

# **Perzeptuelle Korrelate multisensorischer Interaktionen bei der auditiven Lokalisation**

Darstellung des thematischen Zusammenhangs  
und der wesentlichen Ergebnisse der 18 als schriftliche Habilitationsleistung  
eingereichten Veröffentlichungen  
im Sinne von § 5 Abs. 2 der Habilitationsordnung  
der Fakultät für Psychologie der Ruhr-Universität Bochum  
vom 24. Mai 1989, geändert am 8. März 1999

Der  
**Fakultät für Psychologie**  
vorgelegt von

**Jörg Lewald**

Bochum, im Oktober 2002

# Verzeichnis der Originalveröffentlichungen der schriftlichen Habilitationsleistung

- [1] Lewald J, Ehrenstein WH (1996) The effect of eye position on auditory lateralization. *Exp Brain Res* **108**: 473-485, (Erratum) **110**: 322
- [2] Lewald J (1997) Eye-position effects in directional hearing. *Behav Brain Res* **87**: 35-48
- [3] Lewald J (1998) The effect of gaze eccentricity on perceived sound direction and its relation to visual localization. *Hear Res* **115**: 206-216
- [4] Lewald J, Ehrenstein WH (1998a) Auditory-visual spatial integration: A new psychophysical approach using laser pointing to acoustic targets. *J Acoust Soc Am* **104**: 1586-1597
- [5] Lewald J, Ehrenstein WH (1998b) Influence of head-to-trunk position on sound lateralization. *Exp Brain Res* **121**: 230-238
- [6] Lewald J, Karnath H-O, Ehrenstein WH (1999) Neck-proprioceptive influence on auditory lateralization. *Exp Brain Res* **125**: 389-396
- [7] Lewald J, Dörrscheidt GJ, Ehrenstein WH (2000) Sound localization with eccentric head position. *Behav Brain Res* **108**: 105-125
- [8] Lewald J, Ehrenstein WH (2000) Visual and proprioceptive shifts in perceived egocentric direction induced by eye position. *Vision Res* **40**: 549-557
- [9] Lewald J, Karnath H-O (2000) Vestibular influence on human auditory space perception. *J Neurophysiol* **84**: 1107-1111
- [10] Lewald J, Ehrenstein WH (2001a) Effect of gaze direction on sound localization in rear space. *Neurosci Res* **39**: 253-257
- [11] Lewald J, Ehrenstein WH (2001b) Spatial coordinates of human auditory working memory. *Cog Brain Res* **12**: 153-159
- [12] Lewald J, Ehrenstein WH, Guski R (2001) Spatio-temporal constraints for auditory-visual integration. *Behav Brain Res* **121**: 69-79
- [13] Lewald J, Karnath H-O (2001) Sound lateralization during passive whole-body rotation. *Eur J Neurosci* **13**: 2268-2272
- [14] Lewald J (2002) Opposing effects of head position on sound localization in blind and sighted human subjects. *Eur J Neurosci* **15**: 1219-1224
- [15] Lewald J, Foltys H, Töpper R (2002) Role of the posterior parietal cortex in spatial hearing. *J Neurosci* **22**: 207 (1-5)
- [16] Lewald J (2002) Vertical sound localization in blind humans. *Neuropsychologia* **40**: 1868-1872
- [17] Lewald J, Karnath H-O (2002) The effect of whole-body tilt on sound lateralization. *Eur J Neurosci* **16** (im Druck)
- [18] Lewald J (2002) Rapid adaptation to auditory-visual spatial disparity. *Learn Memory* (im Druck)

