an der Verarbeitung. Es wurde sowohl eine Gleichbeteiligung der AC beider Hemisphären (Gutschalk et al., 2005; Wilson et al., 2007) als auch die Dominanz der rechten Hemisphäre (Snyder et al., 2006) gezeigt. Die Hypothese der Studie III war daher, dass auditorische Stream Segregation basierend auf Tonhöhe einen Einfluss auf die Aktivierung der AC beider Hemisphären oder vorwiegend der rechten Hemisphäre hat.

Das zweite Ziel der Studie III entspricht dem zweiten Ziel der Studie II. Der Vergleich beider Studien sollte Aussagen über die merkmalsunabhängige Repräsentation von auditorischer Stream Segregation im AC des Menschen ermöglichen.

Für die Studie III der vorliegenden Arbeit ergab sich ein weiteres Ziel nach der Erhebung der Daten, mit der Sichtung der funktionellen Aktivierungen. Es zeigten sich bei allen Probanden entlang des Heschl'schen Gyrus in den Territorien T1 und T2 des linken AC deutlich abgetrennte Aktivierungscluster. Anatomische und funktionelle Daten von Primaten und Menschen geben Hinweise auf eine weitere funktionelle Unterteilung in primäre und sekundäre auditorische Felder entlang des Heschl'schen Gyrus (Formisano et al., 2003; Hackett et al., 2001; Hashimoto et al., 2000; Liegeois-Chauvel et al., 1994; Morel et al., 1993; Morosan et al., 2005; Morosan et al., 2001; Rivier and Clarke, 1997; Wallace et al., 2002). In Studie III sollte daher auf der Grundlage distinkter Aktivierungscluster eine weitere funktionelle Parzellierung der vordefinierten Territorien T1 und T2 des linken AC durchgeführt werden. Es wurde die Hypothese überprüft, dass die einzelnen Subterritorien des linken AC in unterschiedlich starkem Maße an der Verarbeitung von auditorischer Stream Segregation beteiligt sind.

3. Material und Methode

3.1. Methodische Grundlagen

3.1.1. Das Prinzip der Magnetresonanztomographie

Die Magnetresonanztomographie beruht auf dem Prinzip der Kernspinresonanz. Atomkerne mit ungeraden Protonen- und/oder Neutronenzahlen besitzen einen Eigendrehimpuls (Kernspin) und damit ein magnetisches Dipolmoment. So besitzt z.B. der Wasserstoffatomkern ein relativ großes magnetisches Moment. Dies wird im Speziellen für die Bildgebung am Menschen genutzt.

In einem statischen Magnetfeld (B_0) richten sich Dipole parallel oder antiparallel zu diesem Feld aus. Da die parallele Dipolausrichtung überwiegt, kommt es zu einer messbaren Längsmagnetisierung in Richtung des statischen Magnetfeldes. Zusätzlich zu dieser Ausrichtung präzessionieren die Dipole mit einer spezifischen Frequenz, die von der Magnetfeldstärke und der Art des Atomkernes abhängig ist und als Larmorfrequenz bezeichnet wird. Wird mit einer Frequenz, die der Larmorfrequenz entspricht, ein elektromagnetischer Hochfrequenzpuls senkrecht zum Magnetfeld eingestrahlt, wird die Ausrichtung der Dipole kurzzeitig gestört. Außerdem wird dadurch die vorher ungeordnete Präzession der Dipole synchronisiert. Sie präzessionieren phasenkohärent und es entsteht eine transversale Magnetisierung (Quermagnetisierung).

Die Bewegung der Spins bei den Übergängen zwischen den verschiedenen Ausrichtungen induziert eine Spannung in der Empfangsspule, das Magnetresonanz-Signal.

Nach Beendigung des Hochfrequenzpulses kehren die Dipole wieder in ihren Gleichgewichtszustand zurück. Dies wird als Relaxation bezeichnet und mit den Zeitkonstanten T_1 und T_2 beschrieben. Die Zeitkonstante T_1 , die als spin-Gitter- oder longitudinale Relaxationszeit bezeichnet wird, beschreibt die Zeit für das Wiederausrichten der Dipole entlang des statischen Magnetfeldes und ist erreicht, wenn nach einem Hochfrequenzpuls von 90 Grad 63 Prozent der Längsmagnetisierung wiederhergestellt ist. Die Zeitkonstante T_2 , die als Spin-Spin- oder transversale Relaxationszeit bezeichnet wird, ist die Zeit, mit der die synchron präzessionierenden Dipole auseinander laufen und wieder ungeordnet präzessionieren.

Sie ist erreicht, wenn die Transversalmagnetisierung auf 37 Prozent ihres Ausgangswertes zurückgegangen ist. Aufgrund von Inhomogenitäten des statischen Magnetfeldes fällt die Transversalmagnetisierung jedoch schon nach einer kürzeren Zeit ab, die als T_2^* bezeichnet wird. Die transversale und die longitudinale Magnetisierung verändern sich nicht in gleichem Maße. Die transversale Magnetisierung nimmt wesentlich schneller ab, als die longitudinale Magnetisierung wieder zunimmt.

Die Relaxationszeiten sind spezifisch für einzelne Gewebe. So sind sowohl die transversale als auch die longitudinale Relaxationszeit in Geweben mit höherem Flüssigkeitsanteil länger als in Geweben mit geringerem Flüssigkeitsanteil.

Die Gewichtung der unterschiedlichen Zeitkonstanten kann messtechnisch durch die Wahl der Repetitionszeit (TR) und der Echozeit (TE) beeinflusst werden. TR ist die Zeit zwischen zwei aufeinander folgenden Anregungen derselben Schicht. TE ist die Zeitspanne, die von der Anregung bis zur Messung des MR-Signals verstreicht. Je kürzer TR gewählt wird, desto stärker sind die Bilder T_1 -gewichtet; je länger TE gewählt wird, desto stärker sind die Bilder T_2 -gewichtet.

Zur Ortskodierung des gemessenen Signals wird die Abhängigkeit der Larmorfrequenz von der Feldstärke ausgenutzt. Durch zusätzliche Magnetfelder entlang der drei Raumrichtungen erfolgt eine Frequenz- und Phasenkodierung, mittels derer die Rekonstruktion eines Bildes aus dem Signal möglich ist.

3.1.2. Das Prinzip der funktionellen Magnetresonanztomographie

Die funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRT) ist ein bildgebendes Verfahren mittels dessen neuronale Aktivität indirekt gemessen werden kann. Grundlage dieser Methode ist der BOLD-Effekt (Blood Oxygen Level Dependent) (Ogawa et al., 1992), dem die unterschiedlichen magnetischen Eigenschaften von Deoxyhämoglobin und Oxyhämoglobin zugrunde liegen. Veränderungen des Oxygenierungszustandes des Blutes führen zu Signalveränderungen in fMRT-Bildern.

Aktivierte Hirnareale benötigen mehr Energie und verbrauchen deshalb mehr Sauerstoff und Glukose. Um diesen Bedarf abzudecken, steigen in neuronal aktiven Bereichen der regionale Blutfluss, das regionale Blutvolumen und der regionale Gehalt an oxygeniertem Hämoglobin (neurovaskuläre Kopplung bzw.

hämodynamische Antwort). Der erhöhte Sauerstoffbedarf wird durch diesen zusätzlichen Blutregulationsmechanismus überkompensiert. Kurze Zeit später kommt es zu einer lokalen Erhöhung der Oxyhämoglobin-Konzentration und –Menge in neuronal aktiven Bereichen. Oxygeniertes Hämoglobin ist diamagnetisch und beeinflusst deshalb wenig die Feldlinien des Magnetfeldes B_0 . Deoxygeniertes Hämoglobin dagegen ist paramagnetisch und bewirkt deshalb lokale kleine Magnetfeldinhomogenitäten. Diese Magnetfeldinhomogenitäten beschleunigen das Dephasieren der Dipole. Durch die Abnahme der lokalen Deoxyhämoglobin-Konzentration in aktivierten Hirnregionen verringert sich die Anzahl dieser kleinen Magnetfeldinhomogenitäten. Als Resultat dephasieren die Dipole langsamer, und aktivierte Regionen zeigen deshalb in T_2^* -gewichteten Sequenzen einen Signalanstieg gegenüber nicht aktivierten Regionen. Dieser Signalanstieg zeigt sich als Grauwertveränderung in den funktionellen Bildern.

Bisher gibt es kein exaktes Verständnis der hämodynamischen Antwort (Hess et al., 2000). Es wird ein Dreiphasenmodell angenommen, das sich in Anstiegsphase, Plateauphase und Abfallphase gliedert. Nach anfänglich kurzem Abfall steigt die Signalintensität in der Anstiegsphase steil an, erreicht dann nach etwa 6 bis 9 Sekunden ein Plateau und fällt 10 bis 20 Sekunden nach Stimulusende wieder auf das Anfangsniveau ab. Aufgrund dieser Trägheit der hämodynamischen Antwort bietet die funktionelle Kernspintomographie nur eine geringe zeitliche Auflösung. Demgegenüber ermöglicht sie jedoch eine genaue räumliche Lokalisation neuronaler Aktivität.

Die Rohdaten einer fMRT-Messung werden nach der Fourier-Transformation in einer Rohdatenmatrix angeordnet. Diese Anordnung nennt man k-Raum; dessen Achsen bezeichnen bestimmte Ortsfrequenzen. Niedrige Ortsfrequenzen, die sich nahe dem Mittelpunkt des k-Raumes befinden, enthalten Kontrastinformationen des Bildes. Hohe Ortsfrequenzen werden im äußeren Bereich des k-Raumes abgebildet und enthalten Informationen über Ränder, Kantenübergänge und Umrisse. Bei der Aufnahme einer Bildzeitreihe, wie sie in der fMRT vorgenommen wird, können die hohen Ortsfrequenzen für unterschiedliche aufeinander folgende Bilder genutzt werden, da sich die hierin enthaltenen Ortsinformationen (Kanten) zeitlich nicht ändern. Die zentralen Bereiche des k-Raumes mit niedrigen Ortsfrequenzen werden für jedes Bild aufgenommen, die Randbereiche mit hohen Ortsfrequenzen werden von Referenzbildern übernommen. Dieses Verfahren wird als Keyhole-Methode

bezeichnet und führt zu einer leicht erhöhten Bildaufnahmezeit (Gao et al., 1996; Oesterle and Hennig, 1998; Xiong et al., 1999; Xiong et al., 1995). In Studie I der vorliegenden Arbeit wurde diese Technik angewendet (siehe Abschnitt 3.2.2.).

3.1.3. Parzellierung des auditorischen Kortex

Der AC des Menschen erstreckt sich über die dorsalen und lateralen Flächen des *Gyrus temporalis superior* und einen Teil des inferioren *Lobus parietalis* (Morosan et al., 2005). Er besteht aus primären, sekundären und assoziativen Arealen, deren Ausdehnung, Anzahl und Funktion jedoch noch nicht eindeutig geklärt sind. In der vorliegenden Arbeit wurde die in der Arbeitsgruppe etablierte Parzellierung des AC in die vier Territorien TA², T1², T2 und T3 übernommen (Brechmann et al., 2002; Gaschler-Markefski et al., 1998; Scheich et al., 1998). Diese Methode der territorialen Unterteilung trägt der großen interindividuellen Variabilität des AC zwischen verschiedenen Individuen Rechnung, indem für jeden Probanden individuell die vier genannten Territorien in jeder Hemisphäre definiert, und damit Aktivierungscluster zwischen Probanden vergleichbar gemacht werden (Leonard et al., 1998; Penhune et al., 1996; Rademacher et al., 1993; Rademacher et al., 2001; Westbury et al., 1999). Zur territorialen Unterteilung werden sowohl makroskopische Landmarken, die in räumlicher Relation zu histologisch voneinander abgrenzbaren Feldern stehen, als auch Ausprägung bzw. Ausdehnung der funktionellen Aktivierungscluster genutzt. Die Definition der einzelnen Territorien ist im Abschnitt 3.2.6. beschrieben. Im Folgenden werden Arbeiten unterschiedlicher methodischer Ausprägung diskutiert, die maßgebend für die Unterteilung der Territorien waren.

Als Erweiterung zur etablierten Parzellierung wurde für die Territorien T1 und T2 der linken Hemisphäre eine differenziertere Unterteilung in Subterritorien eingeführt, die auf den Aktivierungsdaten der Studie III der vorliegenden Arbeit basierte (siehe Abschnitt 4.3.1.). Befunde, die eine weitere territoriale Unterteilung unterstützen, werden in der Diskussion (siehe Abschnitt 5.2.2.) betrachtet.

² Die Territorien TA und T1 entsprechen den Territorien T1a und T1b in den genannten Vorarbeiten. Die Bezeichnungsänderung ist im Zuge der vorliegenden Arbeit in der Arbeitsgruppe vorgenommen worden, um diese beiden Territorien auch begrifflich deutlicher voneinander abzugrenzen.

Der primäre AC befindet sich auf der ersten Heschl'schen Querwindung (*Gyrus temporalis transversus primus*). Der anteromediale Teil der ersten Heschl'schen Querwindung wurde in unserer Arbeitsgruppe als Territorium **T1** definiert. Aus den Arbeiten von Flechsig (1908) und Pfeiffer (1920) ist bekannt, dass die thalamischen Projektionsfasern vorwiegend in dieses Gebiet, genauer in dessen anterior gelegene mediale zwei Drittel münden. In mehreren zytoarchitektonischen Arbeiten wurden in einem topographisch ähnlichen Bereich der ersten Heschl'schen Querwindung stärkere Verkörneltungen der kortikalen Schichten beschrieben und als primärer AC bestimmt; Brodmann (1909) definierte das Areal 41, von Economo & Horn (1930) das Areal TC und Galaburda und Sanides (1980) das Feld KAm. Die Lokalisation des primären AC auf der ersten Heschl'schen Querwindung konnte ebenso mit Hilfe unterschiedlicher Einfärbungen (Rivier and Clarke, 1997) nachgewiesen werden. Eine mögliche weitere Unterteilung des primären AC in zwei oder drei Subterritorien wird durch funktionelle und anatomische Befunde von Primaten (Kaas and Hackett, 1998; Morel et al., 1993) sowie zytoarchitektonische (Hackett et al., 2001; Morosan et al., 2005; Morosan et al., 2001; Wallace et al., 2002), elektrophysiologische (Liégeois-Chauvel et al., 1994) und funktionelle Befunde (Formisano et al., 2003) am Menschen nahe gelegt.

Posterolateral zum Territorium T1 schließt sich das Territorium **T2** an. Es umfasst die graue Substanz entlang des Heschl'schen Sulcus, d.h. die posteriore graue Substanz der ersten Heschl'schen Querwindung und die anteriore graue Substanz des *Planum temporale* und enthält sekundäre Areale. Die Lage dieses Territoriums entspricht den zytoarchitektonisch definierten Arealen BA 42 (Brodmann, 1909) und TBC (von Economo and Horn, 1930). Mit Hilfe intracerebral abgeleiteter, auditorisch evozierter Potentiale zeigten Liégeois-Chauvel et al. (1994), dass sich im lateralen Teil des Heschl'schen Gyrus sekundäre Areale abgrenzen lassen. Einen entsprechenden Befund brachten auch Hutsler & Gazzaniga (1996) mit Acetylcholinsterasefärbung. Analog zu den Befunden vom primären AC deuten einige Studien auf eine differenziertere Unterteilung dieser sekundären Region hin. Hinweise dafür geben sowohl die anatomische und funktionelle Unterteilung der lateralen Belt-Region beim Affen (Kaas and Hackett, 1998) als auch zytoarchitektonische und funktionelle Daten vom Menschen (Hashimoto et al., 2000; Morosan et al., 2005; Rivier and Clarke, 1997; Wallace et al., 2002).

Das Gebiet des Territoriums **T3** umfasst mehrere sekundäre Areale, die sich auf dem *Planum temporale* befinden. Zytoarchitektonische Studien (Galaburda and Sanides, 1980; Rivier and Clarke, 1997; von Economo and Horn, 1930) spiegeln die Vielgestaltigkeit dieses Gebietes zwar deutlich wider, sind in der Abgrenzung einzelner Areale jedoch weniger übereinstimmend. In das Gebiet des Territoriums T3 eingeschlossen ist die an die Sylvische Fissur grenzende graue Substanz des *Gyrus supramarginalis*, da sie nach Galaburda und Sanides (1980) die gleiche Zytoarchitektur aufweist wie der am weitesten posterolateral gelegene Teil des oberen Temporallappens. Das Territorium T3 könnte mit der Parabelt-Region beim Affen verglichen werden (Kaas and Hackett, 1998).

Das Assoziationsareal **TA** ist anterior zu T1 auf dem *Planum polare* gelegen. Mittels zytoarchitektonischer Studien (Galaburda and Sanides, 1980; Morosan et al., 2005; Rivier and Clarke, 1997; Wallace et al., 2002) wurde ein Areal beschrieben, dem TA in seiner Lage entsprechen könnte. Vorarbeiten unserer Arbeitsgruppe mittels fMRT (Brechmann et al., 2002; Gaschler-Markefski et al., 1998; Scheich et al., 1998) wiesen diesem anterioren Areal eine Funktion bei der Trennung von Objekten aus Hintergrundgeräuschen zu. In einer fMRT-Studie von Patterson et al. (2002) und einer PET-Studie von Zatorre & Belin (2001) war diese Region bei der Verarbeitung von Tonhöhe bzw. Melodien involviert.

3.2. Studienbeschreibung

3.2.1. Probanden

An den Studien nahmen ausschließlich Rechtshänder teil. Die Händigkeit wurde mit dem Edinburgh Handedness Inventory Test (Oldfield, 1971) ermittelt. Die Probanden wurden anhand eines von der Ethikkommission der Universität Magdeburg bewilligten Aufklärungsbogen über mögliche Gefahren der Magnetresonanztomographie belehrt und gaben ihr schriftliches Einverständnis, an den Studien teilzunehmen. Alle Probanden waren mit dem Messablauf gut vertraut, da sie schon an früheren fMRT-Messungen teilgenommen hatten. Im Folgenden werden die Anzahl und das Alter der Probanden aufgeführt, die an den einzelnen Studien teilgenommen haben:

- Studie I: 4 Frauen und 3 Männer (mittleres Alter 24; zwischen 20 und 29 Jahre);
- Studie II: 11 Frauen und 8 Männer (mittleres Alter 25; zwischen 20 und 39 Jahre);
- Studie III: **Psychoakustisches Experiment:** 8 Frauen und 9 Männer (mittleres Alter 25; zwischen 21 und 33 Jahre)
- Hauptexperiment fMRT:** 8 Frauen und 3 Männer (mittleres Alter 28; zwischen 22 und 35 Jahre)
- Kontrollexperiment fMRT:** 5 Frauen und 4 Männer (mittleres Alter 23; zwischen 20 und 28 Jahre); 3 Frauen und 3 Männer, die am Kontrollexperiment teilnahmen, haben auch am psychoakustischen Experiment teilgenommen.

3.2.2. Messablauf der fMRT-Experimente

Die Experimente wurden an einem 3 Tesla Kernspintomographen der Firma Bruker (Model MEDSPEC 30/60, Ettlingen, Deutschland) ausgeführt, der mit einem asymmetrischen Gradientenrohr (maximal 30 Millitesla pro Meter) und einer Kopfspule ausgestattet war. Für die akustischen Präsentationen (Stimuli, Musik) wurde das Audio-Steuergerät Mark II der Firma MR-Confon benutzt. Zu diesem Gerät gehörten elektrodynamische Kopfhörer (Baumgart et al., 1998), die aufgrund integrierter Schallschutzkapseln gleichzeitig einen Schallschutz boten. Die in dem Audio-Steuergerät integrierte Gegensprechanlage gewährleistete den ständigen Kontakt mit dem Probanden. Das Abspielen der Stimuli als auch die Aufzeichnung der Reaktionen (Tastendruck) der Probanden erfolgte über einen Computer mit Hilfe des Programmes Presentation (Neurobehavioral Systems, Inc., San Francisco, USA). Um Kopfbewegungen zu vermeiden, wurde der Kopf der Probanden mit einem Vakuumkissen fixiert.

Zu Beginn jeder fMRT-Versuchssitzung wurden Orientierungsmessungen durchgeführt. In den Studien I und III wurde mit der ersten Messung eine 6 mm dicke Schicht in axialer Orientierung aufgenommen. In Studie II wurde mit der ersten Messung je eine 4 mm dicke Schicht pro Raumachse (axial, sagittal und coronal) aufgenommen. Diese Messung diente zum einen als Referenz für die dreidimensionale (3D) Messung, die am Ende jeder Versuchssitzung der Studie II

durchgeführt wurde. Zum anderen wurde an der axialen Schicht die zweite, sagittale Orientierungsmessung ausgerichtet. In den Studien I und Studie III diente die axiale Orientierungsmessung diesem Zweck. Die 6 mm dicke sagittale Schicht wurde in die rechte Hemisphäre parallel zum Hemisphärenspalt und, je nach Größe des Gehirnes, 45 mm bis 47 mm von diesem entfernt gelegt, um die Sylvische Furche gut abzubilden. Für die coronale Orientierungsmessung wurden anhand des sagittalen Orientierungsbildes 2 Schichten à 6 mm im Bereich der Heschl'schen Querwindung, senkrecht zur Sylvischen Furche positioniert. Die abschließende axiale Orientierungsmessung wurde in derselben Ausrichtung und mit derselben Schichtanzahl- und dicke gemessen (3 Schichten à 6 mm), wie die Aufnahme in der funktionellen Messung erfolgen sollte. Durch Orientierung an den sagittalen und coronalen Messungen konnten die Schichten möglichst parallel zur Sylvischen Furche beider Hemisphären gelegt werden (siehe Abb. 1).

Bei allen genannten Vormessungen wurde ein „Field of View“ (FOV) von 20 cm erfasst. Es wurde eine Messsequenz benutzt, die T_1 -gewichtete Bilder erzeugte. Die Gradientenanstiegszeit betrug bei allen, außer der sagittalen Orientierungsmessung, 2500 μ s. Bei der sagittalen Orientierungsmessung wurden mittels einer T_1 -gewichteten MDEFT-Sequenz (Modified driven equilibrium Fourier Tomography) mit einer Gradientenanstiegszeit von 250 μ s ein hoch aufgelöstes, kontrastreiches Bild aufgenommen, um den Verlauf der Sylvischen Furche besser erkennen zu können. Während der gesamten Zeit der Orientierungsmessungen konnten die Probanden Musik ihrer Wahl hören.

Bei der funktionellen Messung wurde eine FLASH-Sequenz (Fast Low Angle Shot) benutzt (Frahm et al., 1999). Ein wichtiger Vorteil dieser modifizierten Gradienten Echo Sequenz, vor allem für Untersuchungen des auditorischen Systems, ist ein verringerter Schalldruckpegel des Gradientengeräusches. Dieser resultiert aus einer im Vergleich zu konventionellen Sequenzen längeren Gradientenanstiegszeit (für die angewandte FLASH-Sequenz 2500 μ s). Zusammen mit den in den Kopfhörern integrierten Schallschutzkapseln (siehe oben) führte dies zu einer Reduktion des Schalldruckpegels am Ohr des Probanden auf 54 dB (Gaschler- Markefski et al., 2006). Ein weiterer Vorteil von FLASH-Sequenzen ist die Verminderung von Blutflussartefakten aufgrund der Wahl kleiner Flip-Winkel. Den Vorteilen steht eine verlängerte Aufnahmezeit für ein einzelnes Bild gegenüber.

Für die funktionelle Messung wurden die Geometrie sowie die Anzahl und die Dicke der Schichten der letzten axialen Orientierungsmessung übernommen (siehe oben); im Gegensatz zur Orientierungsmessung wurde jedoch ein FOV von 18 cm erfasst. Die funktionelle Messung hatte folgende spezifische Messparameter in den einzelnen Studien:

Studie I: TE: 30,18 ms, TR: 127,28 ms, Matrix: 64 x 57, Bilder pro Schicht: 245, Gesamtaufnahmedauer: 17 min 58 s;

Studie II: TE: 30,7 ms, TR: 125 ms, Matrix: 64 x 64, Bilder pro Schicht : 147, Gesamtaufnahmedauer: 19 min 36 s;

Studie III : TE: 35 ms, TR: 140,7 ms, Matrix: 64 x 64, Bilder pro Schicht: 111, Gesamtaufnahmedauer: 16 min 39 s.

In Studie I wurde bei der funktionellen Messung die Keyhole-Methode angewendet (siehe Abschnitt 3.1.2.). Die Keyhole-Blockgröße umfasste 5 Bilder, und das komplett aufgenommene Bild befand sich an dritter Position. Für die Aufnahme eines vollständigen Bildes erfolgten 57 Phasenkodierschritte und für die Aufnahme eines unvollständigen Bildes 29 Phasenkodierschritte. Der Keyhole-Faktor betrug damit 0.509. In Studie III wurden für das Haupt- und das Kontrollexperiment identische Messparameter bei der funktionellen Messung benutzt.

Während der funktionellen Messung wurden die akustischen Stimuli mit den oben genannten Geräten und Hilfsmitteln präsentiert.

Nach der funktionellen Messung wurden mittels einer T_1 -gewichteten MDEFT-Sequenz mit einer Gradientenanstiegszeit von 250 μ s hoch aufgelöste, kontrastreiche, anatomische Bilder aufgenommen, die, mit Ausnahme des FOV von 20 cm, dieselbe Geometrie wie die funktionellen Datensätze aufwiesen. Diese anatomischen Bilder wurden bei der Auswertung zur Definition der auditorischen Territorien anhand anatomischer Landmarken benutzt. Durch Projektion der funktionellen auf die anatomischen Datensätze wurde ein Abgleich mit der Ausprägung der funktionellen Aktivierungen vorgenommen.

In Studie II schloss sich an die letztgenannte Messung noch die Aufnahme eines 3D-Datensatzes mittels einer T_1 -gewichteten Sequenz an. Dieser Datensatz wurde jedoch nicht für die Auswertung genutzt.

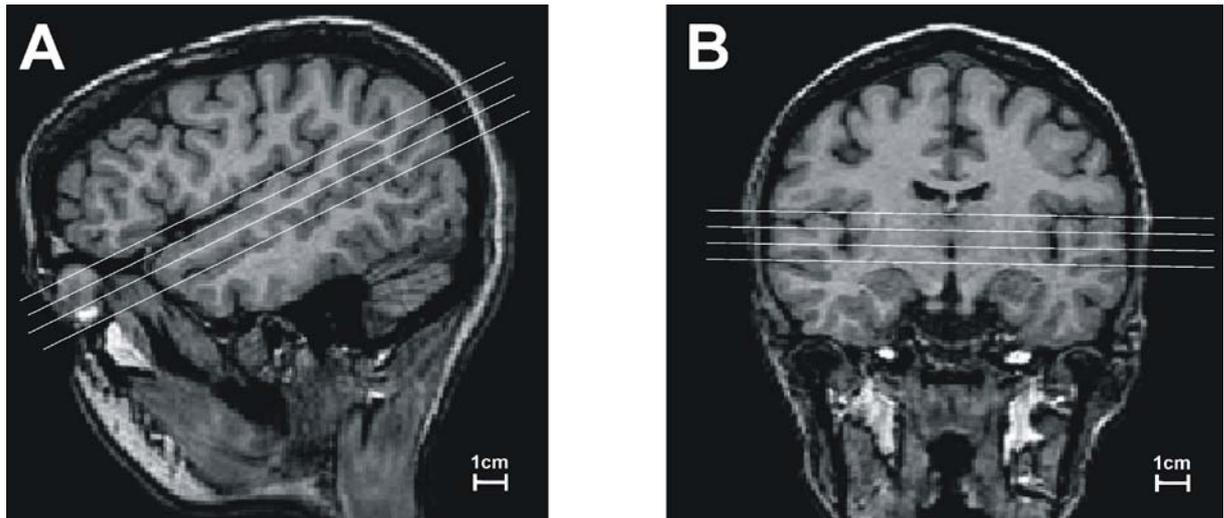


Abb. 1: Schichtführung parallel zur Sylvischen Furche während der funktionellen Messung. Die Lage der Schichten ist anhand eines sagittalen (A) und eines coronalen (B) Bildes dargestellt. Die Oberkante der obersten Schicht verläuft entlang der Sylvischen Furche.