## Inhaltsverzeichnis

<b>A</b>	<b>Darstellung des thematischen Zusammenhangs</b>	<b>1</b>
1	Einleitung	1
1.1	Problemstellung	1
1.2	Bisherige psychophysische Untersuchungen	3
1.3	Neurobiologische Grundlagen	4
1.4	Methoden	5
2	Augenpositionseffekte	8
2.1	Einfluß der Augenposition auf die auditive Lateralisation	8
2.2	Einfluß der Augenposition auf die auditive Lokalisation	8
2.3	Einfluß der Augenposition auf die visuelle Lokalisation und die wahrgenommene Kopfposition	9
2.4	Einfluß der Augenposition auf die auditiv-visuelle räumliche Divergenz	11
3	Kopfpositionseffekte	12
3.1	Einfluß der Kopfposition auf die auditive Lateralisation	12
3.2	Einfluß der Halsmuskelpropriozeption auf die auditive Lateralisation	12
3.3	Einfluß der Kopfposition auf die auditive Lokalisation	12
3.4	Einfluß der Kopfposition auf die visuelle Lokalisation und die auditiv-visuelle räumliche Divergenz	13
4	Vestibuläre Einflüsse	14
4.1	Einfluß der Ganzkörper-Drehbeschleunigung auf die auditive Lateralisation	14
4.2	Einfluß der kalorischen Bogengangsstimulation auf die auditive Lateralisation	14
4.3	Einfluß der Gravitation auf die auditive Lateralisation	15
5	Auditives räumliches Arbeitsgedächtnis	16
6	Visuelle Einflüsse	17
6.1	Der Ventriloquismus-Effekt	17
6.2	Der Ventriloquismus-Nacheffekt	18
6.3	Einfluß visueller Deprivation: Räumliches Hören bei Blinden	19
7	Potentielle neurale Substrate intermodaler Koordinatentransformationen	21
8	Schlußfolgerungen und Ausblick	22
9	Literaturverzeichnis	23

<b>B</b>	<b>Originalveröffentlichungen</b>	25
[1]	The effect of eye position on auditory lateralization	26
[2]	Eye-position effects in directional hearing	40
[3]	The effect of gaze eccentricity on perceived sound direction and its relation to visual localization	54
[4]	Auditory-visual spatial integration: A new psychophysical approach using laser pointing to acoustic targets	65
[5]	Influence of head-to-trunk position on sound lateralization	77
[6]	Neck-proprioceptive influence on auditory lateralization	86
[7]	Sound localization with eccentric head position	94
[8]	Visual and proprioceptive shifts in perceived egocentric direction induced by eye position	115
[9]	Vestibular influence on human auditory space perception	124
[10]	Effect of gaze direction on sound localization in rear space	129
[11]	Spatial coordinates of human auditory working memory	134
[12]	Spatio-temporal constraints for auditory-visual integration	141
[13]	Sound lateralization during passive whole-body rotation	152
[14]	Opposing effects of head position on sound localization in blind and sighted human subjects	157
[15]	Role of the posterior parietal cortex in spatial hearing	163
[16]	Vertical sound localization in blind humans	168
[17]	The effect of whole-body tilt on sound lateralization	173
[18]	Rapid adaptation to auditory-visual spatial disparity	179

# A Darstellung des thematischen Zusammenhangs<sup>1</sup>

## 1 Einleitung

### 1.1 Problemstellung

Neben dem visuellen System repräsentiert das auditive System die einzige Sinnesmodalität, die eine exakte Lokalisation von Umweltereignissen ohne direkten Körperkontakt erlaubt. Zwar ist die räumliche Auflösungsgrenze der visuellen Lokalisation bei weitem besser als die der auditiven Lokalisation, und der visuelle Anteil der zur Orientierung genutzten Information ist dementsprechend dominierend. Läßt man jedoch den sehr engen Winkelbereich des fovealen Sehens außer acht, so ist die auditive räumliche Auflösung in der Regel der visuellen überlegen (Perrott *et al.* 1993). Insbesondere ist Richtungshören ohne Kopf- oder Körperdrehungen auch im rückwärtigen Raumbereich möglich. Meist werden daher Ereignisse in der Umwelt zunächst mit dem Gehör wahrgenommen und dann erst Kopf und Augen darauf ausgerichtet, um sie visuell zu lokalisieren und zu identifizieren. In dieser Orientierungsreaktion liegt eine der wesentlichen Funktionen des räumlichen Hörens.

Die sensorische Information über die Position einer Schallquelle im Raum resultiert hauptsächlich aus Differenzen in Ankunftszeit und Schalldruckpegel der an beiden Ohren eintreffenden Schallwellen sowie aus Signalverzerrungen, die durch Diffraktion und Reflexion des Schalls an Kopf und Pinnae entstehen (Blauert 1974). Die räumliche Information, die dem peripheren auditiven System mit diesen binauralen und monauralen Richtungsparametern zur Verfügung steht, ist somit auf den Kopf bezogen. Obgleich sich diese Richtungsparameter mit jeder Bewegung des Kopfes oder des ganzen Körpers relativ zu stationären Schallquellen verändern, wird der auditive Raum dennoch als stabil erfahren. Zudem bilden auditiver und visueller Raum auch dann eine perzeptuelle Einheit, wenn sich die Augen in den Orbitae bewegen und die auf die Retina bezogenen visuellen Raumkoordinaten sich relativ zu den auditiven verschieben. Schall- und Lichtreize, die von demselben Ursprungsort ausgehen, werden in diesem Fall immer noch als ein kohärentes Objekt oder Ereignis wahrgenommen. Bei Augen-, Kopf und Körperbewegungen besteht also ein scheinbarer Gegensatz zwischen den Veränderungen in der relativen Position von Rezeptororganen und stationären Reizen im Raum einerseits und der introspektiven Erfahrung einer von den Sinnesmodalitäten unabhängigen Raumkonstanz andererseits.

Eine mögliche Lösung dieses Paradoxons stellt die Annahme neuraler Koordinatentransformationen der auditiven und visuellen Rauminformation als Grundlage der perzeptuellen Raumkonstanz dar. Wie im folgenden noch erläutert wird (s. Abschnitt 1.3), wird diese Vorstellung durch neurophysiologische Untersuchungen gestützt. Hierbei zeigte sich, daß die räumlichen Positionen auditiver oder visueller rezeptiver Felder einzelner Zellen bei Augen- oder Kopfbewegungen in bezug auf das betreffende Sinnesorgan nicht stabil bleiben, sondern sich systematisch verändern. Diese Hypothese impliziert, daß auditive und visuelle Raumkoordinaten zentralnervös in ein gemeinsames Bezugssystem überführt werden. Dazu ist ein Augenpositionssignal erforderlich, das propriozeptiven Ursprungs sein könnte oder durch eine Effekte

---

<sup>1</sup> Zitate der in Teil B enthaltenen Originalveröffentlichungen der schriftlichen Habilitationsleistung sind durch Zahlen in eckigen Klammern bezeichnet. Diese Zahlen entsprechen denen in der Liste auf S. II sowie im Inhaltsverzeichnis von Teil B (S. IV). Die namentlichen Zitate beziehen sich auf sonstige Publikationen und sind im Literaturverzeichnis am Ende von Teil A (Abschnitt 9) aufgeführt.

renzkopie vermittelt werden könnte. Darüber hinaus wäre zu fordern, daß sowohl auditive als auch visuelle räumliche Koordinaten durch eine Information über die Position des Kopfes relativ zum Körper in ein Koordinatensystem transformiert werden, das auf den Rumpf bezogen ist, der den maßgeblichen Bezugspunkt für die Orientierung im Raum darstellt. Ein solches Kopfpositionssignal könnte durch propriozeptive Afferenzen der Halsmuskeln zur Verfügung gestellt werden. Schließlich ist anzunehmen, daß eine stabile Raumwahrnehmung zusätzlich die Einbeziehung von Information über die Position des gesamten Körpers relativ zum umgebenden Raum erfordert. Ein entscheidendes Referenzsystem ist hierbei die Richtung der Erdgravitation. Eine solche Information wird vom Otolithensystem des Vestibularapparates an das Gehirn geleitet. Ebenso wichtig für die auditive räumliche Orientierung ist die Differenzierung zwischen Bewegungen des Kopfes relativ zum Rumpf und Bewegungen des gesamten Körpers im Raum. Auch muß zwischen Eigenbewegungen und Bewegungen der Schallquelle relativ zur Umwelt unterschieden werden können. Die hierfür notwendige zusätzliche Information könnte aus der vom vestibulären Bogengangssystem gelieferten Information über Drehbeschleunigungen resultieren, wobei zusätzlich eine Speicherung der Schallpositionen im räumlichen Arbeitsgedächtnis erforderlich wäre.