3.2.3. Aufnahme eines 3D-Datensatzes

In einer zusätzlichen Sitzung wurde an einem 1.5 Tesla Kernspintomographen der Firma General Electrics (Signa Horizon LX mit 8.4M4 Software) bzw. einem 3 Tesla Kernspintomographen der Firma Siemens (Trio) mittels einer T1-gewichteten Sequenz ein hoch aufgelöster, dreidimensionaler anatomischer Datensatz aufgenommen (Voxelkantenlänge $1 \times 1 \times 1.5 / 1 \times 1 \times 1$). Dieser Datensatz wurde zur besseren Identifizierung der anatomischen Landmarken bei der individuellen Definition der auditorischen Territorien auf den zweidimensionalen anatomischen Bildern benutzt (siehe Abschnitte 3.1.3. und 3.2.6.). Dazu wurde mit Hilfe des Programms Brain Voyager (Brain Innovation, Maastricht, Niederlande, Version 2000 und QX) durch Rotation und Translation ein Abgleich zwischen dem zwei- und dem dreidimensionalen anatomischen Datensatz durchgeführt.

3.2.4. Datenvorverarbeitung

Die funktionellen Datensätze wurden einer Vorverarbeitung unterzogen, die der Qualitätssicherung diene. Im ersten Schritt der Vorverarbeitung wurden die Datensätze mit Hilfe des Programmpaketes AIR (Woods et al., 1998) auf das Vorhandensein von Kopfbewegungen geprüft. Funktionelle Daten, die eine kontinuierliche Kopfbewegung von mehr als einem Voxel in einer der drei Raumrichtungen aufwiesen, wurden von der weiteren Analyse ausgeschlossen. Im darauf folgenden Schritt wurden die funktionellen Datensätze mit dem Programmpaket KHORFu (Gaschler-Markefski et al., 1997) analysiert. Für jede Bildwiederholung wurde der mittlere Grauwert aller Voxel im Bereich des AC in 2 Schichten berechnet. Abweichungen vom mittleren Grauwert sind ein Indiz für bewegungsbehaftete Bilder. Bilder mit einer Grauwertabweichung von mehr als 2,5 % wurden von der weiteren Analyse ausgeschlossen. Wurde für mehr als zwei Bilder pro Bedingung eine Grauwertabweichung von mehr als 2,5 % ermittelt, so ging der gesamte Datensatz nicht in die Auswertung ein. Zusätzlich zum Ermitteln bewegungsbehafteter Bilder erfolgte eine Bewegungskorrektur in 2 Raumrichtungen mittels des Programmpaketes AIR (Woods et al., 1998). Im Anschluss daran wurde durch Pixelreplikation die Matrixgröße jedes funktionellen Bildes von 64 x 64 auf 128 x 128 verdoppelt und eine schichtweise, geringe räumliche Gauß-Glättung (FWHM = 2,8 mm, Kernelbreite = 7 mm) durchgeführt. Um den Einfluss globaler Schwankungen der Signalintensität zu minimieren, erfolgte eine Anpassung auf die mittlere Signalintensität aller Bilder pro Schicht. Dazu wurde die mittlere Signalintensität für jedes einzelne Bild einer Schicht berechnet sowie der Mittelwert der Signalintensität über alle Bilder einer Schicht gebildet. Die Differenz dieser beiden Mittelwerte wurde auf die Signalintensität jedes einzelnen Bildpunktes (Voxel) der entsprechenden Schicht addiert. Im letzten Schritt der Vorverarbeitung der funktionellen Daten wurden die Zeitreihen jedes Voxels mit einem gleitenden Mittel über zwei Zeitpunkte zeitlich geglättet.

3.2.5. Datenanalyse

3.2.5.1. Analyse der Verhaltensdaten

In allen Studien hatten die Probanden eine Aufgabe, deren Lösung sie durch schnellstmöglichen Tastendruck anzeigten. Die Antworten der Probanden wurden in Bezug auf Reaktionsgeschwindigkeit, Anzahl der richtigen, der falschen und der fehlenden Antworten sowie Anzahl der korrekten Ablehnungen aufgezeichnet und für Studie II und III statistisch ausgewertet. Anhand der vier letztgenannten Daten wurde mittels eines einseitigen Vierfelder-Chi²-Testes ermittelt, ob die Probanden in den einzelnen Stimulationsbedingungen in der Lage waren, die Aufgabe zu lösen. Es wurde ein Signifikanzniveau von $\alpha = 0,01$ angenommen. Der zugehörige Wert der Chi²-Verteilung (u) mit dem Freiheitsgrad 1 beträgt 6,63. In die statistische Analyse der Verhaltensdaten gingen nur die Probandendatensätze ein, deren berechnete Testgrößen größer als der oben angegebene Wert der Chi²-Verteilung waren. Bei Unterschreitung dieses Wertes in den Verhaltensdaten gingen die funktionellen Datensätze des entsprechenden Probanden nicht in die weitere Analyse ein.

Zusätzlich wurde für jeden Probanden der Sensitivitätsindex d' ermittelt. Er ist ein von der Reaktionsneigung eines Probanden unabhängiges Maß für dessen Fähigkeit, zwei Signale voneinander zu unterscheiden (Swets et al., 1961). Dazu wurden aus der beobachteten relativen Häufigkeit der richtigen (h) und falschen (f) Antworten die entsprechenden Quantile der Standardnormalverteilung berechnet ($d' = q(h) - q(f)$). Das Quantil $q(x)$ ist der Wert der Standardnormalverteilungsfunktion an der Stelle x .

3.2.5.2. Analyse der funktionellen Aktivierungsdaten

Die Analyse der funktionellen Aktivierungsdaten wurde ebenso wie die Vorprozessierung mit dem Programmpaket KHORFu (Gaschler-Markefski et al., 1997) durchgeführt. Der zeitliche Grauwertverlauf jedes Voxels wurde mit einer Trapez-Funktion nach Pearson korreliert. Die Trapez-Funktion stellt ein einfaches Modell für die erwartete BOLD-Antwort dar. Für das jeweils erste Bild eines Stimulus-

oder Ruheblockes wurde ein halbmaximaler, für jedes weitere Bild eines Ruheblockes ein minimaler und für jedes weitere Bild eines Stimulusblockes ein maximaler Wert angenommen. Mittels der Korrelationsanalyse wurden die Stimulationsbedingungen gegen die Ruhebedingung kontrastiert. Voxel, die ein Signifikanzniveau von $\alpha = 0,05$ erreichten und zu einer Gruppe von mindestens 7 Voxel gehörten, wurden als signifikant aktiviert bewertet. In den Studien, in denen die einzelnen Bedingungen mit einer unterschiedlichen Bildanzahl in die statistische Analyse eingingen, wurde für die Bedingung mit der geringsten Bildanzahl das Signifikanzniveau von $\alpha = 0,05$ angenommen und für die Bedingungen mit größerer Bildanzahl eine Anpassung des Signifikanzniveaus bei gleichem Pearson-Korrelationskoeffizienten (r) vorgenommen.

Die signifikant aktivierten Cluster jeder aufgenommenen Schicht wurden in beiden Hemisphären einem der vier auditorischen Territorien (TA, T1, T2, T3) zugeordnet. Die Territorien wurden als Regionen des Interesses (ROI) mit Orientierung an anatomischen Landmarken und an Aktivierungsmustern für jedes Gehirn individuell definiert (siehe Abschnitt 3.2.6.). In Studie III erfolgte eine zusätzliche Unterteilung der Territorien T1 und T2 des linken AC. Die Definition dieser Subterritorien orientierte sich an der Lage der Aktivierungscluster innerhalb der vordefinierten Territorien T1 und T2 und untergliederte diese in einen medialen und einen lateralen Teil.

Für jedes Territorium und Subterritorium wurde neben der Anzahl der aktivierten Voxel deren mittlere Signalintensitätsänderung bestimmt, indem der prozentuale Unterschied des mittleren Grauwertes zwischen Ruhe- und Stimulationsbedingung errechnet wurde. Das jeweils erste Bild eines Ruhe- und Stimulationsblockes wurde dabei nicht berücksichtigt. Die Gesamtanzahl aktivierter Voxel pro Territorium und Subterritorium wurde mit deren mittlerer Signalintensitätsänderung multipliziert und ergab das Intensitätsgewichtete Volumen (IWV).

3.2.6. Definition der auditorischen Territorien

Die auditorischen Territorien wurden für jeden Probanden individuell anhand von anatomischen Landmarken bestimmt. Grundlage dafür waren die am Ende einer Versuchssitzung aufgenommenen, kontrastreichen, anatomischen Bilder (siehe

Abschnitt 3.2.2.). Um eine exakte Bestimmung der anatomischen Landmarken vornehmen zu können, wurden zusätzlich hoch aufgelöste, dreidimensionale anatomische Datensätze (siehe Abschnitt 3.2.3.) verglichen. Ein Beispiel für die Definition der Territorien ist in Abb. 2 zu sehen. Der *Sulcus transversus primus* bildete die Grenze zwischen dem nach anterior auf dem *Planum polare* gelegenen Areal TA und dem nach posterior gelegenen Areal T1. Das Areal T1 wurde anteromedial durch den posterioren Rand der Insel (*Margo posterior insulae*) begrenzt und erstreckte sich nach lateral bis zum Dach der ersten Heschl'schen Querwindung. War ein *Sulcus intermedius* vorhanden, so diente dieser als laterale Grenze des Areals T1 zum sich anschließenden Areal T2. Das Areal T2 wurde um den *Sulcus transversus secundus* zentriert und umfasste damit die posteriore graue Substanz der ersten Heschl'schen Querwindung und die anteriore graue Substanz des *Planum temporale*. Der verbleibende Teil des *Planum temporale* wurde vom Areal T3 eingenommen. Nach posterior wurde das Areal T3 durch den *Gyrus supramarginalis* begrenzt, dessen an die Sylvische Furche angrenzende graue Substanz noch dem Areal T3 zugerechnet wurde.

Im Anschluss an die an Landmarken orientierte Definition der auditorischen Territorien erfolgte ein Abgleich mit den funktionellen Aktivierungsmustern. Konnten die Cluster aktivierter Voxel nicht eindeutig einem definierten Territorium zugeordnet werden, so wurden die Territoriegrenzen nochmals überarbeitet. Es wurden Aktivierungskarten mit einem geringeren Signifikanzniveau ($\alpha < 0,05$) erstellt, um separate Zentren der Aktivierung erkennen zu können, anhand derer eine Anpassung der Lage und Ausdehnung der vordefinierten Territorien erfolgte.

Auf der Grundlage der Aktivierungsdaten der Studie III der vorliegenden Arbeit wurde eine weitere Unterteilung der Territorien T1 und T2 vorgenommen. Sie ist im Ergebnisteil der Studie III beschrieben (siehe Abschnitt 4.3.1.).

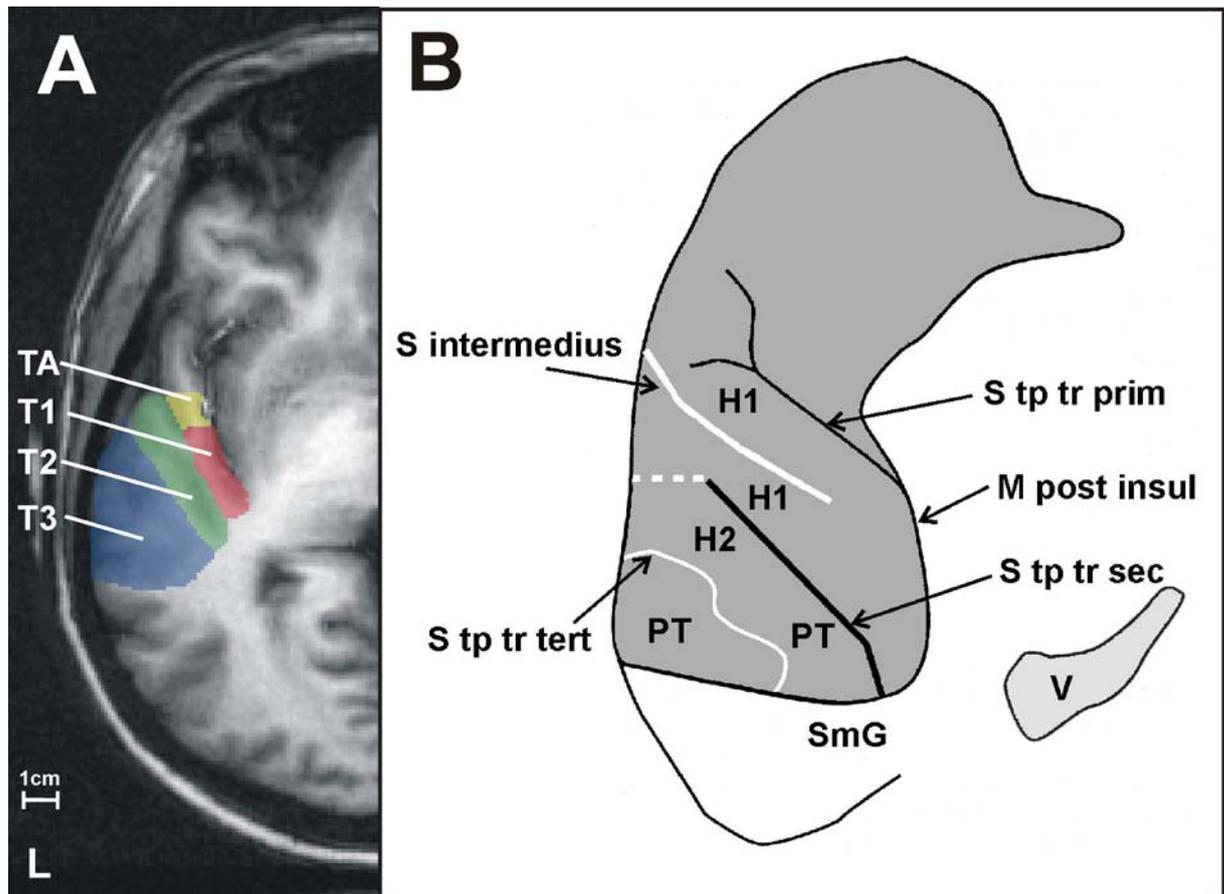


Abb. 2: Definition auditorischer Territorien anhand individueller anatomischer Landmarken. (A) Anatomie des linken AC eines Probanden mit den Territorien TA (gelb), T1 (rot), T2 (grün) und T3 (blau). (B) Schematische Darstellung der Oberfläche des linken Temporallappens nach (Shapleske et al., 1999). An den dort dargestellten anatomischen Landmarken orientierte sich die individuelle Definition der auditorischen Territorien jedes Probanden. H1: erste Heschlsche Querwindung, H2: zweite Heschlsche Querwindung, HS: Heschlscher Sulcus, M post insul: Margo posterior insulae, PT: Planum temporale, S intermedius: Sulcus intermedius, SmG: Gyrus supramarginalis, S tr prim: Sulcus transversus primus, S tr sec: Sulcus transversus secundus, S tr tert: Sulcus transversus tertius, V: Ventrikel.

3.2.7. Statistische Analyse

Für die statistische Analyse wurden die Programme Excel (Microsoft C., Office 10, Redmond, USA), Matlab (The Math Works Inc., Natick MA, USA) und SPSS 8.0 (SPSS Inc., Chicago, USA) benutzt. Mit Hilfe des Kolmogorov-Smirnov-Z-Testes

wurde geprüft, ob für die Messwerte der funktionellen Daten und der Verhaltensdaten eine Normalverteilung angenommen werden kann. Da alle Messwerte normal verteilt waren, wurden für die statistische Analyse parametrische Tests angewendet. In den Abschnitten 3.3.2., 3.4.2. und 3.5.2. sind die statistischen Vergleiche für die einzelnen Studien beschrieben. Die Nullhypothesen der statistischen Vergleiche wurden bei einer Überschreitungswahrscheinlichkeit von $p \leq 0,05$ abgelehnt. Im Ergebnisteil der Arbeit (Abschnitt 4.) sind signifikante Ergebnisse entsprechend ihrem Signifikanzniveau in den Abbildungen gekennzeichnet (* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$). Überschreitungswahrscheinlichkeiten von $p > 0,05$ bis $p < 0,1$ wurden als Trend bewertet. In den Abbildungen sind Mittelwerte mit Standardfehlern aufgetragen. Der Standardfehler ist der Quotient aus der Standardabweichung und der Wurzel der Anzahl der Werte, die in die Berechnung des Mittelwertes eingegangen sind.

3.3. Studie I: Simultanes Maskieren

3.3.1. Stimuli und Aufgabe

Als akustische Stimuli wurden ein harmonischer Tonkomplex (Grundfrequenz: 200 Hz; 5 harmonische Komponenten; Länge: 200 ms inklusive linearer Flanken von 10 ms; Pegel: 59,6 dB SPL) und Weißes Rauschen in fünf Pegeln (59,6 dB, 65,6 dB, 73,6 dB, 75,6 dB, 77,6 dB SPL) verwendet. Die Pegel (SPL) des Weißen Rauschens wurden so gewählt, dass unter Maskierungsbedingungen die Mithörschwelle des harmonischen Tonkomplexes nicht unterschritten wurde, und die Störung der Wahrnehmung durch das Weiße Rauschen zwischen leicht (59,6 dB, 65,6 dB SPL), mittelmäßig (73,6 dB SPL) und stark (75,6 dB, 77,6 dB SPL) variierte. Die spezifischen Pegel (SPL) wurden in einer Voruntersuchung bestimmt. Alle Stimuli wurden mit dem Programm Cool Edit 2000 digital synthetisiert. Das Experiment umfasste folgende Bedingungen:

Rauschen: Das Weiße Rauschen wurde in den fünf genannten Pegeln (SPL) durchgängig über den gesamten Stimulationsblock präsentiert. Diese Bedingung umfasste damit fünf Unterbedingungen entsprechend der Anzahl der verwendeten Pegel (SPL).

Ton: Der harmonische Tonkomplex wurde innerhalb eines Stimulationsblockes in den Interstimulusintervallen von 0,4 s, 0,8 s, 1,2 s, 1,6 s und 2 s randomisiert präsentiert.

Rauschen+Ton: Der harmonische Tonkomplex und das Weiße Rauschen wurden simultan präsentiert. Die Präsentation des harmonischen Tonkomplexes erfolgte innerhalb eines Stimulationsblockes randomisiert in den Interstimulusintervallen von 0,4 s, 0,8 s, 1,2 s, 1,6 s und 2 s. Das Weiße Rauschen wurde, wie in der Bedingung *Rauschen*, in den fünf genannten Pegeln (SPL) durchgängig über den gesamten Stimulationsblock präsentiert. Die Bedingung *Rauschen+Ton* subsumiert damit ebenfalls fünf Unterbedingungen.

In den Stimulationsbedingungen *Ton* und *Rauschen+Ton* hatten die Probanden die Aufgabe, das Auftreten des harmonischen Tonkomplexes mit einem Tastendruck zu bestätigen. Die Aufgabe diente dazu, die Aufmerksamkeit der Probanden auf die Stimulation zu halten. Die experimentelle Präsentation der Stimuli erfolgte im Blockdesign. Für jede Stimulationsbedingung wurden 4 Blöcke mit einer Länge von 22 s erstellt, wobei für die Bedingungen *Rauschen* und *Rauschen+Ton* jeweils 4 Blöcke pro Pegel (SPL) des Weißen Rauschens erzeugt wurden. Zusätzlich zu den Stimulationsblöcken wurden 5 Ruheblöcke mit derselben Blocklänge erzeugt. Stimulations- und Ruheblöcke wurden randomisiert präsentiert. Das Experiment begann und endete mit einem Ruheblock.

3.3.2. Statistische Analyse der Aktivierungen in individuellen ROI

Mit der statistischen Analyse sollten folgende Hypothesen überprüft werden:

1. Die Maskierung eines harmonischen Tonkomplexes mit Weißem Rauschen führt im Vergleich zur unmaskierten Präsentation zu einer Verringerung der Aktivierung in den gesamten AC und in den einzelnen auditorischen Territorien beider Hemisphären.
2. Die Aktivierung in den gesamten AC und in den einzelnen auditorischen Territorien beider Hemisphären nimmt mit steigendem Pegel (SPL) des Weißen Rauschens als Maskierer ab.
3. Die Aktivierung im Territorium TA nimmt mit steigendem Pegel (SPL) des Weißen Rauschens als Maskierer zu.

4. Die AC zeigen bei Stimulation mit Weißem Rauschen eine Pegelabhängigkeit (SPL) der Aktivierung; die einzelnen auditorischen Territorien unterscheiden sich in ihrer Pegelabhängigkeit (SPL).

Zur Überprüfung dieser Hypothesen wurden folgende statistische Vergleiche durchgeführt:

Mittels eines zweiseitigen T-Testes für gepaarte Stichproben wurde die Stärke der Aktivierung (IWV) in den gesamten AC und in den einzelnen Territorien beider Hemisphären zwischen allen Stimulationsbedingungen verglichen. Beim Vergleich der Bedingungen *Rauschen* und *Rauschen+Ton* wurden jeweils die Unterbedingungen mit übereinstimmendem Pegel (SPL) des Rauschens gegenübergestellt. Folgende Nullhypothesen wurden überprüft:

Die Aktivierung (IWV) der gesamten AC und der einzelnen auditorischen Territorien beider Hemisphären zeigt keine signifikanten Unterschiede zwischen den Bedingungen bzw. Unterbedingungen *Rauschen* und *Ton*, *Rauschen* und *Rauschen+Ton* sowie zwischen *Ton* und *Rauschen+Ton*.

Des Weiteren wurde der Einfluss des Pegels (SPL) des Weißes Rauschens auf die Aktivierung der gesamten AC und der einzelnen auditorischen Territorien statistisch analysiert. Diese Analyse umfasste den Vergleich der Unterbedingungen innerhalb der Bedingung *Rauschen* und innerhalb der Bedingung *Rauschen+Ton* mittels eines zweiseitigen T-Testes für gepaarte Stichproben. Es wurden die Nullhypothesen überprüft, dass sich die Unterbedingungen innerhalb der Bedingung *Rauschen* und innerhalb der Bedingung *Rauschen+Ton* nicht unterscheiden.

Zum anderen wurden mit Hilfe der Pearson-Korrelations-Analyse die Stärke und die Ausrichtung des linearen Zusammenhangs zwischen der Aktivierung (IWV) und dem Pegel (SPL) des Weißes Rauschens sowohl für die reine Rauschpräsentation (*Rauschen*) als auch für die Maskierungsbedingung (*Rauschen+Ton*) getestet. Der Wertebereich des Korrelationskoeffizienten (r) beschreibt bei $r = -1$ den stärksten negativen, bei $r = 1$ den stärksten positiven und bei $r = 0$ keinen linearen Zusammenhang. Die Nullhypothese, dass der Korrelationskoeffizient einen Wert von null annimmt, das heißt, dass es keinen linearen Zusammenhang zwischen der Aktivierung (IWV) und dem Pegel (SPL) des Weißes Rauschens gibt, wurde mittels eines T-Testes für die Bedingungen *Rauschen* und *Rauschen+Ton* überprüft.

3.4. Studie II: Auditorische Stream Segregation basierend auf Klangfarbe

3.4.1. Stimuli und Aufgabe

Als akustische Stimuli wurden harmonische Tonkomplexe in den zwei Instrumentenklangfarben Orgel und Trompete benutzt. Sie wurden in jeweils vier verschiedenen Grundfrequenzen (261 Hz, 293 Hz, 329 Hz, 349 Hz) und in einer Länge von 200 ms, inklusive linearer Flanken von 10 ms, mit dem Programm Sound Forge (Sonic Foundry) digital synthetisiert. In Vortests hatte sich gezeigt, dass die Trompete lauter als die Orgel wahrgenommen wurde. Daher wurde der Pegel der Orgel-Tonkomplexe um 4 dB SPL erhöht, um deren Lautheit an die der Trompeten-Tonkomplexe anzupassen. Die Tonkomplexe wurden so in Stimulationssequenzen angeordnet, dass beide Instrumentenklangfarben alternierten (ABAB-Schema; A: Trompete, B: Orgel), und innerhalb einer Instrumentenklangfarbe die Grundfrequenz der harmonischen Tonkomplexe randomisiert variierte. Die Präsentationsrate dieser alternierenden Sequenzen betrug 5 Hz. Aufgrund der Wahl einer Präsentationsrate, die einem üblichen Tempo in der Musik entspricht, wurde angenommen, dass ähnlich zu einem mehrstimmigen Musikstück sowohl einzelne Instrumente separiert und verfolgt als auch alle Instrumente als Einheit wahrgenommen werden können (Ambiguität). Die Probanden hatten die Aufgabe, die Alternationssequenz entsprechend der Instrumentenklangfarben in zwei separate Tonreihen zu trennen und im Speziellen eine der beiden Instrumentenklangfarben zu verfolgen. Die eine Hälfte der Probanden verfolgte dabei die Trompete und die andere Hälfte die Orgel. Um das perzeptuelle Trennen der Tonreihen kontrollieren zu können, hatten die Probanden die Aufgabe, Zieltöne in der fokussierten Tonreihe zu detektieren. Die Zieltöne hatten im Vergleich zu den Standardtönen einen um 7 dB SPL erhöhten Pegel. Die Tonkomplexe mit erhöhtem Pegel (SPL) in der nicht fokussierten Tonreihe dienten als Ablenker. In einem Stimulationsblock kamen jeweils 8 Tonkomplexe mit erhöhtem Pegel (SPL) (15 % Vorkommenshäufigkeit) randomisiert unter den Tonkomplexen beider Instrumentenklangfarben vor.

In der Kontrollbedingung hatten die Probanden dieselbe Aufgabe, Zieltöne mit abweichendem Pegel (SPL) anzuzeigen (Pegelabweichung + 7 dB SPL, 15 % Vorkommenshäufigkeit), hier jedoch in reinen Sequenzen einer Instrumentenklangfarbe, die keine perzeptuelle Segregation in zwei Tonreihen

erlaubten. Es wurden Sequenzen beider Instrumentenklangfarben als Kontrollbedingung eingesetzt, um Test- und Kontrollbedingung in Bezug auf spektrale Stimulusmerkmale weitestgehend konstant zu halten. Die Analyse eines Effektes der einzelnen Instrumentenklangfarben wurde nicht angestrebt. Die harmonischen Tonkomplexe waren identisch zu den in der Segregationsbedingung verwendeten. Innerhalb einer Sequenz wurden die harmonischen Tonkomplexe in der Grundfrequenz randomisiert variiert und mit einer Präsentationsrate von 5 Hz präsentiert. Die Kontroll- und die Segregationsbedingung hatten damit identische Präsentationsraten. Die experimentelle Präsentation der Stimuli erfolgte im Blockdesign (siehe Abb. 3). Für die Segregationsbedingung und jede der beiden Instrumentenklangfarben der Kontrollbedingung wurden jeweils 8 Blöcke mit einer Länge von 24 s erstellt. Diese Stimulationsblöcke wurden randomisiert präsentiert und alternierten mit Ruheblöcken. Das Experiment begann und endete mit einem Ruheblock.

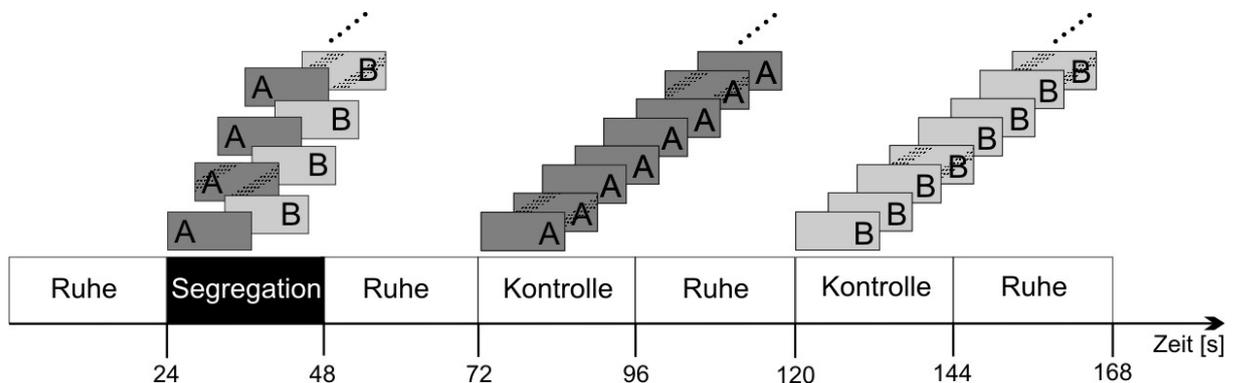


Abb. 3: Schematische Darstellung des Blockdesigns. Für die Stimulationsbedingungen (Segregation, Kontrolle) sind beispielhaft Sequenzen von harmonischen Tönen dargestellt. Die Segregationsbedingung entspricht dem klassischen Paradigma alternierender A- und B-Töne, die sich in der Klangfarbe unterscheiden (A: Trompete, B: Orgel). Die Kontrollbedingung besteht aus Sequenzen von Tonkomplexen einer Klangfarbe, entweder der Trompete (A) oder der Orgel (B). Die Tonkomplexe mit erhöhtem Pegel (SPL) sind schraffiert gekennzeichnet.