Diese theoretische Betrachtung legt eine Konvergenz verschiedener Arten von Sinnesinformation nahe, wobei die neurale Verarbeitung auditiver Rauminformation durch propriozeptive und vestibuläre Signale sowie durch die Augenposition beeinflusst werden sollte. Nimmt man an, daß ein solcher Mechanismus Veränderungen der Augen-, Kopf- und Körperposition durch Transformation auditiver Koordinaten exakt kompensiert, wäre zu erwarten, daß dies weder zu systematischen Fehlern in der auditiven Lokalisation noch zu Divergenzen zwischen auditiver und visueller Lokalisation führt. Umgekehrt ist davon auszugehen, daß sich jeder Fehler einer neuralen Koordinatentransformation in einer entsprechenden systematischen Abweichung auf der perzeptuellen Ebene widerspiegeln sollte. Diese Hypothese bildet den Ausgangspunkt der vorliegenden Untersuchungen, die sich im wesentlichen mit der Analyse systematischer Fehler bei der auditiven Lokalisation befaßten. Im einzelnen wurde dabei — zunächst auf einer deskriptiven Ebene — die Frage behandelt, in welcher Weise die Raumwahrnehmung durch die Augenposition [1-4,8,10], durch die Kopfposition relativ zum Rumpf [5,7,14], durch die Körperstellung relativ zur Erdgravitation [17], durch die Drehbeschleunigung des Körpers [13], durch die direkte Stimulation der Halsmuskel-Propriozeptoren [6] oder des Vestibularsystems [9] sowie durch das räumliche Arbeitsgedächtnis [11] beeinflusst wird.

Koordinatentransformationen als Grundlage der Stabilität der auditiven Raumwahrnehmung setzen voraus, daß die betreffenden neuralen Mechanismen einer ständigen Kalibrierung unterliegen. Diese Annahme ergibt sich insbesondere aus der Tatsache, daß sich während der Individualentwicklung die akustischen Eigenschaften des peripheren auditiven Systems, die maßgeblich durch Form und Größe von Kopf und Pinnae bestimmt werden, und somit auch die bei einer konstanten Schalleinfallrichtung auftretenden Richtungsparameter verändern. Denn es ist schwer vorstellbar, daß das zentrale auditive System diese Wachstumsprozesse durch ein genetisch determiniertes Programm kompensiert. Da neben dem Hören nur das Sehen eine hinreichend genaue Rauminformation über größere Distanzen liefert, liegt es nahe, daß die auditive Raumwahrnehmung visuell kalibriert wird. Hieraus ergibt sich der zweite in den vorliegenden Untersuchungen behandelte Problemkreis. Neben den Einflüssen räumlich divergierender visueller Reize auf die Lokalisation von Schallquellen [12] war in diesem Zusammenhang vor allem von Interesse, inwieweit Adaptationen an experimentell induzierte auditiv-visuelle Divergenzen erfolgen [18]. Schließlich stellte sich die Frage, ob kongenital oder früh erblindete Personen bei der Lokalisation von Schallquellen

andere Formen systematischer Fehler zeigen als Sehende, wie bei Fehlen einer solchen visuellen Kalibrierung des Hörens zu erwarten wäre [14,16].

Bei den bisher erwähnten, im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführten Experimenten ging es im wesentlichen um den Nachweis perzeptueller Effekte beim räumlichen Hören, die durch sensorische Stimulation in anderen Modalitäten hervorgerufen werden. Darüber hinaus befaßte sich ein weiterer Forschungsansatz mit der Frage, ob vergleichbare systematische Fehler der auditiven Lokalisation auch durch eine direkte Stimulation kortikaler Gehirnareale induzierbar sind [15]. Das Ziel war, Aufschlüsse über den Ort der multimodalen Konvergenz im Gehirn zu erhalten, die den angenommenen Koordinatentransformationen zugrundeliegen könnte.