3.4.2. Statistische Analyse

Verhaltensdaten

Unter Annahme eines Signifikanzniveaus von $\alpha = 0,01$ wurde die Testgröße $u > 6,63$ berechnet und mittels eines einseitigen Vierfelder-Chi²-Testes überprüft, ob die Probanden die Aufgabe lösen konnten.

Mittels eines zweiseitigen T-Testes für gepaarte Stichproben wurden die Nullhypothesen überprüft, dass die Kontroll- und die Segregationsbedingung im Sensitivitätsindex d' und in der Reaktionsgeschwindigkeit übereinstimmen.

Statistische Analyse der Aktivierungen in individuellen ROI

Mit der statistischen Analyse sollte die Hypothese überprüft werden, dass auditorische Stream Segregation basierend auf der Klangfarbe zu einer erhöhten Aktivierung des rechten AC bzw. dessen Territorien führt.

Da die Kontrollbedingung mit einer größeren Bildanzahl als die Segregationsbedingung in die statistische Auswertung einging, wurde eine Anpassung des Signifikanzniveaus bei gleichem Pearson-Korrelationskoeffizienten (r) vorgenommen. Für die Segregationsbedingung gingen nur solche Voxel als signifikant aktiviert in die statistische Auswertung ein, die in der Pearson-Korrelations-Analyse ein Signifikanzniveau von $\alpha = 0,05$ ($r = 0,196$) erreichten und zu einer Gruppe von mehr als 7 Voxel gehörten. Das anhand des r -Wertes angepasste Signifikanzniveau der Kontrollbedingung lag bei $\alpha = 0,03$.

Mittels eines zweiseitigen T-Testes für gepaarte Stichproben wurde folgende Nullhypothese überprüft:

Die Aktivierung (IWV) der gesamten AC und der einzelnen auditorischen Territorien beider Hemisphären zeigt keine signifikanten Unterschiede zwischen der Kontroll- und der Segregationsbedingung.

3.5. Studie III: Auditorische Stream Segregation basierend auf Tonhöhe

3.5.1. Stimuli und Aufgabe

In Studie III wurde das grundlegende Stimulationsparadigma der Studie II übernommen. Neben der Anpassung der Stimuluseigenschaften in Bezug auf die Fragestellung der Studie III wurde eine Veränderung der Präsentationsrate der Kontrollbedingung und des Pegels (SPL) der Zieltöne vorgenommen. Im Folgenden werden experimentelle Details der Studie III erläutert.

3.5.1.1. Psychoakustisches Experiment

Das psychoakustische Experiment wurde durchgeführt, um sicher zu stellen, dass die in den fMRT-Experimenten genutzten Stimulusparameter mit dem ambiguen perzeptuellen Bereich übereinstimmen. Die Stimulussequenzen wurden in Bezug auf die relative Zeit getestet, die jedes der beiden Perzepte (integriert, segregiert) vorkommt.

Als akustische Stimuli wurden harmonische Tonkomplexe mit einer Länge von 200 ms, inklusive linearer Flanken von 10 ms, benutzt, die mit dem Programm Cool Edit digital synthetisiert wurden. Die Grundfrequenzen der Tonkomplexe wurden aus zwei Frequenzbereichen gewählt, der eingestrichenen C-Oktave (C') und der zweigestrichenen C-Oktave (C''). In der C'-Oktave waren dies die Tonkomplexe mit der Grundfrequenz 261 Hz, 293 Hz, 329 Hz sowie 349 Hz und in der C'' – Oktave 523 Hz, 587 Hz, 659 Hz sowie 698 Hz. Die einzelnen Tonkomplexe umfassten jeweils 10 harmonische Komponenten. Die Tonkomplexe wurden so in Stimulussequenzen angeordnet, dass Tonkomplexe beider Frequenzbereiche alternierten (ABAB-Schema; A: tiefer Frequenzbereich, B: hoher Frequenzbereich), und innerhalb eines Frequenzbereiches Tonkomplexe mit unterschiedlicher Grundfrequenz randomisiert präsentiert wurden. Die Präsentationsrate dieser alternierenden Sequenz betrug 5 Hz. Die Stimulussequenzen wurden in 9 Blöcken mit einer Länge von 27 s präsentiert und alternierten mit Ruheblöcken mit einer Länge von 5 s. Die Probanden wurden instruiert, ihr aktuell vorliegendes Perzept (eine integrierte Tonreihe, zwei segregierte Tonreihen) durch Drücken der linken

bzw. rechten Maustaste anzugeben. Das Experiment wurde in einem ruhigen Raum an einem Computer durchgeführt. Die Stimuli wurden über Kopfhörer (Sennheiser, HD 465) mittels der Software Presentation (Neurobehavioral Systems, Inc., San Francisco, USA) präsentiert. Mit dieser Software wurden auch die Antworten der Probanden aufgezeichnet. Das Einlesen der Antwortdateien erfolgte mit der Software Matlab (The Math Works, Inc., Natick MA, USA). Es wurde die relative Zeit der Wahrnehmung zweier segregierter Tonreihen ermittelt, indem die absolute Segregationszeit auf die absolute Antwortzeit normalisiert wurde. Im Gruppenmittel lag das Segregationsperzept in 64,4 % ($\pm 3,0$ %) der Zeit vor. Nach der Definition von van Noorden (1975) sind die Stimulussequenzen damit perzeptuell ambigue.

3.5.1.2. Hauptexperiment fMRT

Das fMRT-Experiment wurde durchgeführt, um die Repräsentation des aktiven Segregierens auf der Grundlage von Tonhöhe im AC zu untersuchen. In der Segregationsbedingung wurden dieselben ambiguen Stimulussequenzen benutzt wie in dem oben beschriebenen psychoakustischen Experiment. Die Probanden hatten die Aufgabe, die Alternationssequenz anhand der Tonhöhe in zwei separate Tonreihen zu trennen und im Speziellen die tiefe Tonreihe zu verfolgen. Um das perzeptuelle Trennen der Tonreihen kontrollieren zu können, hatten die Probanden die Aufgabe, Zieltöne in der tiefen Tonreihe zu detektieren. Die Zieltöne hatten im Vergleich zu den Standardtönen einen um 4 dB SPL erhöhten Pegel. Die Pegelerhöhung (SPL) wurde hier geringer als in Studie II gewählt, da Vorversuche gezeigt hatten, dass sie ähnlich gut zu erkennen war wie die höhere Pegeldifferenz (SPL) für die Stimuli der Studie II. Einzelne Tonkomplexe mit hoher Grundfrequenz wiesen ebenfalls diese Pegelerhöhung (SPL) auf und dienten als Ablenker. In einem Stimulationsblock kamen jeweils 8 bis 10 Zieltöne bzw. Ablenker (15 % Vorkommenshäufigkeit) randomisiert unter den Tonkomplexen beider Frequenzbereiche vor.

In der Kontrollbedingung hatten die Probanden dieselbe Aufgabe, Zieltöne mit abweichendem Pegel (SPL) anzuzeigen (Pegelabweichung + 4 dB SPL, 15 % Vorkommenshäufigkeit), hier jedoch in einer Folge harmonischer Tonkomplexe, die keine perzeptuelle Segregation in zwei Tonreihen erlaubte. Die Tonkomplexe hatten

dieselbe Länge, inklusive linearer Flanken, und dieselben Grundfrequenzen wie die Tonkomplexe des tiefen Frequenzbereiches (C' Oktave) der Segregationsbedingung. Außerdem wurden die Stimuli der Kontrollbedingung in Bezug auf ihre Bandbreite an die Stimuli der Segregationsbedingung angepasst. Die Anzahl der harmonischen Komponenten wurde auf 17 erhöht, sodass das Langzeitspektrum der Stimuli der Kontrollbedingung annähernd beiden Frequenzbereichen der Segregationsbedingung entsprach. Die harmonischen Tonkomplexe wurden randomisiert in der Grundfrequenz mit einer Präsentationsrate von 2,5 Hz präsentiert, entsprechend der wahrgenommenen Präsentationsrate der tiefen Tonreihe der Segregationsbedingung. Diese Präsentationsrate wurde gewählt, da es in der Literatur Hinweise darauf gibt (Micheyl et al., 2007), dass der AC eher auf die wahrgenommene als auf die physikalische Präsentationsrate antwortet.

3.5.1.3. Kontrollexperiment fMRT

Das Kontrollexperiment hatte das Ziel, potentielle Effekte des Unterschiedes in der physikalischen Präsentationsrate zwischen der Segregations- und der Kontrollbedingung für das Hauptexperiment auszuschließen. Daher wurde in beiden Bedingungen eine Präsentationsrate von 5 Hz benutzt. Alle anderen Stimulusparameter sowie das experimentelle Design blieben unverändert zum Hauptexperiment.

Neben dem beschriebenen Ziel wurde mit dem Kontrollexperiment auch die Vergleichbarkeit zwischen dem Klangfarbenexperiment der Studie II, in dem die Kontroll- und Segregationsbedingung eine identische Präsentationsrate hatten, und dem Hauptexperiment der Studie III gewahrt.

In beiden fMRT-Experimenten der Studie III waren die Stimuli in Blöcken mit einer Länge von 27 s angeordnet. Für die Segregations- und die Kontrollbedingung wurden je 9 Blöcke erstellt. Diese Stimulationsblöcke wurden randomisiert präsentiert und alternierten mit Ruheblöcken derselben Länge. Das Experiment begann und endete mit einem Ruheblock. Die Anordnung der Stimulationssequenzen im Blockdesign sind in Abb. 4 für das Hauptexperiment schematisch dargestellt.

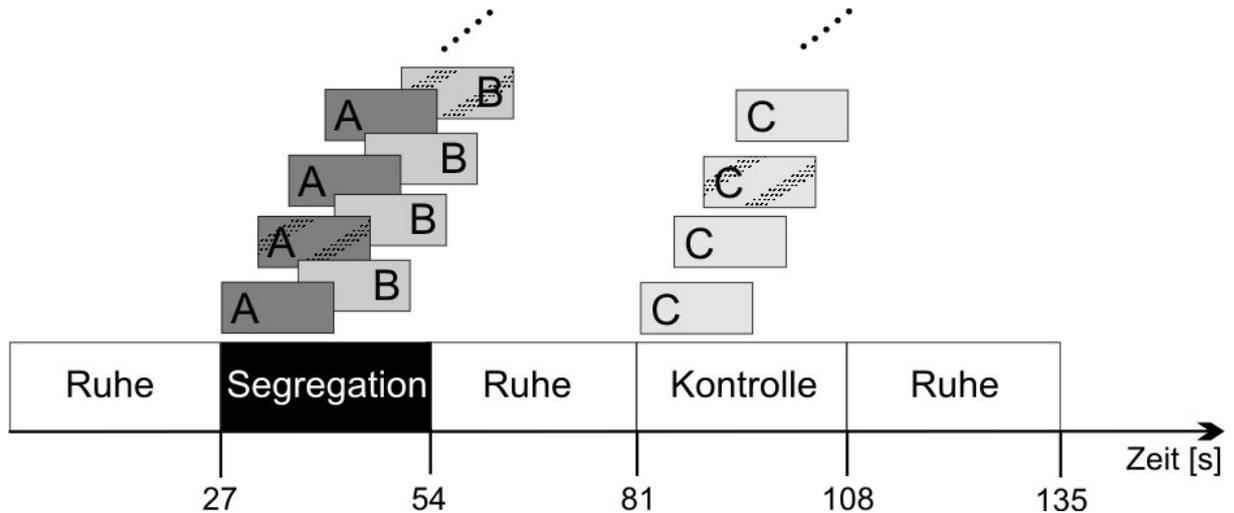


Abb. 4: Schematische Darstellung des Blockdesigns für das Hauptexperiment. Für die Segregations- und die Kontrollbedingung sind beispielhaft Sequenzen von harmonischen Tonkomplexen dargestellt. Die Segregationsbedingung entspricht dem klassischen Paradigma alternierender A- und B-Töne, die sich in der Tonhöhe unterscheiden (A: tiefer Frequenzbereich, B: hoher Frequenzbereich). Die Kontrollbedingung besteht aus Sequenzen von harmonischen Tonkomplexen (C), deren Grundfrequenzen den Tonkomplexen des tiefen Frequenzbereiches der Segregationsbedingung entsprechen, deren Anzahl der harmonischen Komponenten jedoch auf 17 erhöht wurde, um das Langzeitspektrum der Kontrollbedingung an das der Segregationsbedingung anzupassen. Die Zieltöne und die Ablenker mit erhöhtem Pegel (SPL) sind schraffiert gekennzeichnet.

3.5.2. Statistische Analyse

3.5.2.1. Hauptexperiment fMRT

Verhaltensdaten

Unter Annahme eines Signifikanzniveaus von $\alpha = 0,01$ wurde die Testgröße $u > 6,63$ berechnet und mittels eines einseitigen Vierfelder- χ^2 -Testes überprüft, ob die Probanden die Aufgabe lösen konnten.

Mittels eines zweiseitigen T-Testes für gepaarte Stichproben wurden die Nullhypothesen überprüft, dass die Kontroll- und die Segregationsbedingung im Sensitivitätsindex d' und der Reaktionsgeschwindigkeit übereinstimmen.

Statistische Analyse der Aktivierungen in individuellen ROI

Mit der ROI-Analyse sollte folgende Alternativhypothese überprüft werden:

Auditorische Stream Segregation auf der Grundlage von Tonhöhe führt zu einer erhöhten Aktivierung des rechten AC und dessen Territorien oder der AC und der einzelnen auditorischen Territorien beider Hemisphären.

Mittels eines zweiseitigen T-Testes für gepaarte Stichproben wurde die Nullhypothese überprüft, dass die Aktivierung (IWV) der gesamten AC und der auditorischen Territorien beider Hemisphären keine signifikanten Unterschiede zwischen der Segregations- und der Kontrollbedingung zeigen.

Statistische Analyse der Aktivierung in den Subterritorien

Auf der Grundlage distinkter Aktivierungscluster wurde eine weitere funktionelle Parzellierung der vordefinierten Territorien T1 und T2 des linken AC durchgeführt. Es sollte die Hypothese überprüft werden, dass die einzelnen Subterritorien des linken AC in unterschiedlich starkem Maße an der Verarbeitung von auditorischer Stream Segregation beteiligt sind. Für die Subterritorien wurde, ebenso wie für die Gesamtterritorien, die Aktivierung auf der Grundlage des Intensitätsgewichteten Volumens (IWV) zwischen den Stimulationsbedingungen getestet. Mittels eines zweiseitigen T-Testes für gepaarte Stichproben wurde folgende Nullhypothese überprüft:

Die Aktivierung (IWV) jedes einzelnen Subterritoriums zeigt keine signifikanten Unterschiede zwischen der Kontroll- und der Segregationsbedingung.

Um die Subterritorien noch genauer charakterisieren zu können, wurden zusätzlich zur oben genannten Analyse die gemittelten Zeitverläufe der BOLD-Antwort der signifikant aktivierten Voxel zwischen den Stimulationsbedingungen verglichen. Zum einen erfolgte für jedes einzelne Subterritorium die Berechnung des linearen Kontrastes zwischen der Kontroll- und der Segregationsbedingung mittels eines Allgemeinen linearen Modells (ALM). Zum anderen wurde mittels eines zweiseitigen T-Testes für gepaarte Stichproben das Maximum des gemittelten Zeitverlaufes der BOLD-Antwort der Segregationsbedingung zwischen dem medialen und dem lateralen Teil von T1 und T2 über alle Probanden verglichen. Es wurden folgende Nullhypothesen überprüft:

In den einzelnen Subterritorien unterscheiden sich die gemittelten Zeitverläufe der BOLD-Antwort der signifikant aktivierten Voxel beider Bedingungen nicht signifikant.

Das Maximum des gemittelten Zeitverlaufes der BOLD-Antwort der Segregationsbedingung unterscheidet sich nicht signifikant zwischen dem medialen und dem lateralen Teil von T1 und T2.

3.5.2.2. Kontrollexperiment fMRT

Das Kontrollexperiment wurde durchgeführt, um für das Hauptexperiment potentielle Effekte des Unterschiedes in der physikalischen Präsentationsrate zwischen der Segregations- und der Kontrollbedingung auszuschließen. Die statistische Analyse umfasste zum einen denselben Vergleich zwischen der Aktivierung der Kontroll- und der Segregationsbedingung, wie er auch für das Hauptexperiment durchgeführt wurde. Diesem Vergleich lag die Hypothese zugrunde, dass sich im Kontrollexperiment ähnliche segregationsspezifische Effekte zeigen wie im Hauptexperiment. In den AC bzw. auditorischen Territorien, die einen segregationsspezifischen Effekt im Hauptexperiment zeigten, wurde daher ein einseitiger T-Test für gepaarte Stichproben angewendet. In den anderen Territorien, für die keine Hypothese in Bezug auf segregationsspezifische Aktivierung bestand, erfolgte eine zweiseitige Testung. Es wurde die Nullhypothese getestet, dass die Aktivierung (IWV) der gesamten AC und der auditorischen Territorien beider Hemisphären keine signifikanten Unterschiede zwischen der Segregations- und der Kontrollbedingung zeigen.

Des Weiteren wurden die Aktivierungen der Kontrollbedingungen zwischen dem Haupt- und dem Kontroll-fMRT-Experiment statistisch verglichen. Mittels eines zweiseitigen T-Testes für unabhängige Stichproben wurde die Nullhypothese überprüft, dass die Aktivierung (IWV) der gesamten AC und der einzelnen auditorischen Territorien beider Hemisphären keine signifikanten Unterschiede zwischen den Kontrollbedingungen des Haupt- und des Kontrollexperimentes zeigen.

3.6. Statistischer Vergleich der Studien II und III (Hauptexperiment)

Verhaltensdaten

Die Verhaltensdaten der Studien II und III (Hauptexperiment) sollten statistisch verglichen werden, um auszuschließen, dass Aktivierungsunterschiede zwischen den Studien auf Leistungsunterschiede bei der Aufgabelösung, Zieltöne mit erhöhtem Pegel (SPL) zu detektieren, zurückzuführen sind. Der Sensitivitätsindex d' und die Reaktionszeiten der Kontroll- und der Segregationsbedingung wurden zwischen den Studien mittels eines zweiseitigen T-Testes für unabhängige Stichproben verglichen. Es wurden die Nullhypothesen überprüft, dass sich der Sensitivitätsindex d' und die Reaktionszeiten der Kontroll- und der Segregationsbedingung nicht signifikant zwischen den Studien unterscheiden.

Vergleich der Aktivierungsdaten

Der Vergleich der Aktivierungsdaten der Studien II und III (Hauptexperiment) diente dazu, merkmalsunabhängige, spezifisch auf auditorischer Stream Segregation beruhender Effekte von denen abzugrenzen, die vom auditiven Merkmal abhängig sind, das zum Segregieren benutzt wurde. Da beide Studien in separaten Sitzungen und mit unterschiedlichen Probanden durchgeführt wurden, konnten die Daten nicht direkt statistisch verglichen werden. Es wurde daher für jedes Territorium eine Normierung der Einzelstudien Daten auf der Grundlage der Differenzbildung zwischen der Aktivierung (IWW) der Kontroll- und der Segregationsbedingung durchgeführt. Die Differenzen wurden mittels eines zweiseitigen T-Testes für unabhängige Stichproben verglichen. Es wurde folgende Nullhypothese überprüft:

In den einzelnen auditorischen Territorien unterscheiden sich die Differenzen der Aktivierung (IWW) zwischen der Kontroll- und der Segregationsbedingung nicht signifikant zwischen den Studien II und III (Hauptexperiment).

4. Ergebnisse

4.1. Studie I: Simultanes Maskieren

4.1.1. Ergebnisse der Analyse der Aktivierung in den individuellen ROI

Im folgenden Abschnitt sind die wichtigsten Ergebnisse der statistischen Einzelvergleiche zwischen und innerhalb der Stimulationsbedingungen beschrieben. In Abb. 5 ist die Stärke der Aktivierung (IWV) während der Stimulationsbedingungen am Beispiel der Gesamtaktivierung der AC dargestellt. Eine vollständige Darstellung der Ergebnisse der statistischen Tests ist im Anhang in Form von Tabellen zu finden.

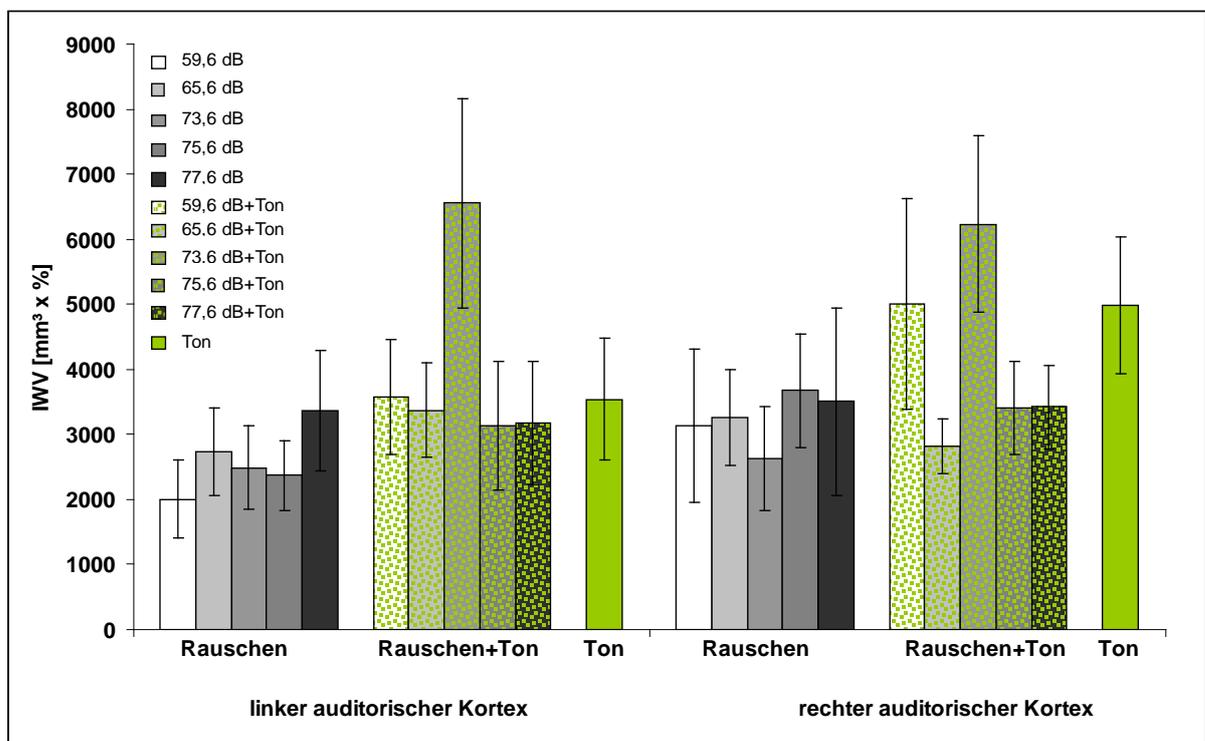


Abb. 5: Darstellung der Stärke der Aktivierung (IWV) während der Stimulationsbedingungen am Beispiel der gesamten AC. Die signifikanten Unterschiede der Aktivierung (IWV) zwischen und innerhalb der Stimulationsbedingungen sind in den Abschnitten zu den Einzelvergleichen zu finden.

Vergleich der Unterbedingungen „Rauschen“ und der Bedingung „Ton“

Die statistische Auswertung mittels des T-Testes zeigte für den rechten AC eine signifikant stärkere Aktivierung während der Präsentation des harmonischen Tonkomplexes im Vergleich zur Präsentation des Weißen Rauschens bei einem Pegel von 73,6 dB (SPL) ($t = 2,76$, $p = 0,03$). In Tabelle 1 ist dieser Effekt für die einzelnen Territorien differenziert nach den Pegeln (SPL) des Weißen Rauschens dargestellt.

Tabelle 1

Signifikante Ergebnisse des statistischen Vergleiches zwischen den Unterbedingungen <i>Rauschen</i> und der Bedingung <i>Ton</i> (Ton > Rauschen)				
Territorien	59,6 dB	73,6 dB	75,6 dB	77,6 dB
T1 links		$t = 2,46$ $p = 0,05$		
TA rechts		$t = 2,83$ $p = 0,03$	$t = 3,25$ $p = 0,02$	$t = 2,41$ $p = 0,05$
T3 rechts	$t = 2,46$ $p = 0,05$	$t = 3,73$ $p = 0,01$	$t = 3,82$ $p = 0,01$	

Die Ergebnisse der T-Tests sind im Anhang in Tab. A 1 vollständig aufgeführt.

Vergleich der Unterbedingungen „Rauschen“ und der Unterbedingungen „Rauschen+Ton“

Die statistische Auswertung mittels des T-Testes zeigte für den linken ($t = 2,95$, $p = 0,03$) und den rechten ($t = 4,03$, $p = 0,01$) AC eine signifikant stärkere Aktivierung während der Präsentation des harmonischen Tonkomplexes maskiert mit Weißem Rauschen mit einem Pegel von 73,6 dB (SPL) im Vergleich zur reinen Präsentation des Weißen Rauschens mit demselben Pegel. Im rechten AC zeigte sich dieser Effekt ebenfalls für einen Pegel des Weißen Rauschens von 59,6 dB (SPL) ($t = 2,61$,

$p = 0,04$). In Tabelle 2 ist dieser Effekt für die einzelnen auditorischen Territorien differenziert nach den Pegeln (SPL) des Weißen Rauschens dargestellt.

Tabelle 2

Signifikante Ergebnisse des statistischen Vergleiches zwischen den Unterbedingungen <i>Rauschen</i> und <i>Rauschen+Ton</i> (Rauschen + Ton > Rauschen)			
Territorien	59,6 dB	65,6 dB	73,6 dB
T1 links			t = 3,13 p = 0,02
T2 links		t = 3,43 p = 0,01	t = 3,02 p = 0,02
T3 links			t = 2,46 p = 0,05
TA rechts			t = 3,21 p = 0,02
T1 rechts			t = 3,26 p = 0,02
T2 rechts			t = 3,58 p = 0,01
T3 rechts	t = 2,92 p = 0,03		t = 3,29 p = 0,02

Im rechten T1 zeigte sich für den Pegel des Weißen Rauschens von 75,6 dB (SPL) der entgegen gesetzte Effekt, dass die reine Rauschpräsentation zu einer signifikant stärkeren Aktivierung führte als das maskierende Weiße Rauschen ($t = 2,91$, $p = 0,03$).

Die Ergebnisse der T-Tests sind im Anhang in Tab. A 2 vollständig aufgeführt.

Vergleich der Unterbedingungen „Rauschen+Ton“ und der Bedingung „Ton“

Die statistische Auswertung mittels des T-Testes zeigte für den linken AC eine signifikant stärkere Aktivierung ($t = 3,62$, $p = 0,01$) während der Präsentation des harmonischen Tonkomplexes maskiert mit Weißem Rauschen mit einem Pegel von 73,6 dB (SPL) im Vergleich zur unmaskierten Präsentation des harmonischen Tonkomplexes. Dieser Effekt zeigte sich für denselben Pegel des Weißen Rauschens in den auditorischen Territorien T1 ($t = 2,88$, $p = 0,03$), T2 ($t = 3,69$, $p = 0,01$) und T3 ($t = 3,26$, $p = 0,02$) des linken AC. Im Territorium TA des rechten AC wurde für die Pegel 65,6 dB ($t = 2,71$, $p = 0,04$) und 75,6 dB (SPL) ($t = 2,85$, $p = 0,03$) des Weißen Rauschens der entgegen gesetzte Effekt gefunden mit einer stärkeren Aktivierung bei unmaskierter Präsentation des harmonischen Tonkomplexes im Vergleich zur Maskierung mit Weißem Rauschen.

Die Ergebnisse der T-Tests sind im Anhang in Tab. A 3 vollständig aufgeführt.

Interner Vergleich der Unterbedingungen „Rauschen“ mittels T-Test

Die statistische Auswertung mittels des T-Testes zeigte weder im linken noch im rechten AC signifikante Unterschiede zwischen der Aktivierung bei Präsentation des Weißen Rauschens in unterschiedlichen Pegeln (SPL). Für die Einzelterritorien war ausschließlich im Territorium T1 ($t = 3,01$, $p = 0,02$) des rechten AC eine signifikant stärkere Aktivierung bei einem Pegel von 75,6 dB (SPL) des Weißen Rauschens im Vergleich zu 59,6 dB (SPL) zu finden.

Die Ergebnisse der T-Tests sind im Anhang in Tab. A 4 für den linken und in Tab. A 5 für den rechten AC vollständig aufgeführt.

Korrelationsanalyse zwischen Aktivierung (IWW) und Pegel (SPL) des Weißen Rauschens

Die Pearson-Korrelations-Analyse zeigte bei keinem Probanden einen signifikanten linearen Zusammenhang zwischen der Aktivierung (IWW) in den Territorien der AC und dem Pegel (SPL) des Weißen Rauschens.

Interner Vergleich der Unterbedingungen „Rauschen+Ton“ mittels T-Test

Die statistische Auswertung mittels des T-Testes zeigte für den linken ($t = 2,43$, $p = 0,05$) und den rechten ($t = 2,53$, $p = 0,05$) AC eine signifikant stärkere Aktivierung bei Maskierung des harmonischen Tonkomplexes mit Weißem Rauschen mit einem

Pegel von 73,6 dB (SPL) im Vergleich zur Maskierung mit Weißem Rauschen mit einem Pegel von 65,6 dB (SPL). Im linken AC war die Aktivierung bei einem Pegel von 73,6 dB (SPL) des Weißen Rauschens ebenfalls stärker als bei den Pegeln 75,6 dB (SPL) ($t = 3,21$, $p = 0,02$) und 77,6 dB (SPL) ($t = 2,47$, $p = 0,05$). In den Territorien des linken AC zeigten sich folgende statistisch signifikante Unterschiede zwischen den Aktivierungen der einzelnen Unterbedingungen:

Territorium TA: 59,6 dB (SPL) > 75,6 dB (SPL) ($t = 2,82$, $p = 0,03$)

Territorium T1: 65,6 dB (SPL) > 59,6 dB (SPL) ($t = 2,50$, $p = 0,05$)
 65,6 dB (SPL) > 75,6 dB (SPL) ($t = 3,55$, $p = 0,01$)
 65,6 dB (SPL) > 77,6 dB (SPL) ($t = 3,18$, $p = 0,02$)
 73,6 dB (SPL) > 59,6 dB (SPL) ($t = 2,72$, $p = 0,04$)
 73,6 dB (SPL) > 75,6 dB (SPL) ($t = 2,83$, $p = 0,03$)

Territorium T2: 73,6 dB (SPL) > 75,6 dB (SPL) ($t = 3,53$, $p = 0,01$)
 73,6 dB (SPL) > 77,6 dB (SPL) ($t = 2,7$, $p = 0,04$).

In den Territorien des rechten AC zeigten sich folgende statistisch signifikante Unterschiede zwischen den Aktivierungen der einzelnen Unterbedingungen:

Territorium TA: 73,6 dB (SPL) > 75,6 dB (SPL) ($t = 2,84$, $p = 0,03$)

Territorium T1: 73,6 dB (SPL) > 65,6 dB (SPL) ($t = 2,79$, $p = 0,03$)
 73,6 dB (SPL) > 75,6 dB (SPL) ($t = 3,31$, $p = 0,02$)

Territorium T2: 73,6 dB (SPL) > 59,6 dB (SPL) ($t = 2,55$, $p = 0,04$)
 73,6 dB (SPL) > 65,6 dB (SPL) ($t = 2,76$, $p = 0,03$)
 73,6 dB (SPL) > 77,6 dB (SPL) ($t = 2,84$, $p = 0,03$).

Die Ergebnisse der T-Tests sind im Anhang in Tab. A 6 für den linken und in Tab. A 7 für den rechten AC vollständig aufgeführt.

Korrelationsanalyse zwischen Aktivierung (IWW) und Pegel (SPL) des Weißen Rauschens

Die Pearson-Korrelations-Analyse zeigte bei einem einzigen Probanden einen signifikanten linearen Zusammenhang mit sinkender Aktivierung (IWW) bei steigendem Pegel (SPL) des Weißen Rauschens im gesamten rechten AC ($r = -0,92$, $p = 0,03$) und dem Territorium T3 des rechten AC ($r = -0,93$, $p = 0,02$).

4.2. Studie II: Auditorische Stream Segregation basierend auf Klangfarbe

Verhaltensdaten

Der Chi²-Test ergab für alle Probanden, dass sie in beiden Bedingungen die Aufgabe, die Zieltöne mit erhöhtem Pegel (SPL) anzuzeigen, nicht per Zufall lösten. Die Probanden erfüllten die Aufgabe in der Kontrollbedingung etwas besser als in der Segregationsbedingung, angezeigt durch die im Trend größeren Sensitivitätsindices der Probanden in der Kontrollbedingung ($t = 1,95$, $p = 0,07$). Während der Kontrollbedingung reagierten die Probanden signifikant schneller auf die Zieltöne als während der Segregationsbedingung ($t = 2,33$, $p = 0,03$).

Statistische Analyse der Aktivierungen in individuellen ROI

Die statistische Auswertung mittels des T-Testes zeigte eine signifikant stärkere Gesamtaktivierung (IWW) des linken AC ($t = 3,54$, $p = 0,003$) während der Segregationsbedingung im Vergleich zur Kontrollbedingung (siehe Abb. 6 A). Im rechten AC war kein signifikanter Unterschied der Gesamtaktivierung zwischen den Stimulationsbedingungen zu finden ($t = 0,92$, $p = 0,37$). Die Analyse der einzelnen ROI ergab eine signifikant stärkere Aktivierung in den Territorien T2 ($t = 2,58$, $p = 0,02$) und T3 ($t = 3,22$, $p = 0,01$) der linken Hemisphäre während der Segregationsbedingung im Vergleich zur Kontrollbedingung (siehe Abb. 6 B). In den Territorien TA und T1 der linken Hemisphäre und allen Territorien der rechten Hemisphäre unterschieden sich die Stimulationsbedingungen nicht signifikant (TA links: $t = 1,17$, $p = 0,26$; T1 links: $t = 1,81$, $p = 0,09$; TA rechts: $t = 1,69$, $p = 0,11$; T1 rechts: $t = 0,52$, $p = 0,61$; T2 rechts: $t = 0,35$, $p = 0,73$; T3 rechts: $t = 0,79$, $p = 0,44$). Ein Beispiel für das Aktivierungsmuster eines Probanden ist in Abb. 7 dargestellt.

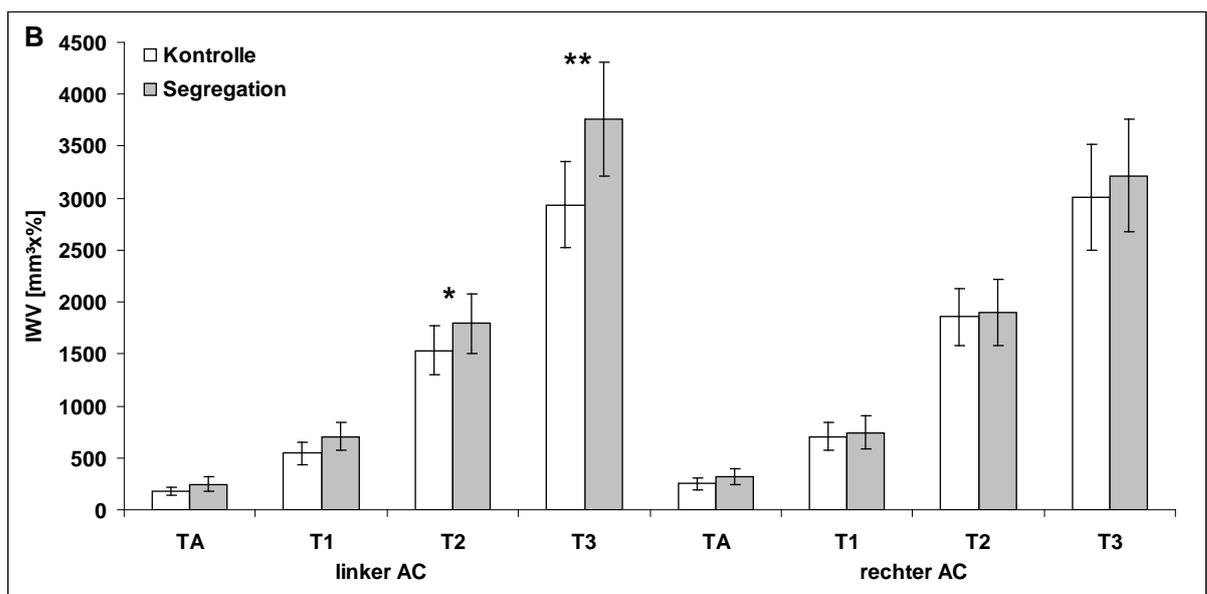
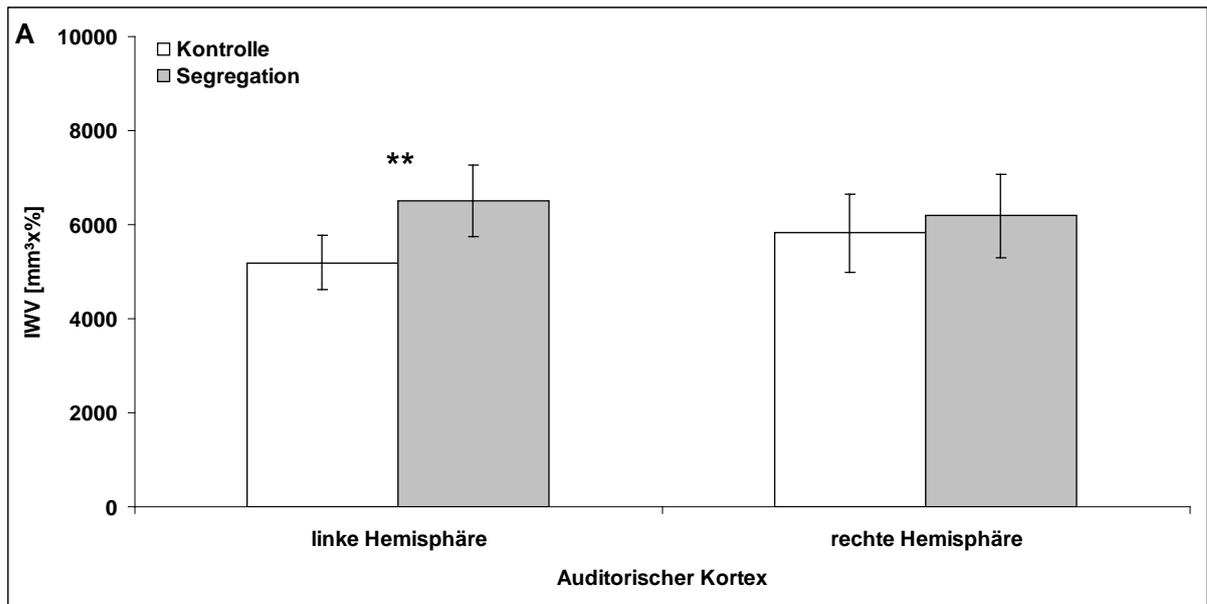


Abb. 6: Aktivierung (A) der auditorischen Kortizes und (B) der auditorischen Territorien während der Kontroll- und Segregationsbedingung. Ein signifikanter Anstieg der Aktivierung (IWW) zeigt sich im linken AC (A) und im Speziellen in den Territorien T2 und T3 der linken Hemisphäre (B) während der Segregationsbedingung im Vergleich zur Kontrollbedingung.

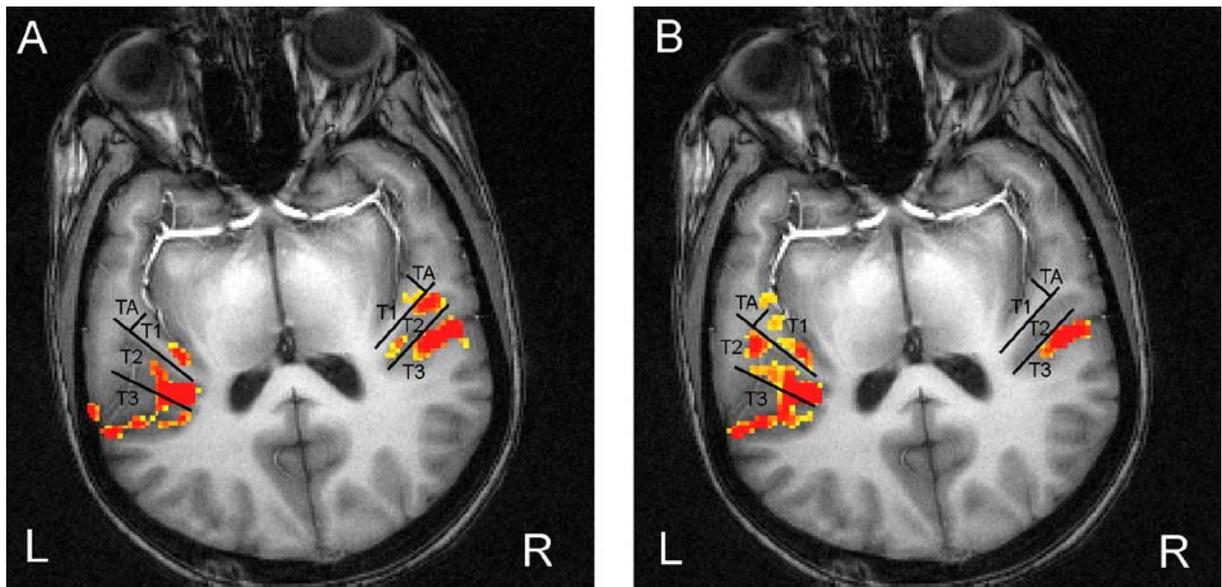


Abb. 7: Aktivierungsbeispiel eines Probanden für (A) die Kontroll- und (B) die Segregationsbedingung. Signifikant aktivierte Voxel ($p < 0.05$) sind auf einer logarithmischen Farbskala von gelb nach rot codiert und in einer Schicht dargestellt. Die schwarzen Linien stellen schematisch die Grenzen zwischen den Territorien dar. Das Beispiel zeigt deutlich die stärkere Aktivierung des linken AC, im Besonderen der posterior gelegenen Territorien T2 und T3, in der Segregationsbedingung (B) im Vergleich zur Kontrollbedingung (A). Im Gegensatz dazu ist die Aktivierung im rechten AC in der Kontrollbedingung geringer (TA, T1, T2) als in der Segregationsbedingung bzw. bleibt nahezu konstant (T3).

4.3. Studie III: Auditorische Stream Segregation basierend auf Tonhöhe

4.3.1. Hauptexperiment fMRT

Verhaltensdaten

Der Chi²-Test ergab, dass 10 der 11 Probanden in beiden Bedingungen die Aufgabe nicht per Zufall lösten. Die Daten des Probanden, der dieses Kriterium nicht erfüllte, wurden von der statistischen Analyse der Verhaltensdaten und der funktionellen Daten ausgeschlossen.

Die Sensitivitätsindices und die Reaktionszeiten unterschieden sich nicht signifikant zwischen der Kontroll- und der Segregationsbedingung ($t = 1,38$, $p = 0,20$; $t = 0,3$, $p = 0,77$).

Statistische Analyse der Aktivierungen in individuellen ROI

Die statistische Auswertung mittels des T-Testes zeigte eine signifikant stärkere Gesamtaktivierung (IWW) des linken AC ($t = 4,03$, $p = 0,003$) während der Segregationsbedingung im Vergleich zur Kontrollbedingung (siehe Abb. 8 A). Im rechten AC fand sich zwischen den Bedingungen kein signifikanter Unterschied der Gesamtaktivierung ($t = 0,39$, $p = 0,71$). Die Analyse der einzelnen ROI ergab eine signifikant stärkere Aktivierung in allen vier Territorien der linken Hemisphäre während der Segregationsbedingung im Vergleich zur Kontrollbedingung (TA: $t = 3,85$, $p = 0,004$; T1: $t = 3,48$, $p = 0,01$; T2: $t = 2,32$, $p = 0,05$; T3: $t = 2,26$, $p = 0,05$). In den Territorien des rechten AC zeigte sich kein Unterschied zwischen den Stimulationsbedingungen (TA: $t = 0,58$, $p = 0,57$; T1: $t = 0,04$, $p = 0,97$; T2: $t = 0,09$, $p = 0,93$; T3: $t = 1,01$, $p = 0,34$). Die Stärke der Aktivierung der einzelnen Territorien ist in Abb. 8 B dargestellt. Ein Beispiel für das Aktivierungsmuster eines Probanden ist in Abb. 9 zu sehen.

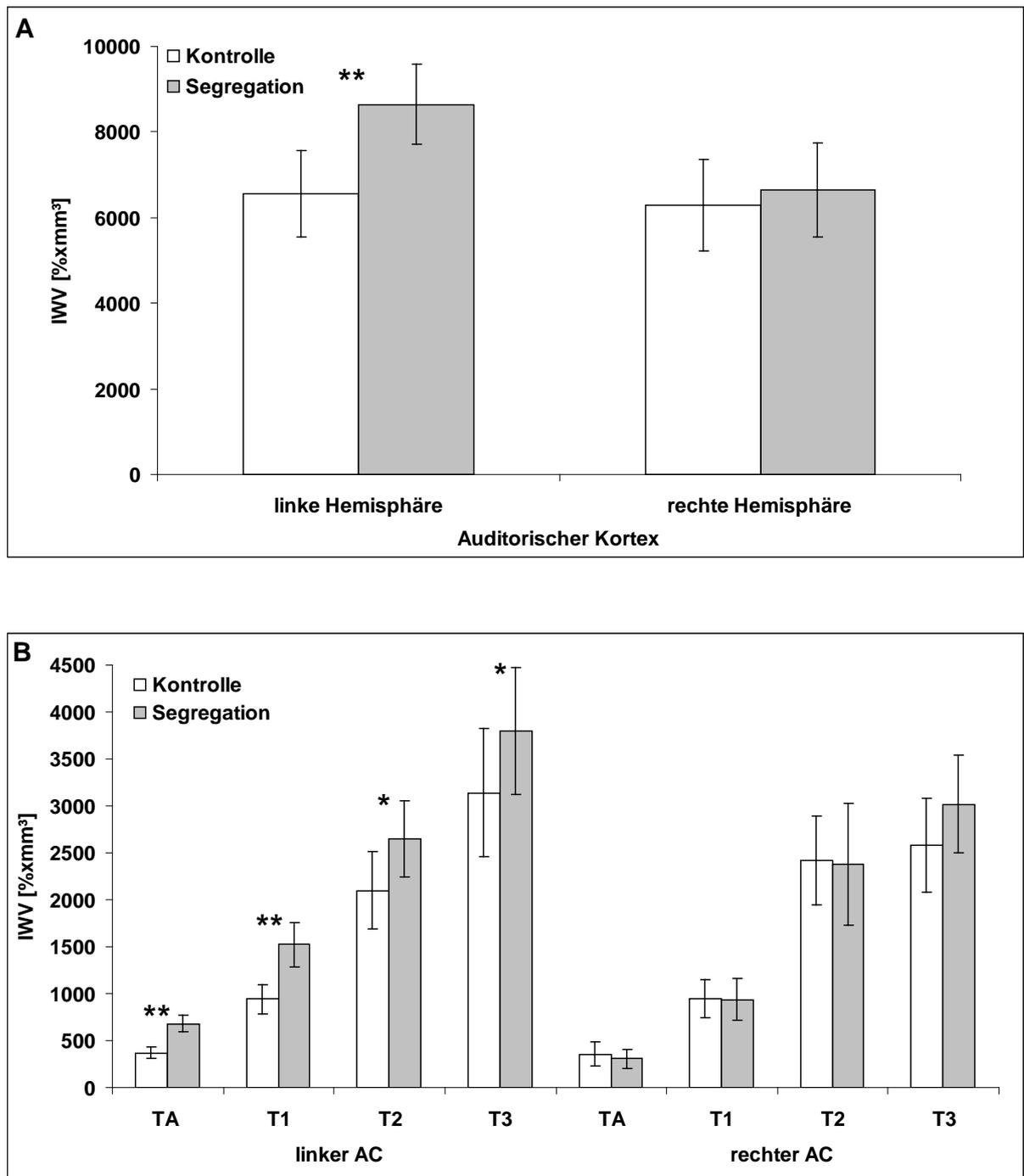


Abb. 8: Aktivierung (A) der auditorischen Kortizes und (B) der auditorischen Territorien während der Kontroll- und Segregationsbedingung. (A) Ein signifikanter Anstieg der Aktivierung (IWV) zeigt sich im linken AC während der Segregationsbedingung im Vergleich zur Kontrollbedingung. (B) Dieser Effekt ist in allen auditorischen Territorien der linken Hemisphäre zu beobachten.

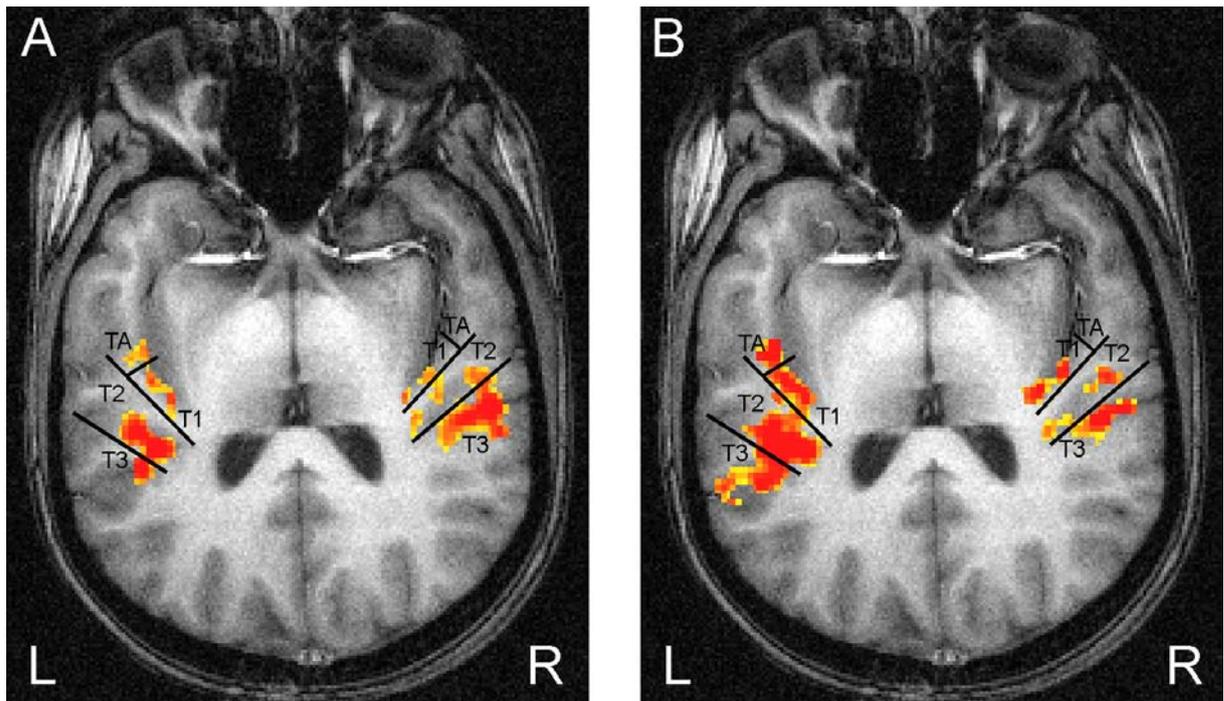


Abb. 9: Aktivierungsbeispiel eines Probanden für (A) die Kontroll- und (B) die Segregationsbedingung. Signifikant aktivierte Voxel ($p < 0.05$) sind auf einer logarithmischen Farbskala von gelb nach rot codiert und in einer Schicht dargestellt. Die schwarzen Linien stellen schematisch die Grenzen zwischen den Territorien dar. Das Beispiel zeigt deutlich die stärkere Aktivierung aller Territorien des linken AC in der Segregationsbedingung (B) im Vergleich zur Kontrollbedingung (A). Die Aktivierung im rechten AC bleibt dagegen in beiden Bedingungen nahezu konstant.

Definition der Subterritorien von T1 und T2

Die Sichtung der statistischen Aktivierungskarten auf dem Heschl'schen Gyrus der linken Hemisphäre ergab, dass sich entlang seiner anteromedialen Flanke im Territorium T1 und entlang seiner posterolateralen Flanke im Territorium T2 distinkte Aktivierungscluster abbildeten. Im Territorium T2 zeigten alle 10 Probanden zwei klar abtrennbare Aktivierungscluster. Im Territorium T1 waren bei acht von zehn Probanden zwei Aktivierungscluster vorhanden. Die verbleibenden zwei Probanden zeigten nur ein Aktivierungscluster, das sich im lateralen Teil des Territoriums T1 befand. Bei drei der 10 Probanden war ein drittes Cluster an der Basis des Heschl'schen Gyrus erkennbar. Da sich dieses Cluster jedoch nur bei einer so geringen Anzahl der Probanden zeigte, wurde es dem medialen Cluster zugeordnet.

Entsprechend der Lage und Ausprägung der Aktivierungscluster innerhalb der vordefinierten Territorien T1 und T2 wurde eine Unterteilung in die Subterritorien T1 und T2 medial und lateral vorgenommen (siehe Abb. 10). Bei den zwei Probanden, die im Territorium T1 nur ein Cluster zeigten, orientierte sich die Abgrenzung zwischen medialem und lateralem Teil allein an dessen Lage und Ausprägung.

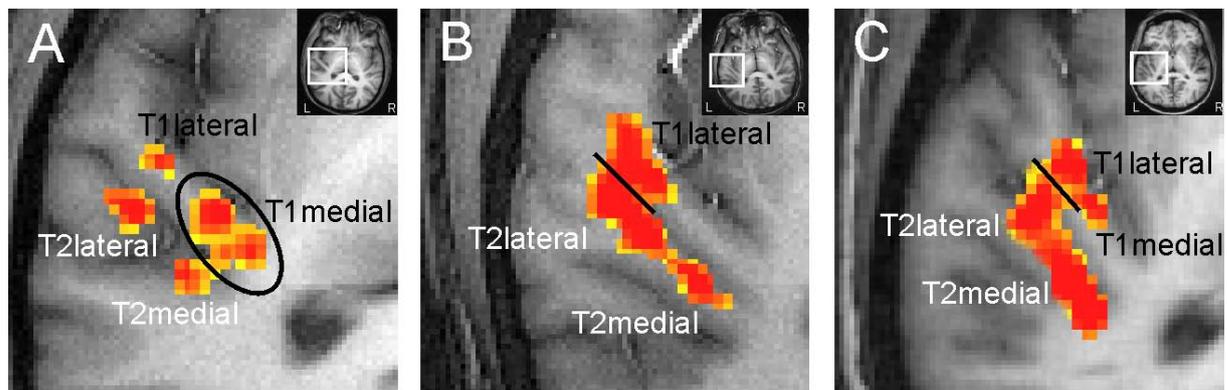


Abb. 10: Definition der Subterritorien. Die distinkten Aktivierungscluster in den Territorien T1 (auf dem Heschl'schen Gyrus) und T2 (graue Substanz um den Heschl'schen Sulcus) des linken AC jedes einzelnen Probanden wurden für eine weitere Parzellierung in einen medialen und lateralen Teil genutzt. Die Darstellungen umfassen den detaillierten Bildausschnitt mit dem Heschl'schen Gyrus und Sulcus sowie die originale Ausgangsschicht. In A ist das Beispiel eines Probanden dargestellt, dessen medialer Anteil des Territoriums T1 zwei distinkte Cluster vorweist. Die Abbildung B zeigt ein Beispiel des Auftretens von nur einem Aktivierungscluster innerhalb des Territoriums T1. In Abbildung C ist ein Beispiel mit jeweils einem Cluster im medialen und lateralen Teil der Territorien T1 und T2 zu sehen.