## 1.2 Bisherige psychophysische Untersuchungen

Bereits seit dem Ende des 19. Jahrhunderts ist eine Vielzahl psychophysischer Untersuchungen<sup>2</sup> zu den hier angeschnittenen Fragen durchgeführt worden. Hervorzuheben sind unter den frühen experimentellen Arbeiten insbesondere diejenigen von Pierce (1901) zu Einflüssen der Augen- und Kopfposition auf das Richtungshören, Münsterberg und Pierce (1894) zum vestibulären Einfluß sowie Klemm (1910) zu Einflüssen räumlich disparater visueller Reize auf die auditive Lokalisation. Bis in die neueste Literatur hinein wurde jedoch das neurobiologisch evidente Problem der Koordinatendivergenz zwischen den verschiedenen Sinnessystemen kaum berücksichtigt und meist kognitiv orientierte Fragen in den Vordergrund gestellt. Die Vielfalt und Komplexität der bisherigen experimentellen Ansätze bedingte in vielen Bereichen eine dementsprechende Inkonsistenz und Widersprüchlichkeit der Daten, die eine einheitliche Interpretation unmöglich machten. Als ein Beispiel sei hier nur die Frage genannt, inwieweit sich die auditive Lokalisation bei exzentrischer Augenposition verschiebt. In einigen dieser Untersuchungen wurden keine statistisch signifikanten oder bei verschiedenen Versuchspersonen uneinheitliche Effekte gefunden (Ryan und Schehr 1941; Bohlander 1984), in anderen ein systematischer Fehler in Richtung der Blickposition (Goldstein und Rosenthal-Veit 1926), wohingegen wieder andere Autoren eine entgegengesetzte Abweichung beschrieben (Pierce 1901; Weerts und Thurlow 1971). Ähnliche Divergenzen bestanden auch bei bisherigen Untersuchungen zu Einflüssen der Kopfposition sowie vestibulären Einflüssen auf das räumliche Hören. Ein wesentliches Ziel der vorliegenden Arbeit war, solche offensichtlichen Widersprüche aufzulösen.

Seit der klassischen Arbeit von Klemm (1910) herrscht weitgehende Einigkeit über die Existenz visueller Einflüsse auf die auditive Lokalisation, wobei der sogenannte *Ventriloquismus-Effekt* von zentraler Bedeutung ist (Thomas 1941; Jackson 1953; Radeau und Bertelson 1987; s. Übersicht bei Radeau 1994). Mit diesem Begriff wird das Phänomen bezeichnet, daß die Distanz zwischen einem auditiven und einem räumlich disparaten visuellen Reiz unterschätzt wird oder sogar beide Ereignisse zu einem einheitlichen Perzept verschmelzen, wenn beide Stimuli gleichzeitig präsentiert werden. Allerdings besteht in der Literatur eine beträchtliche Inkonsistenz bezüglich der Größe der durch den visuellen Reiz induzierten Verschiebung der auditiven Lokalisation (zwischen 2° und 180°). Die Ursache hierfür liegt anscheinend darin, daß der Ventriloquismus-Effekt nicht allein auf sensorischen, sondern zusätzlich auch auf kognitiven Faktoren beruht — dies sind z.B. Bedeutungsinhalt und Plausibilität einer kausalen Beziehung zwischen dem auditiven und visuellen Reiz —, die zu einer weiteren Verstärkung des Effektes führen (War-

---

<sup>2</sup> Im Rahmen dieser Darstellung kann aus Platzgründen nur eine Auswahl früherer Arbeiten Erwähnung finden. Für einen umfassenden Überblick über die einschlägige Literatur sei auf die Originalveröffentlichungen in Teil B verwiesen.

ren *et al.* 1981). Die exakten räumlich-zeitlichen Eigenschaften der sensorischen Komponente dieses intermodalen Integrationsprozesses waren bislang noch nicht vollständig klar, weshalb dieses Problem im Rahmen der vorliegenden Arbeit erneut angegangen wurde [12].

Neben dem Ventriloquismus-Effekt, der *während* der Präsentation synchroner, räumlich disparater auditiver und visueller Reize nachweisbar ist, gibt es Hinweise darauf, daß *nach* einer relativ kurzzeitigen repetitiven bimodalen Stimulation eine Adaptation eintreten kann. Das heißt, durch die räumliche Disparität der Reize wird ein anhaltender systematischer Fehler der auditiven Lokalisation induziert, dessen Richtung der Abweichung des zuvor präsentierten visuellen Reizes entspricht. Dieses als *Ventriloquismus-Nacheffekt* bezeichnete Phänomen ist im Kontext der vorliegenden Arbeit von erheblicher theoretischer Bedeutung für die oben ausgeführte Hypothese einer visuellen Kalibrierung des räumlichen Hörens (s. Abschnitt 1.1). Bislang liegen jedoch nur wenige und teilweise inkonsistente Resultate zu dieser Frage vor (Held 1955; Canon 1970; Radeau und Bertelson 1978; Recanzone 1998). Dies machte eine eingehendere Behandlung in einem Teilprojekt der vorliegenden Arbeit erforderlich [18].