Statistische Analyse der Aktivierung in den Subterritorien

Der Vergleich der Aktivierung (IWW) zwischen den Stimulationsbedingungen mittels des T-Testes zeigte eine signifikant stärkere Aktivierung in den Subterritorien T1 lateral ($t = 3,33$, $p = 0,01$), T1 medial ($t = 2,27$, $p = 0,05$) und T2 lateral ($t = 2,61$, $p = 0,03$) der linken Hemisphäre während der Segregationsbedingung gegenüber der Kontrollbedingung. Im Territorium T2 medial war kein signifikanter Unterschied zu finden ($t = 0,98$, $p = 0,35$).

Ein ähnliches Bild ergab die Analyse des mittleren Zeitverlaufes der BOLD-Antwort mittels des ALM. In T1 lateral und medial sowie in T2 lateral war die BOLD-Antwort während der Segregationsbedingung signifikant stärker als bei der Kontrollbedingung

(T1 lateral: $t = 3,45$, $p = 0,001$; T1 medial: $t = 3,55$, $p = 0,0004$; T2 lateral: $t = 2,76$, $p = 0,01$); in T2 medial war dieser Effekt nicht zu finden (T2 medial: $t = 0,65$, $p = 0,52$).

Das Maximum des mittleren Zeitverlaufes der BOLD-Antwort der Segregationsbedingung unterschied sich signifikant zwischen dem medialen und lateralen Teil von T2 ($t = 3,41$, $p = 0,01$) mit einer stärkeren BOLD-Antwort im lateralen als im medialen Teil. Für das Territorium T1 war dieser Vergleich nicht signifikant ($F(1, 7)$, $t = 1,31$, $p = 0,21$). Der Zeitverlauf der BOLD-Antwort in beiden Bedingungen ist in Abb. 11 für alle Subterritorien dargestellt.

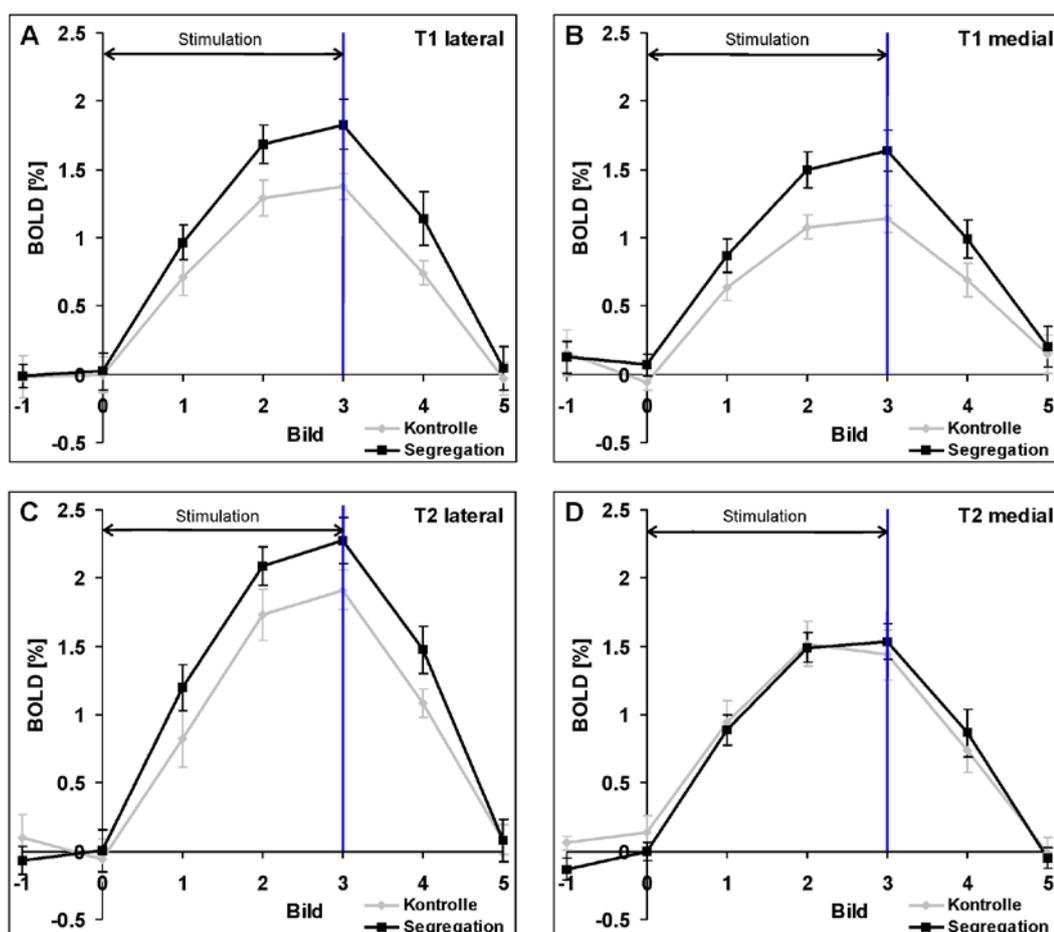


Abb. 11: Zeitverlauf der BOLD-Antworten während der Segregations- und der Kontrollbedingung im lateralen und medialen T1 (A, B) und T2 (C, D). Im Vergleich zur Kontrollbedingung sind während der Segregationsbedingung im lateralen und medialen T1 sowie im lateralen T2 signifikant stärkere BOLD-Antworten zu sehen. Das Maximum des mittleren Zeitverlaufes der BOLD-Antwort ist während der Segregationsbedingung im lateralen Teil von T2 signifikant größer als im medialen Teil.

4.3.2. Kontrollexperiment fMRT

Die Gesamtaktivierung des linken AC war in der Segregationsbedingung signifikant stärker als in der Kontrollbedingung ($t = 3,78$, $p = 0,005$). In der ROI-Analyse zeigte sich dieser Effekt in den Territorien T2 ($t = 2,59$, $p = 0,03$) und T3 ($t = 2,43$, $p = 0,04$) des linken AC und als Trend ($p < 0,1$) in den Territorien TA ($t = 2,10$, $p = 0,07$) und T1 ($t = 1,94$, $p = 0,09$) des linken AC. Im rechten AC zeigte der Vergleich zwischen den Bedingungen keine signifikanten Effekte, weder im gesamten AC noch in den einzelnen Territorien ($p < 0,16$).

Die Kontrollbedingungen des Haupt- und des Kontrollexperimentes wiesen trotz unterschiedlicher Präsentationsraten eine ähnliche globale und territoriale Aktivierung im AC auf (siehe Tabelle 3).

Tabelle 3

Ergebnisse des statistischen Vergleiches zwischen den Kontrollbedingungen des Haupt- und des Kontroll-fMRT-Experimentes

Territorien	links	rechts
gesamter AC	$t = 0,54$, $p = 0,60$	$t = 1,21$, $p = 0,24$
TA	$t = 0,85$, $p = 0,41$	$t = 0,87$, $p = 0,40$
T1	$t = 0,05$, $p = 0,96$	$t = 1,10$, $p = 0,29$
T2	$t = 0,13$, $p = 0,90$	$t = 0,29$, $p = 0,77$
T3	$t = 0,87$, $p = 0,40$	$t = 1,71$, $p = 0,11$

4.4. Vergleich der Studien II und III (Hauptexperiment)

Verhaltensdaten

Die statistische Analyse der Verhaltensdaten ergab, dass die Aufgabe, Zieltöne mit erhöhtem Pegel (SPL) zu detektieren, in beiden Studien mit ähnlicher Leistung bewältigt wurde. Die Sensitivitätsindices (d') und die Reaktionszeiten der Kontroll- und der Segregationsbedingung unterschieden sich nicht signifikant zwischen den Studien II und III (Hauptexperiment). Einzig die Reaktionszeiten der Kontrollbedingungen zeigten im Trend eine schnellere Reaktion auf die Zieltöne in Studie II im Vergleich zu Studie III. Die Ergebnisse des statistischen Vergleiches zwischen den Verhaltensdaten der Studien II und III (Hauptexperiment) sind in Tabelle 4 dargestellt.

Tabelle 4

Ergebnisse des statistischen Vergleiches zwischen den Verhaltensdaten der Studien II und III (Hauptexperiment).
Der Trend ($p < 0,1$) ist grau gekennzeichnet.

Bedingung	Reaktionszeit	Sensitivitätsindex
Kontrolle	$t = 1,97, p = 0,06$	$t = 0,12, p = 0,91$
Segregation	$t = 0,92, p = 0,37$	$t = 0,21, p = 0,84$

Vergleich der Aktivierungsdifferenzen der Stimulationsbedingungen

Die Differenz der Aktivierung (IWW) zwischen der Segregations- und der Kontrollbedingung wurde für jedes Territorium mittels eines zweiseitigen T-Testes für unabhängige Stichproben auf Unterschiede zwischen den Studien II und III getestet. Für die Territorien TA und T1 des linken AC sind die Aktivierungsdifferenzen in Studie III signifikant größer als in Studie II (TA: $t = 2,45, p = 0,02$; T1: $t = 2,40, p = 0,02$, siehe Abb. 12). Es ist kein signifikanter Unterschied der Aktivierungsdifferenzen zwischen beiden Studien in den Territorien T2 ($t = 1,34$,

$p = 0,19$) und T3 ($t = 0,44$, $p = 0,67$) des linken AC und in den Territorien TA ($t = 1,44$, $p = 0,16$), T1 ($t = 0,27$, $p = 0,79$), T2 ($t = 0,23$, $p = 0,82$) und T3 ($t = 0,49$, $p = 0,63$) des rechten AC zu finden.

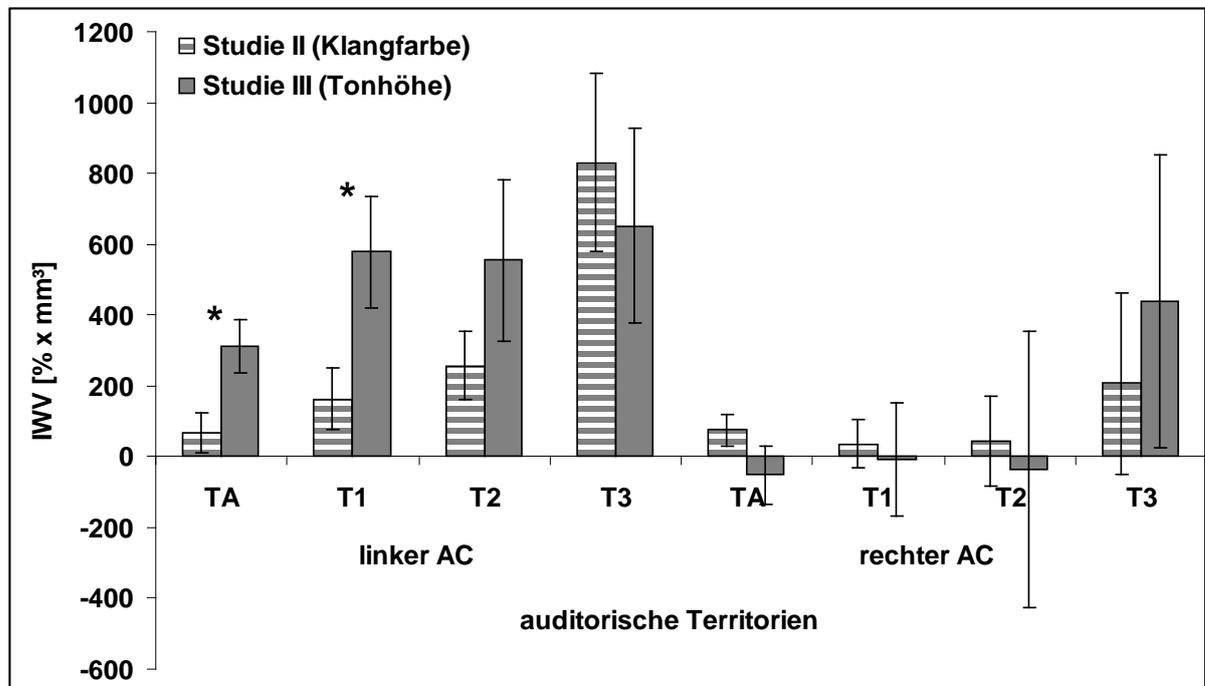


Abb. 12: Differenz der Aktivierung (IWW) zwischen Segregations- und Kontrollbedingung in den Studien II und III. In den Territorien TA und T1 des linken AC sind die Aktivierungsdifferenzen in Studie III signifikant größer als in Studie II.

5. Diskussion

5.1. Studie I: Simultanes Maskieren

5.1.1. Die Ergebnisse der Studie I im Kontext anderer Arbeiten

In Studie I der vorliegenden Arbeit sollte die neuronale Verarbeitung des simultanen Maskierens als ein Aspekt der auditiven Wahrnehmung in komplexen akustischen Situationen untersucht werden. Im Speziellen wurde unter Verwendung eines parametrischen Versuchsansatzes der Einfluss der Stärke der Maskierung auf die Aktivierung im AC getestet.

In der Gruppenanalyse konnte kein linearer Zusammenhang zwischen dem Pegel (SPL) des Weißen Rauschens als Maskierer und der Aktivierung im AC festgestellt werden. Der Vergleich der einzelnen Maskierungsbedingungen zeigte jedoch eine nahezu exklusive, signifikant stärkere Aktivierung bei Maskierung des harmonischen Tonkomplexes mit einem Pegel des Weißen Rauschens von 73 dB SPL gegenüber allen anderen Pegeln. Die Vergleichspegel, die eine signifikant geringere Aktivierung als bei 73 dB SPL bewirkten, variierten zwischen den Kortizes und Territorien. Übereinstimmend für beide AC war jedoch, dass sich die stärkere Aktivierung bei einem Pegel von 73 dB SPL fast ausschließlich auf die Territorien T1 und T2 beschränkte, und dass das Territorium T3 von diesem Effekt ausgenommen war. Dieses Ergebnis lässt eine territorienspezifische Abhängigkeit der Aktivierung vom Pegel (SPL) des maskierenden Rauschens vermuten. Unterstützt wird diese Interpretation durch die Ergebnisse der Studie von Brechmann et al. (2002), die eine Pegelabhängigkeit (SPL) der Aktivierung in den Territorien T1 und T2 und eine Unabhängigkeit der Aktivierung vom Pegel (SPL) der verwendeten FM im Territorium T3 zeigten. Andererseits konnten in Studie I bei reiner Präsentation des Weißen Rauschens, bis auf eine zu vernachlässigende Ausnahme, keine Unterschiede zwischen der Aktivierung auf die einzelnen Pegel (SPL) festgestellt werden. Der beobachtete Effekt des Maskierungspegels von 73 dB SPL könnte demnach spezifisch in der Funktion des Weißen Rauschens als Maskierer begründet sein bzw. in einer Kombination aus Funktion und Stärke der Maskierung. Diese Annahme scheint außerdem dadurch unterstützt zu werden, dass sich der spezifische Effekt dieses Maskierungspegels sowohl im Vergleich zwischen den reinen

Rauschbedingungen und den Maskierungsbedingungen als auch im Vergleich zwischen Maskierungsbedingungen und reiner Präsentation des Zielreizes (harmonischer Tonkomplex) wieder fand. Maskierungs- und Rauschbedingungen zeigten vorwiegend bei einem Pegel des Weißen Rauschens von 73,6 dB SPL Unterschiede in der Gesamtaktivierung der AC als auch in der territorialen Aktivierung beider Hemisphären. Beim Vergleich zwischen Maskierungsbedingungen und harmonischem Tonkomplex beschränkte sich der Effekt dieses Pegels jedoch nur auf die linke Hemisphäre mit einer stärkeren Aktivierung im gesamten linken AC und in dessen Einzelterritorien T1, T2, T3 bei Maskierung des harmonischen Tonkomplexes. Umgekehrt zeigte der Vergleich zwischen dem unmaskierten harmonischen Tonkomplex und reiner Präsentation des Rauschens fast ausschließlich im rechten AC eine stärkere Aktivierung auf den harmonischen Tonkomplex gegenüber einigen verwendeten Rauschpegeln (SPL). Diese Dissoziation deutet auf einen spezifischen Einfluss der Verarbeitung des harmonischen Tonkomplexes in Abhängigkeit von den Stimulationsbedingungen hin. In vergleichbaren Studien am Menschen wurde bisher überwiegend der Einfluss von simultaner Maskierung mit breitbandigem Rauschen auf die neuronale Verarbeitung von Sprachstimuli als Zielreiz untersucht (Binder et al., 2004; Scott et al., 2004; Shtyrov et al., 1998; Shtyrov et al., 1999). Scott et al. (2004) verwendeten in ihrer PET-Studie als Zielreiz Sätze und als Maskierer unmoduliertes Rauschen, das dem gemittelten Langzeitspektrum der Sprachstimuli entsprach. Das unmodulierte Rauschen wurde in vier verschiedenen Pegeln (SPL) präsentiert, um den Einfluss der Stärke der Maskierung auf den zerebralen Blutfluss zu untersuchen. Ebenso wie die BOLD-Antwort in Studie I zeigte der zerebrale Blutfluss keine lineare Abhängigkeit vom Pegel (SPL) des maskierenden Rauschens. Der spezielle Einfluss einzelner Pegel (SPL) wurde nicht betrachtet.

Binder et al. (2004) benutzten in ihrer fMRT-Studie ein Maskierungsparadigma, um sensorische Prozesse, die der Identifikation von akustischen Reizen zugrunde liegen, von der Repräsentation von Entscheidungsprozessen abzugrenzen. Es wurden Silbenpaare unter Maskierung mit fünf unterschiedlichen Pegeln (SPL) von Tiefpass gefiltertem Weißen Rauschen präsentiert, und die Probanden hatten die Aufgabe, die Position von Zielsilben innerhalb der Silbenpaare anzugeben. Die Identifikationsleistung korrelierte mit der BOLD-Antwort in anterior und lateral zum primären AC gelegenen Regionen beider Hemisphären. Die ROI-Analyse innerhalb

dieser Regionen zeigte einen Anstieg des BOLD-Signals mit sinkendem Pegel (SPL) des maskierenden Weißen Rauschens. Binder et al. (2004) zogen als Schlussfolgerung aus ihrem Ergebnis, dass die sensorische Identifikation als früher auditiver Wahrnehmungsprozess in beiden Hemisphären, speziell im anterolateralen AC repräsentiert ist. Ernst et al. (2008) beobachteten ebenfalls in dieser Region eine lineare Abnahme der fMRT-Aktivierung bei Verringerung des Signal-Rausch-Verhältnisses zwischen einem Sinuston als Zielreiz und breitbandigem Rauschen als Maskierer. Bezug nehmend auf Studien, die dem anterolateralen Heschl'schen Gyrus eine Funktion in der Verarbeitung von Tonhöhe zuweisen, nahmen sie an, dass die beobachtete Aktivierungsverringering auf die verringerte Stärke der Tonhöhenwahrnehmung bei stärkerer Maskierung zurückzuführen ist. In Studie I wurde eine stärkere bilaterale Aktivierung in anterioren Regionen des AC (Territorien T1 und T2) ausschließlich für den Maskierungspegel von 73 dB SPL im Vergleich zu allen anderen verwendeten Pegeln beobachtet. Der exklusive Effekt dieses Pegel kann nicht allein durch die von Binder et al. (2004) und Ernst et al. (2008) vorgeschlagenen, frühen auditiven Wahrnehmungsprozesse erklärt werden. Einen weiteren Hinweis auf zusätzliche Verarbeitungsprozesse gibt der hemisphärenspezifische Effekt, dass sich die Aktivierung zwischen dem unmaskierten harmonischen Tonkomplex gegenüber der Maskierung mit Weißem Rauschen mit einem Pegel von 73 dB SPL ausschließlich im linken AC unterscheidet. Dieses Ergebnis könnte in den Rahmen der von Shtyrov et al. (1998; 1999) aufgestellten Lateralisierungshypothese gesetzt werden. Sie verglichen in zwei MEG-Studien die neuronale Aktivität bei Präsentation von Konsonant-Vokal-Silben in Ruhe und unter Maskierung mit zwei verschiedenen Pegeln (SPL) von kontinuierlichem Weißem Rauschen. Die analysierten elektromagnetischen Komponenten, die Mismatch Negativity (MMNm) in der ersten (Shtyrov et al., 1998) und die ereigniskorrelierten Potentiale (EKP) in der zweiten Studie (Shtyrov et al., 1999), zeigten übereinstimmend hemisphärenspezifische Effekte der Maskierung im Vergleich zur Präsentation der Silben in Ruhe. Bei Maskierung verringerten sich die Amplituden der analysierten elektromagnetischen Komponenten in der linken und erhöhten sich in der rechten Hemisphäre. Neben diesen Unterschieden beim grundlegenden Vergleich zwischen der Silbenpräsentation in Ruhe und unter Maskierung zeigten in der zweiten Studie (Shtyrov et al., 1999) einzelne EKP-Komponenten auch Unterschiede zwischen den zwei verwendeten Pegeln (SPL) des

Weißes Rauschens. Die geringe Anzahl an verwendeten Pegeln (SPL) des Weißes Rauschens in der Studie von Shtyrov et al. (1999) ermöglicht jedoch keine Aussagen über ein spezifisches Verhältnis zwischen dem Pegel (SPL) des Weißes Rauschens und der Aktivität, wie sie die Ergebnisse der Studie I der vorliegenden Arbeit nahe legen. Die grundlegende Hypothese, die Shtyrov et al. (1998; 1999) aus den Ergebnissen ihrer Studien ableiteten, ist auf die Veränderung der Verarbeitung des Zielreizes bei Maskierung gerichtet. Unter dem störenden Einfluss des Weißes Rauschens verringert die sprachdominante linke Hemisphäre ihre Beteiligung am Sprachverarbeitungsprozess, während die nicht dominante rechte Hemisphäre ihre Beteiligung erhöht. Eine von der Zielreizverarbeitung beeinflusste Aktivität deutet sich auch in Studie I der vorliegenden Arbeit an.

5.1.2. Verarbeitung des harmonischen Tonkomplexes

Im Vergleich zu reiner Rauschpräsentation zeigte die unmaskierte Präsentation des harmonischen Tonkomplexes fast ausschließlich im rechten AC eine stärkere Aktivierung.

In fMRT-Studien, die die Aktivierung auf Pulse von breitbandigem Rauschen mit der Aktivierung auf Sinustöne verglichen, wurden keine hemisphärespezifischen Effekte beobachtet (Binder et al., 2000; Jäncke et al., 2002; Wessinger et al., 2001). Studie I unterscheidet sich zu diesen Studien sowohl in Bezug auf die Stimulusmerkmale als auch in der Verwendung einer Aufgabe. Ein aufgabenspezifischer Einfluss auf die Aktivierung in den AC ist eher als gering einzuschätzen, da die Probanden nur eine einfache Identifikationsaufgabe durchführen mussten (Johnsrude et al., 2000). Plausibler erscheint, dass die Verarbeitung spezifischer Stimulusmerkmale Ursache für den beobachteten Effekt sein könnte. In Studie I wurde kontinuierliches Weißes Rauschen verwendet; in den anderen genannten Studien wurden Rauschpulse präsentiert. Die unspezifische spektrale und temporale Struktur von kontinuierlichem Weißem Rauschen könnte eine stärkere Habituation als die temporal strukturierten Rauschpulse hervorgerufen und somit einen größeren Aktivierungsunterschied zwischen dem Rauschen und dem harmonischen Tonkomplex bedingt haben. Zum anderen bzw. zusätzlich könnte ein größerer Aktivierungsunterschied in der Verwendung eines harmonischen Tonkomplexes in Studie I begründet gewesen

sein. Die Stimulation mit Tonkomplexen führt gegenüber der Stimulation mit Sinustönen zu einer höheren Aktivität, da durch Tonkomplexe mehrere Frequenzbänder angeregt werden, und ein stärkeres Tonhöhenperzept als bei Sinustönen erzeugt wird (Hall et al., 2001; Hall et al., 2002).

Die Verarbeitung eines harmonischen Tonkomplexes setzt eine spektrale Analyse voraus. Im Rahmen von Hypothesen zur Spezialisierung der Hemisphären wird die Verarbeitung von spektraler Information als Funktion der rechten Hemisphäre beschrieben (Zatorre and Belin, 2001; Zatorre et al., 2002). Die definite spektrale Struktur des harmonischen Tonkomplexes im Vergleich zur unspezifischen spektralen Struktur des Weißen Rauschens könnte die stärkere Aktivierung in der rechten Hemisphäre auf den harmonischen Tonkomplex im Vergleich zum Rauschen erklären. Dieser Effekt könnte jedoch auch im Vorliegen eines Tonhöhenperzeptes begründet sein, das durch den harmonischen Tonkomplex und nicht durch das Weiße Rauschen erzeugt wird. Hall et al. (2005) stellten die Hypothese auf, dass im rechten AC, im Speziellen im lateralen Heschl'schen Gyrus, ein abstrakter neuronaler Kode für die Tonhöhe verarbeitet wird und dies unabhängig davon, ob die Tonhöhe durch zeitliche Muster in Rauschen oder durch einen Tonkomplex mit aufgelösten und unaufgelösten harmonischen Komponenten erzeugt wird.

In Studie I war fast ausschließlich im rechten Territorium T3 auf dem *Planum temporale* und im rechten Territorium TA auf dem *Planum polare* eine stärkere Aktivierung auf den harmonischen Tonkomplex im Vergleich zur reinen Rauschpräsentation zu finden. Binder et al. (2000) konnten für den direkten Bedingungscontrast zwischen Folgen aus randomisiert präsentierten Sinustönen mit unterschiedlicher Grundfrequenz und Pulsen von Weißem Rauschen eine spezifische Aktivierung für die Sinustonfolgen außerhalb der primären AC beider Hemisphären, in den anterior und posterior angrenzenden sekundären bzw. assoziativen Arealen zeigen. Im Rahmen ihres hierarchischen Modells der Wortverarbeitung begründeten Binder et al. (2000) die stärkere Aktivierung in den sekundären Arealen des AC bei der Verarbeitung der Sinustonfolgen mit deren komplexer temporaler und spektraler Struktur, die im Rauschen als Kontrastbedingung nicht vorhanden war. In Analogie zur Annahme von Binder et al. (2000) könnte in Studie I der vorliegenden Arbeit die definite spektrale Struktur des harmonischen Tonkomplexes im Vergleich zur unspezifischen spektralen Struktur des Weißen Rauschens zur stärkeren Involvierung der sekundären Areale geführt

haben. Eine solche Annahme fügt sich auch in Hypothesen zu hierarchischen Verarbeitungslinien im AC von Menschen und Affen ein (Alain et al., 2001; Kaas and Hackett, 1999; Rauschecker and Tian, 2000).

5.1.3. Spezifischer Einfluss der Maskierung auf die Aktivierung

Bei Störung der Verarbeitung des harmonischen Tonkomplexes durch Maskierung mit kontinuierlichem Weißem Rauschen mit einem Pegel von 73 dB SPL war die Aktivierung größer als bei unmaskierter Präsentation des harmonischen Tonkomplexes und dies ausschließlich im linken AC. Unter der Annahme, dass harmonische Tonkomplexe dominant in der rechten Hemisphäre verarbeitet werden, führt die durch Maskierung gestörte Verarbeitung des harmonischen Tonkomplexes in der nicht dominanten linken Hemisphäre zu einer Aktivierungserhöhung. Eine solche Interpretation der Daten würde der Hypothese von Shtyrov et al. (1998; 1999) entsprechen, dass es bei gestörter Verarbeitung eines Zielreizes zu einer Hochregulation der Aktivität in der nicht dominanten Hemisphäre kommt. Diese Hypothese könnte analog zu Annahmen über die Reorganisation des Gehirns nach kortikaler bzw. subkortikaler Läsion betrachte werden (Calautti et al., 2001; Marshall et al., 2000; Saur et al., 2006). In der Akutphase nach Läsion kommt es zu einer Hochregulation der Aktivität in der nicht betroffenen Hemisphäre. Als Ursache für die Hochregulation wird eine reduzierte interhemisphärische Inhibition nach Schädigung einer Hemisphäre angenommen. Mit fortschreitender kortikaler Reorganisation in der geschädigten Hemisphäre erhöht sich deren inhibitorischer Einfluss, sodass die Aktivität in der nicht betroffenen Hemisphäre wieder sinkt. Die Rekrutierung von Neuronenpopulationen in der für eine bestimmte Funktion nicht dominanten Hemisphäre könnte als ein erster Prozess der Funktionserhaltung gesehen werden, unabhängig davon, ob die Funktionsstörung durch Schädigung der verarbeitenden Areale oder erschwerte Verarbeitung durch Störung des Zielreizes bedingt ist.

Der Vergleich zwischen den einzelnen Maskierungspegeln (SPL), den Rausch- und Maskierungsbedingungen sowie den Maskierungsbedingungen und dem unmaskierten harmonischen Tonkomplex zeigte eine stärkere Aktivierung fast ausschließlich für den Maskierungspegel des Weißes Rauschens von 73 dB SPL. Die exklusive Stellung dieses Maskierungspegels ist allein aus der bottom-up

Verarbeitung stimuluspezifischer Merkmale nicht zu erklären. Bei zunehmender Stärke der Maskierung durch das Weiße Rauschen hätte zum einen eine kontinuierliche Verringerung der Aktivierung auf den harmonischen Tonkomplex als auch eine kontinuierliche Erhöhung der Aktivierung auf das Weiße Rauschen erwartet werden können. Die Beschränkung des Effektes auf diesen speziellen Pegel, der wiederum keinen Effekt bei reiner Rauschpräsentation zeigte, lässt einen spezifischen Einfluss der Maskierung bzw. der Aufgabenlösung unter Maskierungsbedingungen vermuten. Die Probanden hatten während der maskierten und unmaskierten Präsentation des harmonischen Tonkomplexes die Aufgabe, dessen Auftreten anzuzeigen. Mit der Maskierung durch das Weiße Rauschen bzw. mit zunehmender Stärke der Maskierung kann eine Erhöhung des Schwierigkeitsgrades dieser einfachen Identifikationsaufgabe angenommen werden. Tregellas et al. (2006) beschrieben für einen erhöhten Schwierigkeitsgrad der Unterscheidung der Dauer zwischen zwei Tonkomplexen eine Erhöhung der Aktivierung in den Arealen, die in zeitliche Verarbeitung involviert sind. Analog dazu sind die Ergebnisse der fMRT-Studie von Brechmann and Scheich (2005) zu sehen. In dieser Studie zeigten Probanden mit schlechteren Leistungen bei der Richtungsunterscheidung zwischen FM eine stärkere Aktivierung im rechten Territorium T3 auf dem *Planum temporale*, das für diese Aufgabe spezialisiert ist. In Studie I könnte beim mittleren Pegel des maskierenden Weißen Rauschens von 73 dB SPL ein Schwierigkeitsgrad erreicht worden sein, der eine stärkere Aktivierung als bei unmaskierter Präsentation des harmonischen Tonkomplexes bedingte. Für die höheren Pegel (SPL) könnte angenommen werden, dass eine Kompensation über den top-down Einfluss der Aufgabe bzw. des Schwierigkeitsgrades der Aufgabe mit einer Erhöhung der neuronalen Aktivität nicht mehr greifen konnte, da die sensorische bottom-up Verarbeitung des harmonischen Tonkomplexes durch die Maskierung zu stark gestört war.

Ein spezieller Fokus der gesamten Arbeit lag auf der weiteren funktionellen Beschreibung des auf dem *Planum polare* gelegenen Territoriums TA. Brechmann et al. (2002) und Scheich et al. (1998) hatten dem Territorium TA eine spezifische Funktion bei der Vordergrund-Hintergrund-Unterscheidung zugesprochen, da ausschließlich dieses auditorische Territorium eine Erhöhung der Aktivierung unter komplexer akustischer Stimulation mit konkurrierenden Reizen zeigte. In beiden fMRT-Studien konfundierten jedoch das Trennen von simultan präsentierten

akustischen Reizen und das sequentielle Gruppieren als unterschiedliche Verarbeitungsprozesse in komplexen akustischen Situationen miteinander. In Studie I sollte der erstgenannte Aspekt separat untersucht werden. In den Ergebnissen der fMRT-Studie von Brechmann et al. (2002) hatte sich angedeutet, dass die Stärke der Maskierung einen Einfluss auf die Aktivierung des Territoriums TA haben könnte. Im Vergleich zu allen anderen verwendeten Stimulationspegeln zeigte nur der geringste Pegel von 36 dB SPL und damit das geringste Signal-Rausch-Verhältnis zwischen Scannergeräusch und Stimuli eine Erhöhung der Anzahl der aktivierten Voxel im Territorium TA des linken AC. Eine erhöhte Aktivierung des Territoriums TA bei stärkerer Maskierung konnte in Studie I jedoch nicht festgestellt werden. Im linken und rechten Territorium TA wurde jeweils für einen Vergleich zweier Maskierungspegel (SPL) der entgegengesetzte Effekt beobachtet, dass der geringere Maskierungspegel (SPL) eine stärkere Aktivierung hervorrief. In den Ergebnissen der Studie I deutet sich an, dass das Territorium TA eher eine Funktion in der Verarbeitung von Tonhöhe haben könnte. Sowohl die Stimulation mit unmaskiertem als auch maskiertem harmonischen Tonkomplex führte im Vergleich zu reiner Rauschpräsentation zu einer stärkeren Aktivierung dieses Territoriums, ebenso wie die unmaskierte Präsentation des Tonkomplexes im Vergleich zur maskierten.

5.2. Studie II und III: Neuronale Repräsentation von auditorischer Stream Segregation

5.2.1. Die spezifische Funktion des linken auditorischen Kortex

Das Hauptziel der vorliegenden Arbeit war die Untersuchung der kortikalen Repräsentation von auditorischer Stream Segregation als ein grundlegender Aspekt der auditiven Wahrnehmung in komplexen akustischen Situationen. In den Studien II und III wurde ein identisches Stimulationsparadigma benutzt, das aus alternierenden harmonischen Tonkomplexen (ABAB) bestand, die sich in ihrer Klangfarbe (Studie II) oder ihrer Tonhöhe (Studie III) unterschieden. Das grundlegende und übereinstimmende Ergebnis beider Studien war eine spezifische Beteiligung des linken AC, wenn die Probanden aus den Folgen alternierender harmonischer Tonkomplexe bestimmte Tonreihen separieren und verfolgen sollten. Das aktive

Segregieren der perzeptuell ambigen Alternationssequenzen wurde durch die Aufgabe kontrolliert, Ziltöne mit geringem Pegelunterschied (SPL) in einer der segregierten Tonreihen zu detektieren.

In vergleichbaren Arbeiten, die auditorische Stream Segregation auf der Grundlage von Tonhöhe untersuchten, wurde entweder kein Unterschied zwischen der Aktivität im rechten und im linken AC (Gutschalk et al., 2005, erstes Experiment; Gutschalk et al., 2007; Wilson et al., 2007) oder eine stärkere Aktivität im rechten im Vergleich zum linken AC (Snyder et al., 2006) gefunden. Eine eindeutige Interpretation dieser Daten ist jedoch nicht möglich, da die möglichen Perzepte der Stimulussequenzen, zwei getrennte Tonreihen oder eine integrierte Tonreihe, durch Variation des Frequenzunterschiedes erzeugt wurden. Damit kann nicht differenziert werden, woraus die Veränderung der Aktivierung im linken und im rechten AC resultierte, aus der Veränderung der physikalischen Stimulusmerkmale und/oder aus der Veränderung des Perzeptes. Diesen konfundierenden Aspekt schlossen Gutschalk et al. (2005) in einem zweiten Experiment ihrer ersten MEG-Studie aus, indem sie ambigie Stimulussequenzen präsentierten und die auditorisch evozierten Felder zwischen dem Vorliegen eines integrierten und eines segregierten Perzeptes verglichen. Die Autoren fanden keine hemisphärenspezifischen Effekte. In beiden Hemisphären vergrößerte sich die Amplitude der N1m Komponente bei der Wahrnehmung zweier getrennter Tonreihen im Vergleich zum Vorliegen eines integrierten Perzeptes.

In den Studien II und III der vorliegenden Arbeit wurden die Kontrollsequenzen, die ausschließlich das Perzept einer Tonreihe zuließen, so erstellt, dass sie physikalisch weitestgehend den Testsequenzen (Segregationsbedingung) entsprachen, die als zwei getrennte Tonreihen wahrgenommen werden konnten. In Studie II hatten die Kontroll- und die Testsequenzen dieselbe Präsentationsrate und dieselbe spektrale Komposition. Beide Bedingungen unterschieden sich jedoch darin, dass in der Kontrollsequenz eine gleich bleibende Instrumentenklangfarbe präsentiert und damit die spektrale Einhüllende über die Stimulussequenz konstant gehalten wurde. In der Testsequenz alternierten zwei Instrumentenklangfarben, physikalisch betrachtet zwei unterschiedliche spektrale Einhüllende. Diese Alternation könnte im Vergleich zur Kontrollsequenz zu einer geringeren Habituation und dadurch stärkeren neuronalen Antwort geführt haben. Die Beschränkung der Aktivitätserhöhung auf die linke Hemisphäre war jedoch unerwartet. Hypothesen zur Verarbeitung von spektralen

Merkmale bzw. im Speziellen von Klangfarbe würden eine Aktivitätserhöhung in der rechten Hemisphäre vermuten lassen (Halpern et al., 2004; Menon et al., 2002; Platel et al., 1997; Samson, 2003; Zatorre et al., 2002). Eine ähnliche Argumentation im Hinblick auf die Verarbeitung der Stimulusmerkmale könnte auch für Studie III angeführt werden. Die Stimulussequenzen der Segregations- und der Kontrollbedingung waren in ihrem Langzeitspektrum angepasst. Analog zum oben angeführten Argument könnte die Alternation von Tonkomplexen mit leicht variierenden Grundfrequenzen aus zwei Oktavbereichen in der Segregationsbedingung im Vergleich zur Variation der Grundfrequenzen innerhalb des tiefen Oktavbereiches in der Kontrollbedingung eine geringere Habituation und dadurch stärkere neuronale Antwort bewirkt haben. Der Effekt in der linken Hemisphäre würde auch hier geläufigen Hypothesen entgegenstehen, die für diese Art der Stimulation eine stärkere Beteiligung der rechten Hemisphäre vermuten lassen würden. Eine stärkere Beteiligung der rechten Hemisphäre wäre sowohl aus der Perspektive von Hypothesen zur Verarbeitung von spektralen Merkmalen (Liegeois-Chauvel et al., 2001; Zatorre and Belin, 2001) als auch von Hypothesen zur Verarbeitung von Tonhöhe als auditivem Stimulusmerkmal (Hall et al., 2005) zu vermuten.

Im Gegensatz zu Studie II unterschieden sich in Studie III die Segregations- und die Kontrollbedingung in ihrer Präsentationsrate (5 Hz vs. 2,5 Hz). Die Präsentationsrate der Kontrollbedingung war so gewählt worden, dass sie der wahrgenommenen Präsentationsrate einer separierten Tonreihe der Testsequenz entsprach. Micheyl et al. (2007) stellten in ihrem Übersichtsartikel zur Funktion des AC bei der Formation von auditorischen Streams die Hypothese auf, dass der AC eher auf die wahrgenommene als auf die physikalische Stimulationsrate antwortet. Unter Annahme dieser Hypothese sollte der physikalische Unterschied der Präsentationsrate zwischen der Segregations- und der Kontrollbedingung in Studie III nicht den beobachteten Aktivierungsunterschied bedingt haben. Diese Annahme konnte mit dem Kontrollexperiment bestätigt werden. Zum einen zeigte der Vergleich zwischen der Segregations- und der Kontrollbedingung, die hier identische Präsentationsraten (5 Hz) hatten, denselben linkshemisphärischen Effekt wie im Hauptexperiment. Zum anderen wiesen die Kontrollbedingungen des Haupt- und des Kontrollexperimentes trotz unterschiedlicher Präsentationsraten (2,5 Hz, 5 Hz) eine ähnliche globale und territoriale Aktivierung im AC auf.

Selbst unter der Annahme eines Einflusses der physikalischen Stimulationsrate wäre die Beschränkung des Effektes auf die linke Hemisphäre nicht zu erklären. FMRT-Studien, die die Abhängigkeit der Aktivierung des AC von Stimulationsraten untersuchten, die ähnlich bzw. übereinstimmend mit den hier verwendeten waren, zeigten ausschließlich bilaterale Effekte. Tanaka et al. (2000) fanden einen signifikanten bilateralen Anstieg der Aktivierung von 2 Hz zu 5 Hz und Seifritz et al. (2003) eine nicht signifikante bilaterale Erniedrigung des BOLD Signals von 2,5 Hz zu 5 Hz. Da die Effekte bilateral gefunden wurden, können sie den selektiven Anstieg der Aktivierung im Hauptexperiment der Studie III nicht erklären.

Eine spezifische Funktion des linken AC wird in der Analyse temporaler bzw. spektrotemporaler Stimulusmerkmale gesehen (Scott and Wise, 2004; Zatorre et al., 2002). Die in den Studien II und III verwendeten Stimuli zeichneten sich nicht durch spezifische temporale, sondern durch spektrale Merkmale aus, die gemäß den oben genannten Hypothesen in der rechten Hemisphäre verarbeitet werden. Eine spezifische Anforderung an die temporale Verarbeitung war jedoch durch die sequentielle Gruppierungsaufgabe gegeben, die ein Separieren, Binden und Verfolgen ähnlicher, zeitlich voneinander getrennter Reize erforderte. Der beobachtete Effekt im linken AC könnte demnach weniger durch die bottom-up Verarbeitung von Stimulusmerkmalen als durch den top-down Einfluss der Aufgabe bedingt sein. Ein aufgabenspezifischer Einfluss auf die Aktivierung im AC ist sowohl in tierexperimentellen Untersuchungen als auch am Menschen gezeigt worden (für eine Übersicht siehe Scheich et al., 2007). Die Annahme einer aufgabenspezifischen Aktivierung wird zudem dadurch unterstützt, dass der Effekt in beiden Studien auftrat, also unabhängig vom Stimulusmerkmal, welches zum Segregieren verwendet wurde.

In der Literatur existieren einige Studien, die die Annahme einer spezifischen Beteiligung der linken Hemisphäre an der sequentiellen Analyse unterstützen. Besson und Schön (2001) konnten in vergleichenden EEG-Studien zur Verarbeitung von Sprache und Musik zeigen, dass unabhängig davon, welche Stimuli benutzt wurden, eine stärkere Involvierung der linken Hemisphäre auftrat, wenn Anforderungen an die zeitliche Verarbeitung, im Speziellen an die sequentielle Analyse bestanden. Auch Liégeois-Chauvel et al. (1999) konnten mittels intracerebral evozierter Potentiale eine spezielle Funktion des linken AC in der sequentiellen Analyse zeigen. Ausschließlich im linken Heschl'schen Gyrus und im

linken *Planum temporale* unterschieden sich die evozierten Potentiale auf die Stimulation mit stimmlosen und stimmhaften Konsonant-Vokal-Silben. In den Potentialen der stimmhaften Konsonant-Vokal-Silben wurden markante Komponenten beobachtet, die die sequentielle Verarbeitung einzelner Silbenteile, wie den Beginn (N/P48, N/P93) und das Ende (N/P170) des stimmhaften Konsonanten und die Verarbeitung des Endteils der Silbe (N/P207, N/P262) reflektierten. Im rechten AC zeigte sich weder ein Unterschied in den Potentialen der stimmlosen und stimmhaften Konsonant-Vokal-Silben, noch waren die Potentiale durch markante Komponenten gekennzeichnet. In den dichotischen Hörexperimenten von Efron (1963a; 1963b) und Halperin et al. (1973) wurde ein Rechtsohrvorteil, d.h. eine Dominanz der linken Hemisphäre für die Wahrnehmung der zeitlichen Reihenfolge akustischer Reize beobachtet. Binder et al. (1996) fanden mittels fMRT im linken *Planum temporale* eine stärkere Aktivierung bei einer Aufgabe, die den sequentiellen Vergleich zwischen aufeinander folgenden Sinustönen erforderte im Vergleich zu einer semantischen Aufgabe bei Präsentation von Tiernamen.

Eine weitere Interpretationsmöglichkeit bietet die Ähnlichkeit des sequentiellen Gruppierens zu Arbeitsgedächtnisaufgaben, in denen zeitlich voneinander getrennte akustische Stimuli verglichen werden müssen. In der fMRT-Studie von Brechmann et al. (2007) zeigte eine „2-back“- im Vergleich zu einer „0-back“-Aufgabe eine spezifische Beteiligung des linken *Planum temporale*. Gaab et al. (2003) beobachteten im linken *Gyrus supramarginalis* eine Abhängigkeit der Aktivierung von der Leistung in einer Arbeitsgedächtnisaufgabe. Die fMRT-Aktivierung in dieser Region war bei Probanden stärker, die gute Leistungen beim Tonhöhenvergleich zwischen dem ersten und dem letzten bzw. vorletzten Sinustönen einer Sequenz zeigten. Zudem war die Aktivierung im linken *Gyrus supramarginalis* stärker als im rechten. Allerdings zeigte eine PET Studie von Zatorre et al. (1994) mit einer ähnlichen Aufgabe den entgegen gesetzten Effekt einer stärkeren Involvierung der rechten Hemisphäre, speziell im frontalen Kortex und im *Gyrus temporalis medius*.

Einen möglichen Erklärungsrahmen für den linkshemisphärischen Effekt sowohl im Hinblick auf die sequentielle Verarbeitung als auch auf Arbeitsgedächtnisaufgaben könnten die Ergebnisse einer aktuellen Läsionsstudie am AC von Nagern (Gerbils) bieten (Wetzel et al., 2008). Hier zeigte sich, dass die Funktion des linken AC auf der Nutzung segmentaler Stimulusmerkmale beruht im Gegensatz zum rechten AC, der

nicht sensitiv gegenüber segmentalen Variationen zu sein scheint. Dies wurde anhand der Diskriminationsleistung in der Bestimmung der Richtung von FM und der Bestimmung von Lückendauern belegt. Während die Versuchstiere mit intaktem rechten AC (Läsion linker AC) sowohl von kontinuierlich als auch von segmentiert präsentierten FM die Richtung bestimmen konnten, beschränkte sich die Fähigkeit der Richtungsdiskrimination bei intaktem linken AC (Läsion rechter AC) auf segmentierte FM. Zum anderen zeigte bei intaktem linken AC (Läsion rechter AC) die gemittelte Antwortrate der konditionierten Lückendauern eine Abhängigkeit von den nicht konditionierten Lückendauern, wohingegen bei intaktem rechten AC (Läsion linker AC) die Antwortrate konstant blieb. Die spezifische Funktion des linken AC in der Verarbeitung segmentaler Informationen, die sich in diesen Experimenten zeigte, könnte den Effekt im linken AC der Studien II und III der vorliegenden Arbeit erklären. Analog zum notwendigen Vergleich zwischen den Segmenten, um die Richtung der FM bestimmen zu können, ist bei der Segregationsaufgabe ein Vergleich zwischen einzelnen Reizen notwendig, um diese nach Ähnlichkeit gruppieren zu können.

5.2.2. Einfluss der Stimuluseigenschaften auf die territoriale Aktivierung

Auf der Ebene der Territorien und Subterritorien des linken AC wurden in den Studien II und III sowohl vom auditiven Merkmal unabhängige als auch abhängige Effekte beobachtet.

In beiden Studien führte das aktive Trennen von Tonreihen zu einer Erhöhung der Aktivierung in den sekundären Territorien T2 und T3 im linken AC. Diese Territorien scheinen demnach funktionelle Felder zu enthalten, die in Segregationsaufgaben involviert sind und dies unabhängig vom verwendeten auditiven Stimulusmerkmal. In ihrem Model zur auditorischen Verarbeitung haben Griffiths and Warren (2002; 2004) dem *Planum temporale* eine Funktion in der Repräsentation akustischer Objekte zugesprochen. Der Anstieg der Aktivierung im Territorium T3 auf dem *Planum temporale* unabhängig vom auditiven Merkmal, das zum Trennen von Tonreihen benutzt wurde, bestätigt eine solche Hypothese über Repräsentationen höherer Ordnung. Es gibt eine weitere Hypothese, die in Bezug zu dieser Interpretation gesehen werden kann. Diese Hypothese besagt, dass die Spezialisierung sensorischer Felder höherer Ordnung durch die invariante Verarbeitung

unspezifischer Parameter angezeigt werden könnte (Brechmann et al., 2002; Frackowiak, 1994). Die merkmalsunabhängige Aktivierung in den Studien II und III könnte als ein solches Zeichen der Spezialisierung für auditorische Stream Segregation im Territorium T3 auf dem *Planum temporale* gesehen werden.

Andererseits scheinen die Territorien TA und T1 spezifisch in das Segregieren auf der Grundlage von Tonhöhe involviert zu sein, da nur in Studie III eine Erhöhung der Aktivierung in diesen Territorien beobachtet wurde.

In vorhergehenden Studien wurde die Hypothese aufgestellt, dass das Territorium TA eine Funktion bei Aufgaben zur Vordergrund-Hintergrund-Dekomposition besitzt, die sowohl das simultane als auch das sequentielle Gruppieren akustischer Reize bzw. Reizkomponenten erfordern. In der vorliegenden Arbeit zeigte sich, dass die Aktivierung des Territoriums TA vom auditiven Merkmal (Tonhöhe) abhängig ist, das zum sequentiellen Gruppieren ähnlicher akustischen Reizen benutzt wird. In der Studie von Scheich et al. (1998) wurde sowohl die Tonhöhe als auch die Klangfarbe variiert; Brechmann et al. (2002) verwendeten frequenzmodulierte Sinustöne. Demnach könnte vermutet werden, dass das Territorium TA ausschließlich aktiviert ist, wenn Tonhöhe unter komplexen Stimulationsbedingungen verarbeitet wird.

In Studie III waren die Territorien T1 und T2 relativ stark und differenziert aktiviert. Deshalb konnte, mit Ausnahme eines Probanden, auf der Grundlage distinkter Aktivierungsfokusse eine weitere funktionelle Unterteilung dieser Territorien vorgenommen werden. Die detaillierte räumliche Analyse ergab zwei deutlich abgetrennte Aktivierungscluster, die sich jeweils im lateralen und medialen Teil jedes der beiden Territorien befanden.

Eine solch weitergehende, differenzierte Unterteilung der Territorien T1 und T2 ist in Übereinstimmung mit funktionellen und anatomischen Daten von Primaten und Menschen. Beim Makaken ist eine Einteilung des primären AC in zwei (A1, R) (Morel et al., 1993) oder drei (A1, R, RT) (Kaas and Hackett, 1998) Felder sowohl funktionell als auch anatomisch beschrieben. Beim Menschen wird für den primären AC, der sich entlang des Heschl'schen Gyrus erstreckt, ebenfalls eine Unterteilung in zwei oder drei separate Felder vorgeschlagen. Dies belegen sowohl zytoarchitektonische Studien (Hackett et al., 2001; Morosan et al., 2001; Wallace et al., 2002), intrakortikal abgeleitete ereigniskorrelierte Potentiale (Liegeois-Chauvel et al., 1994) als auch mittels fMRT abgebildete tonotope Gradienten (Formisano et al., 2003). Die Unterteilung des Territoriums T1 ist damit begründbar.

Ähnliches kann für die Region gesagt werden, die sich posterolateral an den primären AC anschließt und hier als Territorium T2 definiert wurde. Die wahrscheinlich homologe Region beim Makaken wird als laterales Belt bezeichnet und unterteilt sich funktionell und anatomisch in vier Felder (CL, ML, AL, RTL) (Kaas and Hackett, 1998). Beim Menschen sind zytoarchitektonisch zwei (Te 2.1, Te 2.2) (Morosan et al., 2005) oder drei (PA, LA, STA) (Rivier and Clarke, 1997; Wallace et al., 2002) Subregionen beschrieben. Die Unterteilung des Territoriums T2 in einen lateralen und einen medialen Teil entspricht den zytoarchitektonischen Arealen Te 2.1, Te 2.2 und PA, LA. Eine ähnliche funktionelle Unterteilung dieser um den Heschl'schen Sulcus gelegenen Region wurde durch Hashimoto (2000) gegeben. Die mediale und laterale Subregion unterschieden sich in ihrer Aktivierung auf dichotisch und binaural präsentierte Sprachstimuli.

Im Territorium T1 sind sowohl das laterale als auch das mediale Subterritorium am Segregieren auf der Grundlage von Tonhöhe beteiligt. Im Gegensatz dazu scheint im Territorium T2 ausschließlich das laterale Subterritorium in das Segregieren nach Tonhöhe involviert zu sein. Dies könnte spezifisch auf die Verarbeitung des auditiven Merkmals Tonhöhe zurückzuführen sein. Eine Vielzahl von bildgebenden Studien am Menschen beschreiben den lateralen Teil des Heschl'schen Gyrus als sensitiv für die Tonhöhenverarbeitung (Griffiths et al., 1998; Hall et al., 2005; Patterson et al., 2002; Penagos et al., 2004; Schneider et al., 2005; Warren and Griffiths, 2003). Analog dazu wurden beim Seidenäffchen tonhöhenselektive Neurone an der tieffrequenten Grenze der „core“ Areale A1 und R und der „belt“ Areale AL und ML gefunden (Bendor and Wang, 2005). Es könnte vermutet werden, dass diese Neurone in Segregationsparadigmen, die harmonische Tonkomplexe anstelle von Sinustönen benutzen, ein ähnliches segregationsspezifisches Antwortverhalten zeigen, wie es durch Fishman et al. (2004; 2001) für Neurone im Feld A1 mit Sinustönen beschrieben ist. Mit Bezug auf den Befund der Studien II und III einer merkmalsunabhängigen Beteiligung des Territoriums T3 an auditorischer Stream Segregation könnte angenommen werden, dass die Antworten dieser tonhöhenselektiven Neurone über top-down Verbindungen von Feldern höherer Ordnung auf dem *Planum temporale* moduliert werden. Diese Annahme kann in Analogie zu Hypothesen der Verarbeitung bistabiler visueller Reize gesehen werden. Die Verarbeitung konkurrierender visueller und auditiver Reize scheint sich darin zu ähneln, dass in primären Arealen die sensorische Verarbeitung repräsentiert ist,

während in sekundären Arealen bzw. außerhalb der sensorischen Areale, im frontalen Kortex die perzeptuelle Organisation und Selektion gesteuert wird (Leopold and Logothetis, 1999; Pressnitzer and Hupe, 2006; Sterzer and Kleinschmidt, 2007).

5.3. Repräsentation komplexer akustischer Situationen im auditorischen Kortex

In der vorliegenden Arbeit sollten zwei Aspekte der Verarbeitung in komplexen akustischen Situationen untersucht werden; die Verarbeitung eines simultan maskierten Zielreizes und die Verarbeitung zeitlich getrennter akustischer Reize, die aufgrund von Ähnlichkeiten in den auditiven Merkmalen zu einer perzeptuellen Einheit, die nach Bregman (Bregman, 1990) als auditorischer Stream bezeichnet wird, sequentiell gruppiert werden und sich damit gleichzeitig von Streams mit anderen Merkmalsausprägungen abtrennen. Für beide Aspekte wurde eine spezielle Funktion des linken AC beschrieben. In Studie I war die Aktivierung bei Maskierung des harmonischen Tonkomplexes mit Weißem Rauschen mit einem Pegel von 73 dB SPL im linken AC signifikant stärker als bei unmaskierter Präsentation. Der Effekt im linken AC wurde als Funktionsübernahme der Verarbeitung des harmonischen Tonkomplexes durch die nicht dominante Hemisphäre bewertet; für den Effekt des speziellen Pegels von 76 dB (SPL) wurde der top-down Einfluss des Aufgabenschwierigkeitsgrades hypothetisiert. In den Studien II und III konnte, unabhängig vom Stimulusmerkmal, eine spezifische Beteiligung des linken AC gezeigt werden, wenn die Probanden aus Folgen alternierender harmonischer Tonkomplexe bestimmte Tonreihen separieren und verfolgen sollten. Dieser linkshemisphärische Effekt wurde als top-down Einfluss der Aufgabe bewertet, die das sequentielle Verarbeiten zeitlich getrennter akustischer Reize erforderte.