### 1.3 Neurobiologische Grundlagen

Seit den Anfängen der modernen Hirnforschung hat sich eine unübersehbare Anzahl neurophysiologischer und neuroanatomischer Untersuchungen mit der zentralnervösen Verarbeitung sensorischer Information befaßt. Zum weitaus größten Teil beschränkten sich diese experimentellen Arbeiten jedoch auf die Informationsverarbeitung innerhalb einzelner Sinnesmodalitäten, während die Interaktion zwischen den verschiedenen Sinnessystemen Gegenstand relativ weniger Studien war. Dennoch wurden bereits kurz nach Einführung der Methode der elektrophysiologischen Einzelzellregistrierung in einer Vielzahl von subkortikalen und kortikalen Gehirnregionen verschiedener Tierarten *multimodale* Neuronen gefunden, die auf Reize in mehr als einer Sinnesmodalität reagierten (s. Übersicht bei Stein und Meredith 1993).

Für die Fragestellungen der vorliegenden Arbeit ist von besonderer Bedeutung, daß viele dieser multimodalen Zellen räumlich begrenzte rezeptive Felder aufweisen, deren Positionen für die unterschiedlichen Sinnesmodalitäten ungefähr übereinstimmen (Wickelgren 1971; Morrell 1972). Im Colliculus superior des Mittelhirns bilden unimodale oder multimodale räumlich selektive Neuronen darüber hinaus übereinandergelagerte topographische Repräsentationen („neurale Karten“) des visuellen, auditiven und somatosensorischen Raumes (Wickelgren 1971; Stein und Arigbede 1972; Dräger und Hubel 1975; Stein *et al.* 1975; Chalupa und Rhoades 1977; Middlebrooks und Knudsen 1984). Bei simultaner auditiver und visueller Stimulation zeigen bimodale Neuronen in Mittelhirn und Kortex häufig spezifische räumlich-zeitliche Interaktionen zwischen beiden Sinnesmodalitäten (Stein und Meredith 1993). In der Regel erfolgt eine supra-additive Verstärkung der Antwort auf auditive und visuelle Reize, wenn diese sowohl in zeitlicher als auch räumlicher Nähe präsentiert werden. Zeitliche oder räumliche Disparität führt dagegen zu einer Abschwächung oder vollständigen Unterdrückung der Reizantwort.

Die Entdeckung dieses Zelltyps warf die Frage auf, ob Augenbewegungen zu einer Divergenz in den räumlichen Positionen der rezeptiven Felder führen oder die retinale Verschiebung im Sinne einer Koordinatentransformation so kompensiert wird, daß auch bei seitlicher Blickrichtung die Korrespondenz der auditiven und visuellen rezeptiven Felder bestehen bleibt. Dieses erstmals von Pöppel (1973) aufgezeigte Problem wurde durch neurophysiologische Experimente von Jay und Sparks (1984, 1987) gelöst, die nachwiesen, daß im Colliculus superior von Affen, die visuelle Ziele in verschiedenen Richtungen fixierten, tatsächlich eine räumliche Verschiebung auditiver rezeptiver Felder in Abhängigkeit von der Augen-



position erfolgt. Allerdings entsprachen diese Verschiebungen nicht exakt der retinalen Bildverschiebung, sondern waren im Mittel nur etwa halb so groß. Anscheinend erfolgt also im Mittelhirn eine *unvollständige* Transformation der kopfbezogenen auditiven Koordinaten in ein retinales Bezugssystem. Diese neurophysiologischen Resultate gaben in erster Linie den Anstoß, dieses Thema im Rahmen der vorliegenden Arbeit mit psychophysischen Experimenten zu behandeln. Denn nimmt man an, daß derartige Zellen eine Rolle bei der Raumwahrnehmung spielen, sollte es bei exzentrischer Augenposition zu nachweisbaren Divergenzen zwischen auditiver und visueller Lokalisation kommen. Ähnliche Einflüsse der Augenposition auf die auditive räumliche Selektivität einzelner Neuronen wurden inzwischen auch im Colliculus inferior (Groh *et al.* 2001) sowie im posterioren Parietalkortex nachgewiesen (Mazzoni *et al.* 1996; Stricanne *et al.* 1996). Dies deutet darauf hin, daß die Angleichung von auditiven kopfbezogenen und visuellen retinabezogenen Koordinaten einen grundlegenden Mechanismus bei der Verarbeitung räumlicher Gehörsinformation darstellt.