Einen anderen Interpretationsrahmen für die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit könnte das Konzept der selektiven Aufmerksamkeit bieten. Wie bereits in der Einleitung erwähnt, wird die Wahrnehmung eines Zielreizes in komplexen akustischen Situationen häufig mit dem kognitiven Konzept der selektiven Aufmerksamkeit erklärt (Bronkhorst, 2000; Cherry, 1953; Hillyard et al., 1973; Wood and Cowan, 1995). Auch Bregman (Bregman, 1990) hält eine klare Abgrenzung seines Konzeptes der auditorischen Szenenanalyse von dem der selektiven Aufmerksamkeit für schwierig, da beide dieselben Merkmale akustischer Reize

nutzen, um distinkte Schallquellen zu identifizieren. Andererseits existieren Hypothesen, dass die selektive Aufmerksamkeit auf der Basis von Objekten als perzeptueller Einheit basiert, also erst nach deren Formation ansetzen kann (Shinn-Cunningham, 2008). Ungeachtet dieser grundsätzlichen Definitionsproblematik kann in der vorliegenden Arbeit aufgrund der gewählten Paradigmen und Aufgaben ein Einfluss der selektiven Aufmerksamkeit auf die Aktivierung im AC nicht vollkommen ausgeschlossen werden. In allen Studien hatten die Probanden die Aufgabe, bestimmte Zieltöne zu detektieren. Der Einfluss der Aufgabe wurde dadurch kontrolliert, dass diese sowohl in der Test- als auch in der Kontrollbedingung durchgeführt werden musste. Ein Unterschied zwischen den Bedingungen könnte jedoch dadurch gegeben sein, dass die Anforderungen bei der Aufgabenlösung in den Test- gegenüber den Kontrollbedingungen erhöht waren; in Studie I durch die simultane Präsentation des Weißen Rauschens zum harmonischen Tonkomplex und in den Studien II und III durch die zusätzlich Anforderung, eine bestimmte Tonreihe zu verfolgen. Die Verhaltensdaten der Studien II und III zeigen kein eindeutiges Bild. Während die Probanden in Studie II in der Kontrollbedingung signifikant schneller auf die Zieltöne reagierten und diese im Trend besser detektierten als in der Segregationsbedingung, wurden für Studie III in den Verhaltensdaten keine signifikanten Unterschiede zwischen den Bedingungen festgestellt. Eine Interpretation der funktionellen Daten in Bezug auf Aufmerksamkeitseffekte erweist sich als ähnlich problematisch. Es ist allgemein anerkannt, dass selektive Aufmerksamkeit aufgrund verschiedenster Mechanismen („gain control“, „gating“) in den für die Verarbeitung eines sensorischen Merkmals spezialisierten kortikalen Regionen zu einer Aktivitätserhöhung führt (Hillyard et al., 1998; Posner, 1995). Dieser Hypothese folgend hätten alle 3 Studien aufgrund der Verarbeitung von Stimuli mit spezifischen spektralen Eigenschaften zu einer Erhöhung der Aktivierung in der rechten Hemisphäre führen müssen. Da dies für keine der Studien zutrifft, scheint eine Interpretation in Bezug auf selektive Aufmerksamkeit nicht gerechtfertigt. Andererseits zeigte die fMRT-Studie von Petkov et al. (2004) unter ähnlichen Stimulationsbedingungen wie in Studie I, mit der simultanen Präsentation von Weißem Rauschen und Sinustönen bzw. gepulstem, Bandpass gefiltertem Rauschen, ebenfalls einen Anstieg der BOLD Antwort im linken AC, der als Einfluss von selektiver auditiver Aufmerksamkeit bewertet wurde. Analog zur Interpretation der Daten der Studien II und III könnte der von Petkov et al. (2004) beobachtete

Linkseffekt jedoch auch auf Anforderungen an die sequentielle Analyse zurückzuführen sein, da die Probanden die Aufgabe hatten, Stimuluswiederholungen innerhalb der Stimulussequenzen anzuzeigen.

Ein Teilziel der vorliegenden Arbeit war eine weitere Klärung der Funktion des Assoziationsareals TA auf dem *Planum polare*. In den vorhergehenden Studien von Brechmann et al. (2002) und Scheich et al. (1998), die diesem Territorium eine spezifische Funktion bei der Vordergrund-Hintergrund-Unterscheidung zugesprochen hatten, konfundierten das Trennen von simultan präsentierten akustischen Reizen und das sequentielle Gruppieren als Verarbeitungsprozesse in komplexen akustischen Situationen. In der vorliegenden Arbeit wurden beide Aspekte separat untersucht. Es zeigte sich, dass das Territorium TA in keine der beiden Verarbeitungsprozesse spezifisch involviert war. Vielmehr konvergieren die Ergebnisse aller drei Studien darin, dass dieses Territorium eine Funktion in der Verarbeitung von Tonhöhe zu haben scheint. Für Studie I kann diese Annahme damit unterlegt werden, dass sowohl die Stimulation mit unmaskiertem als auch maskiertem harmonischen Tonkomplex im Vergleich zu reiner Rauschpräsentation zu einer stärkeren Aktivierung dieses Territoriums führte, ebenso wie die unmaskierte Präsentation des Tonkomplexes im Vergleich zur maskierten. Bei der Untersuchung des sequentiellen Gruppierens in den Studien II und III zeigte sich ausschließlich für das Segregieren nach Tonhöhe eine spezifische Aktivierung im Territorium TA. Aufgrund dieser Ergebnisse kann die Hypothese einer spezifischen Funktion des Territoriums TA bei der Verarbeitung konkurrierender akustischer Reize nicht bestätigt werden.

6. Ausblick

In den Studien II und III wurde übereinstimmend eine spezifische Beteiligung des linken AC beobachtet, wenn die Probanden aus Folgen alternierender harmonischer Tonkomplexe bestimmte Tonreihen separieren und verfolgen sollten. Der Links-Effekt wurde darauf zurückgeführt, dass das Segregieren von Tonreihen spezielle Anforderungen an die zeitliche Verarbeitung in Form der sequentiellen Analyse stellt, da die Einzeltöne nicht aufgrund ihrer zeitlichen Nähe, sondern aufgrund von Ähnlichkeiten in den auditiven Merkmalen sequentiell in distinkte auditorische Streams gruppiert werden. Das Binden von ähnlichen Tönen könnte dabei auf zeitlichen Prädiktionen beruhen, die im AC generiert werden. Die Überprüfung der Rolle zeitlicher Prädiktionen könnte ein Schwerpunkt in Folgeexperimenten sein, in denen die regelmäßige periodische Struktur der klassischen Alternationsparadigmen durch zeitliche Verschiebungen der A- und/oder B-Töne aufgebrochen wird. Mit diesem experimentellen Ansatz würde man sich zudem natürlichen Hörsituationen annähern, in denen akustische Reize unterschiedlicher Quellen zeitlich unabhängig voneinander sind. In den klassischen experimentellen Alternationsparadigmen ist diese Unabhängigkeit nicht gegeben, da auch zwischen den Tönen unterschiedlicher auditorischer Streams eine periodische Beziehung besteht.

Ein weiterer Schwerpunkt sollte die vertiefende Betrachtung der funktionellen Differenzierung des AC sein. Aus den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit zeichnen sich zwei potentielle Untersuchungslinien ab. Zum einen sollten die Befunde zur merkmalsabhängigen und merkmalsunabhängigen Repräsentation des Segregierens im AC weiterführend untersucht werden. Dies schließt sowohl die Einführung anderer auditiver Merkmale als auch die Verifizierung der beobachteten merkmalsabhängigen Befunde innerhalb einer Versuchssitzung und unter Verwendung eines Stimulusmaterials ein, welches das Segregieren anhand mehrerer Merkmale erlaubt. In Fortsetzung der Studien II und III könnte unter Verwendung eines Stimulusmaterials, in dem die Merkmale Klangfarbe und Tonhöhe kombiniert sind, eine Überprüfung der in anterioren auditorischen Arealen gefundenen, tonhöhen-spezifischen Effekte und das Auffinden bisher nicht beobachteter, klangfarbenspezifischer Effekte möglich sein. Eine zweite, damit eng verbundene Untersuchungslinie wäre eine über die bekannte Unterteilung hinausgehende, detaillierte funktionelle Beschreibung auditorischer Territorien auf

der Grundlage von zytoarchitektonisch nachvollziehbaren Aktivierungsclustern, wie es in Studie III für den Bereich des Heschl'schen Gyrus und Sulcus gezeigt wurde. In einem dritten Schwerpunkt sollte im Sinne einer Perspektiverweiterung die Rolle unterschiedlicher kortikaler Strukturen am Prozess der auditorischen Stream Segregation untersucht werden. Bisher wurde nur in einer fMRT-Studie segregationsspezifische Aktivierung außerhalb des AC, im *Sulcus intraparietalis* beschrieben (Cusack, 2005). Tierexperimentelle Untersuchungen beschränken sich bisher auf den primären AC bzw. noch davor liegende Verarbeitungsstufen. Im Gegensatz dazu existieren für die bistabile Wahrnehmung in der visuellen Modalität Hypothesen, in denen top-down geleiteten Prozessen sowohl innerhalb der sensorischen Areale als auch in Arealen höherer Ordnung, z.B. im frontalen Kortex, eine Funktion in der „Lenkung“ der perzeptuellen Organisation zugesprochen wird (Leopold and Logothetis, 1999; Sterzer et al., 2006). In den Studien II und III deutet sich mit der merkmalsunabhängigen Aktivierung des Territoriums T3 bereits eine Beeinflussung des auditiven Perzeptes (Segregation) durch top-down Prozesse an. Die funktionelle Rolle höher geordneter Areale bei der perzeptuellen Organisation müsste ebenfalls Eingang in zukünftige tierexperimentelle, elektrophysiologische Studien finden.

7. Abkürzungsverzeichnis

AC	Auditorischer Kortex
ALM	Allgemeines Lineares Regressionsmodell
α	Signifikanzniveau
BA	Brodmann Areal
B_0	statisches Magnetfeld
BOLD	Blood Oxygen Level Dependent
d'	Sensitivitätsindex
3D	3-dimensional
EEG	Elektroenzephalographie
f	relative Häufigkeit der falschen Antworten für die Berechnung des Sensitivitätsindex
FLASH	Fast Low Angle Shot
FM	frequenzmodulierte Töne
fMRT	funktionelle Magnetresonanztomographie
FOV	Field of View, Bildausschnitt
FWHM	Full Width Half Maximum
h	relative Häufigkeit der richtigen Antworten für die Berechnung des Sensitivitätsindex
IWV	Intensitätsgewichtetes Volumen
MDEFT	Modified driven equilibrium Fourier Tomography
MEG	Magnetenzephalographie
MMN	Mismatch Negativity
MMNm	Mismatch Negativity magnetic
MR-	Magnetresonanz
p	Überschreitungswahrscheinlichkeit
PET	Positronenemissionstomographie
q	Quantil der Standardnormalverteilung
r	Pearson Korrelationskoeffizient
ROI	Region of Interest
SPL	Sound pressure level, Schalldruckpegel
t	Testgröße des T-Testes und des ALM
TE	Echozeit

TR	Repetitionszeit
T-Test	Hypothesentest mit t-verteilter Testprüfgröße zur Anwendung an normalverteilten Grundgesamtheiten
T1	longitudinale Relaxationszeit
T2	transversale Relaxationszeit
T2*	transversale Relaxationszeit aufgrund von Inhomogenitäten des statischen Magnetfeldes
u	Testgröße des Vierfelder-Chi ² -Testes

8. Literaturverzeichnis

- Alain, C., Arnott, S.R., Hevenor, S., Graham, S., Grady, C.L., 2001. "What" and "where" in the human auditory system. *Proc Natl Acad Sci U S A* 98, 12301-12306.
- Baumgart, F., Kaulisch, T., Tempelmann, C., Gaschler-Markefski, B., Tegeler, C., Schindler, F., Stiller, D., Scheich, H., 1998. Electrodynamische Kopfhörer und Lautsprecher für die Anwendung in magnetischen Resonanz-Scannern. *Med. Phys.* 25, 2068-2070.
- Bee, M.A., Klump, G.M., 2004. Primitive auditory stream segregation: a neurophysiological study in the songbird forebrain. *J Neurophysiol* 92, 1088-1104.
- Bee, M.A., Klump, G.M., 2005. Auditory stream segregation in the songbird forebrain: effects of time intervals on responses to interleaved tone sequences. *Brain Behav Evol* 66, 197-214.
- Bendor, D., Wang, X., 2005. The neuronal representation of pitch in primate auditory cortex. *Nature* 436, 1161-1165.
- Besson, M., Schön, D., 2001. Comparison between language and music. *Ann N Y Acad Sci* 930, 232-258.
- Binder, J.R., Frost, J.A., Hammeke, T.A., Bellgowan, P.S.F., Springer, J.A., Kaufman, J.N., Possing, E.T., 2000. Human temporal lobe activation by speech and nonspeech sounds. *Cereb. Cortex* 10, 512-528.
- Binder, J.R., Frost, J.A., Hammeke, T.A., Rao, S.M., Cox, R.W., 1996. Function of the left planum temporale in auditory and linguistic processing. *Brain* 119, 1239-1247.
- Binder, J.R., Liebenthal, E., Possing, E.T., Medler, D.A., Ward, B.D., 2004. Neural correlates of sensory and decision processes in auditory object identification. *Nat Neurosci* 7, 295-301.
- Brechmann, A., Baumgart, F., Scheich, H., 2002. Sound-level-dependent representation of frequency modulations in human auditory cortex: a low-noise fMRI study. *J Neurophysiol* 87, 423-433.
- Brechmann, A., Gaschler-Markefski, B., Sohr, M., Yoneda, K., Kaulisch, T., Scheich, H., 2007. Working memory specific activity in auditory cortex: potential correlates of sequential processing and maintenance. *Cereb Cortex* 17, 2544-2552.
- Brechmann, A., Scheich, H., 2005. Hemispheric shifts of sound representation in auditory cortex with conceptual listening. *Cereb Cortex* 15, 578-587.

- Bregman, A.S., 1990. Auditory scene analysis. The perceptual organization of sound. MIT Press, Cambridge.
- Brodmann, K., 1909. Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde. Johann Ambrosius Barth, Leipzig.
- Bronkhorst, A.W., 2000. The cocktail party phenomenon: a review of research on speech intelligibility in multiple-talker conditions. *Acustica* 86, 117-128.
- Brosch, M., Schreiner, C.E., 1997. Time course of forward masking tuning curves in cat primary auditory cortex. *J Neurophysiol* 77, 923-943.
- Brungart, D.S., 2001. Informational and energetic masking effects in the perception of two simultaneous talkers. *J Acoust Soc Am* 109, 1101-1109.
- Calautti, C., Leroy, F., Guincestre, J.Y., Marie, R.M., Baron, J.C., 2001. Sequential activation brain mapping after subcortical stroke: changes in hemispheric balance and recovery. *NeuroReport* 12, 3883-3886.
- Carlyon, R.P., 2004. How the brain separates sounds. *Trends Cogn Sci* 8, 465-471.
- Cherry, C.E., 1953. Some experiments on the recognition of speech, with one and two ears. *J. Acoust. Soc. Am.* 25, 975-981.
- Cusack, R., 2005. The intraparietal sulcus and perceptual organization. *J Cogn Neurosci* 17, 641-651.
- Cusack, R., Roberts, B., 2000. Effects of differences in timbre on sequential grouping. *Percept Psychophys* 62, 1112-1120.
- Denham, S.L., Winkler, I., 2006. The role of predictive models in the formation of auditory streams. *J Physiol Paris* 100, 154-170.
- Efron, R., 1963a. The effect of handedness on the perception of simultaneity and temporal order. *Brain* 86, 261-284.
- Efron, R., 1963b. Temporal Perception, Aphasia and D'ej'a Vu. *Brain* 86, 403-424.
- Ernst, S.M., Verhey, J.L., Uppenkamp, S., 2008. Spatial dissociation of changes of level and signal-to-noise ratio in auditory cortex for tones in noise. *Neuroimage* 43, 321-328.
- Fay, R.R., 1998. Auditory stream segregation in goldfish (*Carassius auratus*). *Hear Res* 120, 69-76.
- Fishman, Y.I., Arezzo, J.C., Steinschneider, M., 2004. Auditory stream segregation in monkey auditory cortex: effects of frequency separation, presentation rate, and tone duration. *J Acoust Soc Am* 116, 1656-1670.

- Fishman, Y.I., Reser, D.H., Arezzo, J.C., Steinschneider, M., 2001. Neural correlates of auditory stream segregation in primary auditory cortex of the awake monkey. *Hear Res* 151, 167-187.
- Flechsig, P., 1908. Bemerkungen über die Hörsphäre des menschlichen Gehirns. *Neurol. Zentralbl.* 27, 2-7, 50-57.
- Formisano, E., Kim, D.S., Di Salle, F., van de Moortele, P.F., Ugurbil, K., Goebel, R., 2003. Mirror-symmetric tonotopic maps in human primary auditory cortex. *Neuron* 40, 859-869.
- Frackowiak, R.S., 1994. Functional mapping of verbal memory and language. *Trends Neurosci* 17, 109-115.
- Frahm, J., Fransson, P., Krüger, G., 1999. Magnetic resonance imaging of human brain function. In: Windhorst, U., Johansson, H. (Eds.), *Modern Techniques in Neuroscience Research*. Springer, Berlin, pp. 1055-1082.
- Gaab, N., Gaser, C., Zaehle, T., Jancke, L., Schlaug, G., 2003. Functional anatomy of pitch memory--an fMRI study with sparse temporal sampling. *Neuroimage* 19, 1417-1426.
- Galaburda, A., Sanides, F., 1980. Cytoarchitectonic organization of the human auditory cortex. *J Comp Neurol* 190, 597-610.
- Gao, J.H., Xiong, J., Lai, S., Haacke, E.M., Woldorff, M.G., Li, J., Fox, P.T., 1996. Improving the temporal resolution of functional MR imaging using keyhole techniques. *Magn Reson Med* 35, 854-860.
- Gaschler- Markeski, B., Brechmann, A., Szycik, G.R., Kaulisch, T., Baumgart, F., Scheich, H., 2006. Definition of human auditory cortex territories based on anatomical landmarks and fMRI activation. In: Divenyi, P.L., Greenberg, S., Meyer, G. (Eds.), *Dynamics of speech production and perception*. IOS Press, Amsterdam, Berlin, Oxford, Tokyo, Washington DC, pp. 355-367.
- Gaschler-Markefski, B., Baumgart, F., Tempelmann, C., Schindler, F., Stiller, D., Heinze, H.J., Scheich, H., 1997. Statistical methods in functional magnetic resonance imaging with respect to nonstationary time-series: auditory cortex activity. *Magn Reson Med* 38, 811-820.
- Gaschler-Markefski, B., Baumgart, F., Tempelmann, C., Woldorff, M.G., Scheich, H., 1998. Activation of human auditory cortex in retrieval experiments: an fMRI study. *Neural Plasticity* 6, 69-75.
- Griffiths, T.D., Buchel, C., Frackowiak, R.S., Patterson, R.D., 1998. Analysis of temporal structure in sound by the human brain. *Nat Neurosci* 1, 422-427.
- Griffiths, T.D., Warren, J.D., 2002. The planum temporale as a computational hub. *Trends Neurosci* 25, 348-353.

- Griffiths, T.D., Warren, J.D., 2004. What is an auditory object? *Nat Rev Neurosci* 5, 887-892.
- Gutschalk, A., Micheyl, C., Melcher, J.R., Rupp, A., Scherg, M., Oxenham, A.J., 2005. Neuromagnetic correlates of streaming in human auditory cortex. *J Neurosci* 25, 5382-5388.
- Gutschalk, A., Oxenham, A.J., Micheyl, C., Wilson, E.C., Melcher, J.R., 2007. Human cortical activity during streaming without spectral cues suggests a general neural substrate for auditory stream segregation. *J Neurosci* 27, 13074-13081.
- Hackett, T.A., Preuss, T.M., Kaas, J.H., 2001. Architectonic identification of the core region in auditory cortex of macaques, chimpanzees, and humans. *J Comp Neurol* 441, 197-222.
- Hall, D.A., Barrett, D.J., Akeroyd, M.A., Summerfield, A.Q., 2005. Cortical representations of temporal structure in sound. *J Neurophysiol* 94, 3181-3191.
- Hall, D.A., Haggard, M.P., Summerfield, A.Q., Akeroyd, M.A., Palmer, A.R., Bowtell, R.W., 2001. Functional magnetic resonance imaging measurements of sound-level encoding in the absence of background scanner noise. *J Acoust Soc Am* 109, 1559-1570.
- Hall, D.A., Johnsrude, I.S., Haggard, M.P., Palmer, A.R., Akeroyd, M.A., Summerfield, A.Q., 2002. Spectral and temporal processing in human auditory cortex. *Cereb Cortex* 12, 140-149.
- Halperin, Y., Nachshon, I., Carmon, A., 1973. Shift of ear superiority in dichotic listening to temporally patterned nonverbal stimuli. *J Acoust Soc Am* 53, 46-50.
- Halpern, A.R., Zatorre, R.J., Bouffard, M., Johnson, J.A., 2004. Behavioral and neural correlates of perceived and imagined musical timbre. *Neuropsychologia* 42, 1281-1292.
- Hart, H.C., Palmer, A.R., Hall, D.A., 2002. Heschl's gyrus is more sensitive to tone level than non-primary auditory cortex. *Hear Res* 171, 177-190.
- Hashimoto, R., Homae, F., Nakajima, K., Miyashita, Y., Sakai, K.L., 2000. Functional differentiation in the human auditory and language areas revealed by a dichotic listening task. *Neuroimage* 12, 147-158.
- Heeger, D.J., Ress, D., 2002. What does fMRI tell us about neuronal activity? *Nat Rev Neurosci* 3, 142-151.
- Hess, A., Stiller, D., Kaulisch, T., Heil, P., Scheich, H., 2000. New Insights into the Hemodynamic Blood Oxygenation Level-Dependent Response through Combination of Functional Magnetic Resonance Imaging and Optical Recording in Gerbil Barrel Cortex. *The Journal of Neuroscience* 20, 3328-3338.

- Hillyard, S.A., Hink, R.F., Schwent, V.L., Picton, T.W., 1973. Electrical signs of selective attention in the human brain. *Science* 182, 177-180.
- Hillyard, S.A., Vogel, E.K., Luck, S.J., 1998. Sensory gain control (amplification) as a mechanism of selective attention: electrophysiological and neuroimaging evidence. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 353, 1257-1270.
- Hutsler, J.J., Gazzaniga, M.S., 1996. Acetylcholinesterase staining in human auditory and language cortices: regional variation of structural features. *Cereb Cortex* 6, 260-270.
- Itatani, N., Klump, G.M., 2009. Auditory streaming of amplitude-modulated sounds in the songbird forebrain. *J Neurophysiol* 101, 3212-3225.
- Iverson, P., 1995. Auditory stream segregation by musical timbre: effects of static and dynamic acoustic attributes. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 21, 751-763.
- Izumi, A., 2002. Auditory stream segregation in Japanese monkeys. *Cognition* 82, B113-122.
- Jäncke, L., Shah, N.J., Posse, S., Grosse-Ryken, M., Müller-Gärtner, H.W., 1998. Intensity coding of auditory stimuli: An fMRI study. *Neuropsychologia* 36, 875-883.
- Jäncke, L., Wüstenberg, T., Scheich, H., Heinze, H.J., 2002. Phonetic perception and the temporal cortex. *Neuroimage* 15, 733-746.
- Johnsrude, I.S., Penhune, V.B., Zatorre, R.J., 2000. Functional specificity in the right human auditory cortex for perceiving pitch direction. *Brain* 123, 155-163.
- Kaas, J.H., Hackett, T.A., 1998. Subdivisions of auditory cortex and levels of processing in primates. *Audiol. Neurootol.* 3, 73-85.
- Kaas, J.H., Hackett, T.A., 1999. 'What' and 'where' processing in auditory cortex. *Nat Neurosci* 2, 1045-1047.
- Kanwal, J.S., Medvedev, A.V., Micheyl, C., 2003. Neurodynamics for auditory stream segregation: tracking sounds in the mustached bat's natural environment. *Network* 14, 413-435.
- Köhler, W., 1971. *Die Aufgabe der Gestaltpsychologie*. Walter de Gruyter Verlag, Berlin, New York.
- Leonard, C.M., Puranik, C., Kuldau, J.M., Lombardino, L.J., 1998. Normal variation in the frequency and location of human auditory cortex landmarks. Heschl's gyrus: where is it? *Cereb Cortex* 8, 397-406.

- Leopold, D.A., Logothetis, N.K., 1999. Multistable phenomena: changing views in perception. *Trends Cogn Sci* 3, 254-264.
- Liegeois-Chauvel, C., de Graaf, J.B., Laguitton, V., Chauvel, P., 1999. Specialization of left auditory cortex for speech perception in man depends on temporal coding. *Cereb Cortex* 9, 484-496.
- Liegeois-Chauvel, C., Giraud, K., Badier, J.M., Marquis, P., Chauvel, P., 2001. Intracerebral evoked potentials in pitch perception reveal a functional asymmetry of the human auditory cortex. *Ann N Y Acad Sci* 930, 117-132.
- Liegeois-Chauvel, C., Musolino, A., Badier, J.M., Marquis, P., Chauvel, P., 1994. Evoked potentials recorded from the auditory cortex in man: evaluation and topography of the middle latency components. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 92, 204-214.
- Logothetis, N.K., 2003. The underpinnings of the BOLD functional magnetic resonance imaging signal. *J Neurosci* 23, 3963-3971.
- MacDougall-Shackleton, S.A., Hulse, S.H., Gentner, T.Q., White, W., 1998. Auditory scene analysis by European starlings (*Sturnus vulgaris*): perceptual segregation of tone sequences. *J Acoust Soc Am* 103, 3581-3587.
- Marshall, R.S., Perera, G.M., Lazar, R.M., Krakauer, J.W., Constantine, R.C., DeLaPaz, R.L., 2000. Evolution of cortical activation during recovery from corticospinal tract infarction. *Stroke* 31, 656-661.
- Menon, V., Levitin, D.J., Smith, B.K., Lembke, A., Krasnow, B.D., Glazer, D., Glover, G.H., McAdams, S., 2002. Neural correlates of timbre change in harmonic sounds. *Neuroimage* 17, 1742-1754.
- Micheyl, C., Carlyon, R.P., Gutschalk, A., Melcher, J.R., Oxenham, A.J., Rauschecker, J.P., Tian, B., Courtenay Wilson, E., 2007. The role of auditory cortex in the formation of auditory streams. *Hear Res*.
- Micheyl, C., Tian, B., Carlyon, R.P., Rauschecker, J.P., 2005. Perceptual organization of tone sequences in the auditory cortex of awake macaques. *Neuron* 48, 139-148.
- Miller, G.A., Heise, G.A., 1950. The Trill Threshold. *J Acoust Soc Am* 22, 637-638.
- Moore, B.C., Gockel, H., 2002. Factors influencing sequential stream segregation. *Acta Acustica united with Acustica* 88, 320-332.
- Morel, A., Garraghty, P.E., Kaas, J.H., 1993. Tonotopic organization, architectonic fields, and connections of auditory cortex in macaque monkeys. *J. Comp. Neurol.* 335, 437-459.
- Morosan, P., Rademacher, J., Palomero-Gallagher, N., Zilles, K., 2005. 3. Anatomical organization of the human auditory cortex: cytoarchitecture and

- transmitter receptors. In: König, R., Heil, P., Budinger, E., Scheich, H. (Eds.), *The auditory cortex. A synthesis of human and animal research.* LEA, Mahwah, NJ.
- Morosan, P., Rademacher, J., Schleicher, A., Amunts, K., Schormann, T., Zilles, K., 2001. Human Primary Auditory Cortex: Cytoarchitectonic Subdivisions and Mapping into a Spatial Reference System. *Neuroimage* 13, 684-701.
- Müller-Gass, A., Marcoux, A., Logan, J., Campbell, K.B., 2001. The intensity of masking noise affects the mismatch negativity to speech sounds in human subjects. *Neurosci Lett* 299, 197-200.
- Nair, D.G., 2005. About being BOLD. *Brain Res Brain Res Rev* 50, 229-243.
- Neppert, J.M.H., 1999. *Elemente einer akustischen Phonetik.* Helmut Buske Verlag, Hamburg.
- Oesterle, C., Hennig, J., 1998. Improvement of spatial resolution of keyhole effect images. *Magn Reson Med* 39, 244-250.
- Ogawa, S., Tank, D.W., Menon, R., Ellermann, J.M., Kim, S.G., Merkle, H., Ugurbil, K., 1992. Intrinsic signal changes accompanying sensory stimulation: functional brain mapping with magnetic resonance imaging. *Proc Natl Acad Sci U S A* 89, 5951-5955.
- Oldfield, R.C., 1971. The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh Inventory. *Neuropsychologia* 9, 97-113.
- Patterson, R.D., Uppenkamp, S., Johnsrude, I.S., Griffiths, T.D., 2002. The processing of temporal pitch and melody information in auditory cortex. *Neuron* 36, 767-776.
- Penagos, H., Melcher, J.R., Oxenham, A.J., 2004. A neural representation of pitch salience in nonprimary human auditory cortex revealed with functional magnetic resonance imaging. *J Neurosci* 24, 6810-6815.
- Penhune, V.B., Zatorre, R.J., MacDonald, J.D., Evans, A.C., 1996. Interhemispheric anatomical differences in human primary auditory cortex: probabilistic mapping and volume measurement from magnetic resonance scans. *Cereb Cortex* 6, 661-672.
- Petkov, C.I., Kang, X., Alho, K., Bertrand, O., Yund, E.W., Woods, D.L., 2004. Attentional modulation of human auditory cortex. *Nat Neurosci* 7, 658-663.
- Pfeifer, R.A., 1920. Myelogenetisch-anatomische Untersuchungen über das kortikale Ende der Hörleitung. *Abh Math-Physik Kl sächs Akad Wiss Leipzig* 37, 1-54.
- Phillips, D.P., 1990. Neural representation of sound amplitude in the auditory cortex: effects of noise masking. *Behav Brain Res* 37, 197-214.

- Phillips, D.P., Cynader, M.S., 1985. Some neural mechanisms in the cat's auditory cortex underlying sensitivity to combined tone and wide-spectrum noise stimuli. *Hear Res* 18, 87-102.
- Platel, H., Price, C., Baron, J.C., Wise, R., Lambert, J., Frackowiak, R.S., Lechevalier, B., Eustache, F., 1997. The structural components of music perception. A functional anatomical study. *Brain* 120, 229-243.
- Posner, M.I., 1995. Attention in Cognitive Neuroscience: An Overview. In: Gazzaniga, M.S. (Ed.), *The Cognitive Neurosciences*. MIT Press, Cambridge, MA, pp. 615-624.
- Pressnitzer, D., Hupe, J.M., 2006. Temporal dynamics of auditory and visual bistability reveal common principles of perceptual organization. *Curr Biol* 16, 1351-1357.
- Rademacher, J., Caviness, V.S., Jr., Steinmetz, H., Galaburda, A.M., 1993. Topographical variation of the human primary cortices: implications for neuroimaging, brain mapping, and neurobiology. *Cereb Cortex* 3, 313-329.
- Rademacher, J., Morosan, P., Schormann, T., Schleicher, A., Werner, C., Freund, H.J., Zilles, K., 2001. Probabilistic Mapping and Volume Measurement of Human Primary Auditory Cortex. *Neuroimage* 13, 669-683.
- Rahne, T., Bockmann, M., von Specht, H., Sussman, E.S., 2007. Visual cues can modulate integration and segregation of objects in auditory scene analysis. *Brain Res* 1144, 127-135.
- Rahne, T., Deike, S., Selezneva, E., Brosch, M., Konig, R., Scheich, H., Bockmann, M., Brechmann, A., 2008. A multilevel and cross-modal approach towards neuronal mechanisms of auditory streaming. *Brain Res* 1220, 118-131.
- Rauschecker, J.P., Tian, B., 2000. Mechanisms and streams for processing of "what" and "where" in auditory cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 97, 11800-11806.
- Rivier, F., Clarke, S., 1997. Cytochrome oxidase, acetylcholinesterase, and NADPH-diaphorase staining in human supratemporal and insular cortex: evidence for multiple auditory areas. *Neuroimage* 6, 288-304.
- Samson, S., 2003. Neuropsychological studies of musical timbre. *Ann N Y Acad Sci* 999, 144-151.
- Saur, D., Lange, R., Baumgaertner, A., Schraknepper, V., Willmes, K., Rijntjes, M., Weiller, C., 2006. Dynamics of language reorganization after stroke. *Brain* 129, 1371-1384.
- Scheich, H., Baumgart, F., Gaschler-Markefski, B., Tegeler, C., Tempelmann, C., Heinze, H.J., Schindler, F., Stiller, D., 1998. Functional magnetic resonance imaging of a human auditory cortex area involved in foreground-background decomposition. *Eur. J. Neurosci.* 10, 803-809.

- Scheich, H., Brechmann, A., Brosch, M., Budinger, E., Ohl, F.W., 2007. The cognitive auditory cortex: task-specificity of stimulus representations. *Hear Res* 229, 213-224.
- Schneider, P., Sluming, V., Roberts, N., Scherg, M., Goebel, R., Specht, H.J., Dosch, H.G., Bleeck, S., Stippich, C., Rupp, A., 2005. Structural and functional asymmetry of lateral Heschl's gyrus reflects pitch perception preference. *Nat Neurosci* 8, 1241-1247.
- Scott, S.K., Rosen, S., Wickham, L., Wise, R.J., 2004. A positron emission tomography study of the neural basis of informational and energetic masking effects in speech perception. *J Acoust Soc Am* 115, 813-821.
- Scott, S.K., Wise, R.J., 2004. The functional neuroanatomy of prelexical processing in speech perception. *Cognition* 92, 13-45.
- Seifritz, E., Salle, F.D., Esposito, F., Bilecen, D., Neuhoff, J.G., Scheffler, K., 2003. Sustained blood oxygenation and volume response to repetition rate-modulated sound in human auditory cortex. *Neuroimage* 20, 1365-1370.
- Shapleske, J., Rossell, S.L., Woodruff, P.W., David, A.S., 1999. The planum temporale: A systematic, quantitative review of its structural, functional and clinical significance. *Behavioural Brain Research* 29, 26-49.
- Shinn-Cunningham, B.G., 2008. Object-based auditory and visual attention. *Trends Cogn Sci* 12, 182-186.
- Shtyrov, Y., Kujala, T., Ahveninen, J., Tervaniemi, M., Alku, P., Ilmoniemi, R.J., Naatanen, R., 1998. Background acoustic noise and the hemispheric lateralization of speech processing in the human brain: magnetic mismatch negativity study. *Neurosci Lett* 251, 141-144.
- Shtyrov, Y., Kujala, T., Ilmoniemi, R.J., Naatanen, R., 1999. Noise affects speech-signal processing differently in the cerebral hemispheres. *NeuroReport* 10, 2189-2192.
- Sigalovsky, I.S., Melcher, J.R., 2006. Effects of sound level on fMRI activation in human brainstem, thalamic and cortical centers. *Hear Res* 215, 67-76.
- Singh, P.G., 1987. Perceptual organization of complex-tone sequences: a tradeoff between pitch and timbre? *J Acoust Soc Am* 82, 886-899.
- Singh, P.G., Bregman, A.S., 1997. The influence of different timbre attributes on the perceptual segregation of complex-tone sequences. *J Acoust Soc Am* 102, 1943-1952.
- Snyder, J.S., Alain, C., 2007. Toward a neurophysiological theory of auditory stream segregation. *Psychol Bull* 133, 780-799.

- Snyder, J.S., Alain, C., Picton, T.W., 2006. Effects of attention on neuroelectric correlates of auditory stream segregation. *J Cogn Neurosci* 18, 1-13.
- Sterzer, P., Haynes, J.D., Rees, G., 2006. Primary visual cortex activation on the path of apparent motion is mediated by feedback from hMT+/V5. *Neuroimage* 32, 1308-1316.
- Sterzer, P., Kleinschmidt, A., 2007. A neural basis for inference in perceptual ambiguity. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104, 323-328.
- Sussman, E., Ritter, W., Vaughan, H.G., Jr., 1998. Attention affects the organization of auditory input associated with the mismatch negativity system. *Brain Res* 789, 130-138.
- Sussman, E., Ritter, W., Vaughan, H.G., Jr., 1999. An investigation of the auditory streaming effect using event-related brain potentials. *Psychophysiology* 36, 22-34.
- Sussman, E., Steinschneider, M., 2006. Neurophysiological evidence for context-dependent encoding of sensory input in human auditory cortex. *Brain Res*.
- Swets, J.A., Tanner, W.P., Birdsall, T.G., 1961. Decision processes in perception. *Psychological Review* 68, 301-340.
- Tanaka, H., Fujita, N., Watanabe, Y., Hirabuki, N., Takanashi, M., Oshiro, Y., Nakamura, H., 2000. Effects of stimulus rate on the auditory cortex using fMRI with 'sparse' temporal sampling. *NeuroReport* 11, 2045-2049.
- Tregellas, J.R., Davalos, D.B., Rojas, D.C., 2006. Effect of task difficulty on the functional anatomy of temporal processing. *Neuroimage* 32, 307-315.
- Ulanovsky, N., Las, L., Farkas, D., Nelken, I., 2004. Multiple time scales of adaptation in auditory cortex neurons. *J Neurosci* 24, 10440-10453.
- van Noorden, L.P.A.S., 1975. Temporal coherence in the perception of tone sequences, Eindhoven, The Netherlands.
- von Economo, C., Horn, L., 1930. Über Windungsrelief, Maße und Rindenarchitektonik der Supratemporalfläche, ihre individuellen und ihre Seitenunterschiede. *Z. Neurol. Psychiat.* 130, 678-757.
- Wallace, M.N., Johnston, P.W., Palmer, A.R., 2002. Histochemical identification of cortical areas in the auditory region of the human brain. *Exp Brain Res* 143, 499-508.
- Warren, J.D., Griffiths, T.D., 2003. Distinct mechanisms for processing spatial sequences and pitch sequences in the human auditory brain. *J Neurosci* 23, 5799-5804.

- Wessinger, C.M., VanMeter, J., Tian, B., Van Lare, J., Pekar, J., Rauschecker, J.P., 2001. Hierarchical Organization of the Human Auditory Cortex Revealed by Functional Magnetic Resonance Imaging. *J Cogn Neurosci* 13, 1-7.
- Westbury, C.F., Zatorre, R.J., Evans, A.C., 1999. Quantifying variability in the planum temporale: a probability map. *Cereb. Cortex* 9, 392-405.
- Wetzel, W., Ohl, F.W., Scheich, H., 2008. Global versus local processing of frequency-modulated tones in gerbils: an animal model of lateralized auditory cortex functions. *Proc Natl Acad Sci U S A* 105, 6753-6758.
- Wilson, E.C., Melcher, J.R., Micheyl, C., Gutschalk, A., Oxenham, A.J., 2007. Cortical fMRI activation to sequences of tones alternating in frequency: relationship to perceived rate and streaming. *J Neurophysiol* 97, 2230-2238.
- Wood, N.L., Cowan, N., 1995. The cocktail party phenomenon revisited: attention and memory in the classic selective listening procedure of Cherry (1953). *J Exp Psychol Gen* 124, 243-262.
- Woods, R.P., Grafton, S.T., Holmes, C.J., Cherry, S.R., Mazziotta, J.C., 1998. Automated image registration: I. General methods and intrasubject, intramodality validation. *J Comput Assist Tomogr* 22, 139-152.
- Xiong, J., Fox, P.T., Gao, J.H., 1999. The effects of k-space data undersampling and discontinuities in keyhole functional MRI. *Magn Reson Imaging* 17, 109-119.
- Xiong, J., Gao, J.H., Lancaster, J.L., Fox, P.T., 1995. Clustered pixels analysis for functional MRI activation studies of the human brain. *Hum Brain Mapp* 3, 287-301.
- Yost, W.A., 1991. Auditory image perception and analysis: The basis for hearing. *Hearing Research* 56, 8-18.
- Zatorre, R.J., Belin, P., 2001. Spectral and temporal processing in human auditory cortex. *Cereb Cortex* 11, 946-953.
- Zatorre, R.J., Belin, P., Penhune, V.B., 2002. Structure and function of auditory cortex: music and speech. *Trends Cogn Sci* 6, 37-46.
- Zatorre, R.J., Evans, A.C., Meyer, E., 1994. Neural mechanisms underlying melodic perception and memory for pitch. *J Neurosci* 14, 1908-1919.
- Zatorre, R.J., Gandour, J.T., 2008. Neural specializations for speech and pitch: moving beyond the dichotomies. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 363, 1087-1104.

9. Anhang

Tab. A 1: Ergebnisse des T-Testes zum Vergleich der Stärke der Aktivierung (IWV) zwischen den Unterbedingungen *Rauschen* und der Bedingung *Ton*. Signifikante Effekte ($p \leq 0,05$) sind orange und Trends ($p < 0,1$) sind grau unterlegt.

			Pegel Weißes Rauschen (SPL)				
			59,6 dB	65,6 dB	73,6 dB	75,6 dB	77,6 dB
Linker auditorischer Kortex	TA	t	1,190	0,378	0,547	1,304	0,432
		p	0,279	0,719	0,604	0,240	0,681
	T1	t	2,309	1,885	2,458	0,386	2,252
		p	0,060	0,108	0,049	0,713	0,065
	T2	t	1,590	1,250	1,419	1,373	0,370
		p	0,163	0,258	0,206	0,219	0,724
	T3	t	1,133	0,385	0,693	1,220	0,352
		p	0,301	0,713	0,514	0,268	0,737
	AC gesamt	t	1,921	1,180	1,335	1,615	0,335
		p	0,103	0,283	0,230	0,157	0,749
Rechter auditorischer Kortex	TA	t	1,397	1,810	2,830	3,250	2,413
		p	0,212	0,120	0,030	0,017	0,052
	T1	t	1,874	0,684	0,813	0,805	0,283
		p	0,110	0,520	0,447	0,452	0,786
	T2	t	0,848	0,821	1,409	0,694	0,268
		p	0,429	0,443	0,209	0,514	0,798
	T3	t	2,461	1,810	3,728	3,822	1,671
		p	0,049	0,120	0,010	0,009	0,146
	AC gesamt	t	1,994	1,620	2,764	1,755	1,138
		p	0,093	0,156	0,033	0,130	0,298

Tab. A 2: Ergebnisse des T-Testes zum Vergleich der Stärke der Aktivierung (IWV) zwischen den Unterbedingungen *Rauschen* und *Rauschen+Ton*. Signifikante Effekte ($p \leq 0,05$) sind orange und Trends ($p < 0,1$) sind grau unterlegt.

			Pegel Weißes Rauschen (SPL)				
			59,6 dB	65,6 dB	73,6 dB	75,6 dB	77,6 dB
Linker auditorischer Kortex	TA	t	0,862	0,634	1,009	2,014	0,775
		p	0,422	0,549	0,352	0,091	0,468
	T1	t	0,101	1,057	3,132	1,870	0,959
		p	0,923	0,331	0,020	0,111	0,374
	T2	t	1,657	3,428	3,024	0,957	1,439
		p	0,149	0,014	0,023	0,376	0,200
	T3	t	1,433	0,041	2,464	1,128	0,361
		p	0,202	0,968	0,049	0,303	0,730
	AC gesamt	t	1,576	1,035	2,952	0,880	0,248
		p	0,166	0,341	0,026	0,413	0,812
Rechter auditorischer Kortex	TA	t	1,429	0,567	3,206	2,052	0,608
		p	0,203	0,591	0,018	0,086	0,566
	T1	t	0,111	0,960	3,260	2,912	0,800
		p	0,916	0,374	0,017	0,027	0,454
	T2	t	2,020	0,015	3,582	1,608	0,352
		p	0,090	0,989	0,012	0,159	0,737
	T3	t	2,922	0,781	3,294	2,075	0,377
		p	0,027	0,464	0,017	0,083	0,719
	AC gesamt	t	2,612	0,711	4,025	0,264	0,073
		p	0,040	0,504	0,007	0,801	0,944

Tab. A 3: Ergebnisse des T-Testes zum Vergleich der Stärke der Aktivierung (IWV) zwischen den Unterbedingungen *Rauschen+Ton* und der Bedingung *Ton*. Signifikante Effekte ($p \leq 0,05$) sind orange und Trends ($p < 0,1$) sind grau unterlegt.

			Pegel Weißes Rauschen (SPL)				
			59,6 dB	65,6 dB	73,6 dB	75,6 dB	77,6 dB
Linker auditorischer Kortex	TA	t	0,585	1,091	1,717	1,516	0,877
		p	0,580	0,317	0,137	0,180	0,414
	T1	t	2,221	0,580	2,884	2,245	1,520
		p	0,068	0,583	0,028	0,066	0,179
	T2	t	0,596	0,103	3,692	0,896	1,448
		p	0,573	0,922	0,010	0,405	0,198
	T3	t	0,795	0,327	3,264	0,130	0,435
		p	0,457	0,755	0,017	0,901	0,679
	AC gesamt	t	0,034	0,209	3,620	0,630	0,404
		p	0,974	0,841	0,011	0,552	0,701
Rechter auditorischer Kortex	TA	t	1,073	2,710	1,395	2,845	2,192
		p	0,324	0,035	0,212	0,029	0,071
	T1	t	0,719	1,188	1,348	1,466	0,900
		p	0,499	0,280	0,226	0,193	0,403
	T2	t	0,347	1,062	1,635	1,275	0,842
		p	0,740	0,329	0,153	0,250	0,432
	T3	t	1,101	1,782	0,363	0,931	1,588
		p	0,313	0,125	0,729	0,388	0,163
	AC gesamt	t	0,016	2,021	1,071	1,491	1,762
		p	0,988	0,090	0,325	0,186	0,129

Tab. A 4: Ergebnisse des T-Testes zum Vergleich der Stärke der Aktivierung (IWW) zwischen den einzelnen Unterbedingungen *Rauschen* im linken AC. Signifikante Effekte ($p \leq 0,05$) sind orange und Trends ($p < 0,0$) sind grau unterlegt.

		Pegel Weißes Rauschen (SPL)						
		65,6 dB	73,6 dB	75,6 dB	77,6 dB			
Linker auditorischer Kortex	TA	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	0,848	1,113	1,794	1,000
				p	0,429	0,308	0,123	0,356
			65,6 dB	t		0,088	0,557	0,033
				p		0,932	0,598	0,975
			73,6 dB	t			0,189	0,142
				p			0,857	0,891
			75,6 dB	t				0,387
				p				0,712
	T1	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	0,930	0,685	2,304	0,230
				p	0,388	0,519	0,061	0,826
			65,6 dB	t		0,323	1,496	0,653
				p		0,758	0,185	0,538
			73,6 dB	t			1,626	0,726
				p			0,155	0,495
			75,6 dB	t				1,657
				p				0,149
	T2	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	1,115	1,310	1,397	2,202
				p	0,308	0,238	0,212	0,070
			65,6 dB	t		0,186	0,163	1,194
				p		0,859	0,876	0,277
			73,6 dB	t			0,270	2,004
				p			0,796	0,092
			75,6 dB	t				1,386
				p				0,215
	T3	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	0,621	0,099	0,609	2,017
				p	0,557	0,924	0,565	0,090
			65,6 dB	t		0,469	0,795	0,955
				p		0,656	0,457	0,376
			73,6 dB	t			0,597	1,004
				p			0,573	0,354
			75,6 dB	t				1,366
				p				0,221
AC gesamt	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	0,996	0,725	1,397	2,104	
			p	0,358	0,496	0,212	0,080	
		65,6 dB	t		0,344	0,485	0,974	
			p		0,742	0,645	0,367	
		73,6 dB	t			0,222	1,461	
			p			0,832	0,194	
		75,6 dB	t				1,504	
			p				0,183	

Tab. A 5: Ergebnisse des T-Testes zum Vergleich der Stärke der Aktivierung (IWW) zwischen den einzelnen Unterbedingungen *Rauschen* im rechten AC. Signifikante Effekte ($p \leq 0,05$) sind orange und Trends ($p < 0,1$) sind grau unterlegt.

				Pegel Weißes Rauschen (SPL)				
				65,6 dB	73,6 dB	75,6 dB	77,6 dB	
Rechter auditorischer Kortex	TA	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	0,118	0,654	0,166	0,362
				p	0,910	0,537	0,874	0,729
			65,6 dB	t		0,811	0,478	0,522
				p		0,449	0,649	0,621
			73,6 dB	t			1,252	0,934
				p			0,257	0,387
			75,6 dB	t				0,154
				p				0,883
	T1	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	0,557	0,224	3,010	2,041
				p	0,598	0,830	0,024	0,087
			65,6 dB	t		0,365	1,263	0,523
				p		0,728	0,253	0,620
			73,6 dB	t			1,776	0,883
				p			0,126	0,411
			75,6 dB	t				0,860
				p				0,423
	T2	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	0,337	0,368	1,750	1,075
				p	0,748	0,726	0,131	0,324
			65,6 dB	t		0,751	1,320	0,530
				p		0,481	0,235	0,615
			73,6 dB	t			2,332	0,899
				p			0,058	0,403
			75,6 dB	t				0,825
				p				0,441
	T3	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	0,087	1,220	1,748	0,198
				p	0,934	0,268	0,131	0,849
			65,6 dB	t		1,643	1,646	0,062
				p		0,151	0,151	0,953
73,6 dB			t			0,870	0,695	
			p			0,418	0,513	
75,6 dB			t				1,167	
			p				0,287	
AC gesamt	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	0,178	1,106	0,736	0,795	
			p	0,865	0,311	0,489	0,457	
		65,6 dB	t		1,385	0,468	0,240	
			p		0,215	0,656	0,818	
		73,6 dB	t			1,807	1,107	
			p			0,121	0,311	
		75,6 dB	t				0,159	
			p				0,879	

Tab. A 6: Ergebnisse des T-Testes zum Vergleich der Stärke der Aktivierung (IWV) zwischen den einzelnen Unterbedingungen *Rauschen+Ton* im linken AC. Signifikante Effekte ($p \leq 0,05$) sind orange und Trends ($p < 0,1$) sind grau unterlegt.

		Pegel Weißes Rauschen (SPL)						
		65,6 dB	73,6 dB	75,6 dB	77,6 dB			
Linker auditorischer Kortex	TA	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	1,258	1,709	2,820	0,877
				p	0,255	0,138	0,030	0,414
			65,6 dB	t		0,163	1,573	1,380
				p		0,876	0,167	0,217
		73,6 dB	t			2,087	1,730	
			p			0,082	0,134	
		75,6 dB	t				1,000	
			p				0,356	
	T1	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	2,504	2,720	0,185	1,052
				p	0,046	0,035	0,859	0,333
			65,6 dB	t		1,816	3,548	3,181
				p		0,119	0,012	0,019
		73,6 dB	t			2,832	2,349	
			p			0,030	0,057	
		75,6 dB	t				2,308	
			p				0,060	
	T2	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	0,837	1,739	0,154	0,759
				p	0,435	0,133	0,883	0,477
			65,6 dB	t		2,183	1,694	2,194
				p		0,072	0,141	0,071
		73,6 dB	t			3,534	2,695	
			p			0,012	0,036	
		75,6 dB	t				1,101	
			p				0,313	
	T3	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	1,903	1,420	1,905	0,858
				p	0,106	0,206	0,105	0,424
			65,6 dB	t		2,326	0,666	1,074
				p		0,059	0,530	0,324
73,6 dB		t			1,967	1,478		
		p			0,097	0,190		
75,6 dB		t				1,307		
		p				0,239		
AC gesamt	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	0,379	1,886	0,679	0,973	
			p	0,718	0,108	0,523	0,368	
		65,6 dB	t		2,432	0,382	0,329	
			p		0,051	0,716	0,754	
	73,6 dB	t			3,209	2,473		
		p			0,018	0,048		
	75,6 dB	t				0,131		
		p				0,900		

Tab. A 7: Ergebnisse des T-Testes zum Vergleich der Stärke der Aktivierung (IWW) zwischen den einzelnen Unterbedingungen *Rauschen+Ton* im rechten AC. Signifikante Effekte ($p \leq 0,05$) sind orange und Trends ($p < 0,1$) sind grau unterlegt.

		Pegel Weißes Rauschen (SPL)						
				65,6 dB	73,6 dB	75,6 dB	77,6 dB	
Rechter auditorischer Kortex	TA	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	0,420	0,315	1,333	0,800
				p	0,689	0,764	0,231	0,454
			65,6 dB	t		0,893	1,122	0,700
				p		0,406	0,305	0,510
		73,6 dB	t			2,835	1,620	
			p			0,030	0,156	
		75,6 dB	t				0,851	
			p				0,427	
	T1	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	0,125	1,925	0,220	0,394
				p	0,904	0,103	0,833	0,707
			65,6 dB	t		2,787	0,374	1,088
				p		0,032	0,721	0,319
		73,6 dB	t			3,310	2,287	
			p			0,016	0,062	
		75,6 dB	t				0,892	
			p				0,407	
	T2	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	0,512	2,545	0,681	0,491
				p	0,627	0,044	0,522	0,641
			65,6 dB	t		2,760	0,449	0,310
				p		0,033	0,669	0,767
73,6 dB		t			2,316	2,835		
		p			0,060	0,030		
75,6 dB		t				0,756		
		p				0,478		
T3	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	2,075	0,657	1,589	1,826	
			p	0,083	0,536	0,163	0,118	
		65,6 dB	t		1,998	1,750	1,445	
			p		0,093	0,131	0,199	
	73,6 dB	t			0,918	1,679		
		p			0,394	0,144		
	75,6 dB	t				0,834		
		p				0,436		
AC gesamt	Pegel Weißes Rauschen (SPL)	59,6 dB	t	1,482	1,022	1,207	1,359	
			p	0,189	0,346	0,273	0,223	
		65,6 dB	t		2,531	1,016	1,368	
			p		0,045	0,349	0,220	
	73,6 dB	t			1,909	2,356		
		p			0,105	0,057		
	75,6 dB	t				0,044		
		p				0,966		

Erklärung

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

„FMRT-Studien am auditorischen Kortex des Menschen bei der auditiven Wahrnehmung in Cocktail-Party-Situationen“

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 16.07.2009

Susann Deike

Lebenslauf

Persönliche Daten:

Name: Susann Deike, geb. Reinsdorf
Anschrift: Breite Str.9
39171 Sülzetal/OT ALtenweddingen
geboren am: 28.09.1971
in: Gardelegen
Staatsangehörigkeit: deutsch
Familienstand: verheiratet, 2 Kinder

Ausbildungsdaten:

09/1978 – 08/1988 10-klassige Polytechnische Oberschule
Abschlussprädikat: „Mit Auszeichnung“
09/1988 – 08/1990 Erweiterte Oberschule (Abitur)
Abschlussprädikat: „Mit Auszeichnung“
09/1990 – 09/1993 Otto-von-Guericke-Universität Magdeburg
Studiengang: Lehramt Gymnasien
Fachkombination: Germanistik/Slawistik
09/1991 – 02/1992 Studienaufenthalt am Pädagogischen Institut Charkow
(Ukraine)
09/1993 Studiengangs- und Studienortswechsel,
Bayerische Julius-Maximilians-Universität Würzburg
Studiengang: Magister
Hauptfach: Deutsche Sprachwissenschaft
1.Nebenfach: Neuere Deutsche Literaturwissenschaft
2.Nebenfach: Ostslawische Philologie
07/1994 Latinum, Note: „Gut“
02/1996 Erlangung des Akademischen Grades eines Magister Artium
Abschlussprädikat: „Sehr gut“

10/2004 – 03/2009 Immatrikulation als Doktorandin im Fach Psychologie an der Fakultät für Naturwissenschaften der Otto-von-Guericke-Universität Magdeburg

Berufstätigkeit:

07/1996 – 11/2000 Anstellung als Logopädin im Krankenhaus Hohe Warte Bayreuth

07/1998 – 11/2000 Mutterschutz/Erziehungsurlaub

12/2000 – 09/2004 Wissenschaftliche Mitarbeiterin/Doktorandin am Leibniz Institut für Neurologie Magdeburg, „Speziallabor Nicht-Invasive Bildgebung“

10/2001 – 09/2004 Mitarbeit im Projekt der VW-Stiftung „Cocktail-party effect mechanisms and plasticity of acoustic signal binding and segregation“

09/2004 – 09/2005 Mutterschutz/Erziehungszeit

seit 10/2005 Wissenschaftliche Mitarbeiterin/Doktorandin am Leibniz Institut für Neurologie Magdeburg, „Speziallabor Nicht-Invasive Bildgebung“; Mitarbeit im Sonderforschungsbereich TRR 31 „Das aktive Gehör“

Magdeburg, den 16.07.2009