Auch neurophysiologische Untersuchungen am *visuellen* System haben Koordinatentransformationen nahegelegt, so daß man von einem generellen Prinzip für die neurale Verarbeitung sensorischer Rauminformation ausgehen kann. Insbesondere im Parietalkortex scheint es visuelle Neuronen zu geben, deren räumliche Selektivität bei Veränderung der Augenposition in bezug auf die Umwelt weitgehend stabil bleibt (Andersen *et al.* 1993, 1997). Das heißt, ursprünglich retinale Koordinaten werden hier in ein kopfbezogenes Referenzsystem transformiert. Zugleich bedeutet dies, daß die visuelle Rauminformation für diese Zellen in einem ähnlichen Bezugssystem vorliegt wie die periphere auditive Rauminformation. Offensichtlich existieren im Parietalkortex nebeneinander augenbezogene, kopfbezogene und intermediäre Kodierungsformen sowohl der visuellen als auch der auditiven Information (Stricanne *et al.* 1996). Resultate von Brochie *et al.* (1995) und Snyder *et al.* (1998) wiesen darauf hin, daß Positionen visueller Reize darüber hinaus auch in körper- oder umweltbezogenen Referenzsystemen — also unabhängig von Kopf- und Augenposition — kodiert werden können. Die diesen neuronalen Eigenschaften zugrundeliegenden Mechanismen sind bislang unklar.

Ingesamt ergibt sich damit das Bild einer Interaktion auditiver und visueller Rauminformation mit Augenpositions- und Kopfpositionssignalen, die offenbar sowohl zu augen- als auch zu kopf- bzw. körperbezogenen neuronalen Repräsentationen des auditiven und visuellen Raumes führt. Als ein neurales Substrat derartiger intermodaler Koordinatentransformationen legten die neurophysiologischen Resultate vor allem den posterioren Parietalkortex nahe. Zudem sind bei Patienten mit Hirnläsionen im Bereich des Parietallappens spezifische Störungen des räumlichen Hörens beschrieben worden (Bisiach *et al.* 1984; Pinek *et al.* 1989; Vallar *et al.* 1995; Zimmer *et al.* im Druck) und Studien mit bildgebenden Verfahren zeigten Aktivierungen dieses Areals bei auditiven Lokalisationsaufgaben (Griffiths *et al.* 1998; Bushara *et al.* 1999; Weeks *et al.* 1999). Aus diesem Grunde wurde für die im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführte erste Studie zum Einfluß kortikaler Stimulation auf das räumliche Hören dieses Areal als Stimulationsort gewählt [15].

#### 1.4 Methoden<sup>3</sup>

Bereits die Alltagserfahrung, bei normalen Augen-, Kopf- und Körperbewegungen keinerlei Fehler in der räumlichen Orientierung zu bemerken, läßt darauf schließen, daß potentielle Einflüsse dieser Faktoren auf

---

<sup>3</sup> Hier soll nur ein grober Überblick über die wichtigsten der in den vorliegenden Untersuchungen eingesetzten Methoden gegeben werden. Detaillierte Beschreibungen der einzelnen Verfahren finden sich in den Originalveröffentlichungen (Teil B).

die Raumwahrnehmung sehr klein und experimentell schwer nachweisbar sind. Dementsprechend wurde bei der Auswahl der Methoden für die vorliegenden Untersuchungen besonderes Augenmerk darauf gerichtet, daß die psychophysischen Messungen mit hoher räumlicher Auflösung erfolgten und mögliche unspezifische Effekte minimiert wurden. So wurden zum Beispiel viele Experimente in reflexionsfreien, schalldämmten und vollständig abgedunkelten Versuchsräumen durchgeführt. Um methodische Einflüsse abschätzen zu können, wurden darüber hinaus häufig für einzelne Fragestellungen jeweils zwei oder mehrere unterschiedliche Verfahren eingesetzt und die Resultate miteinander verglichen.

Für die akustische Stimulation fanden hauptsächlich zwei Methoden Anwendung. In einem Teil der Experimente wurden den Probanden innerhalb eines reflexionsfreien Raumes Schallreize über Lautsprecher präsentiert [2-4,7,10-12,14,16,18]. Neben dieser *Freifeldstimulation*, die — abgesehen von den fehlenden Reflexionen — weitgehend einer natürlichen Situation bei der Lokalisation von Schallquellen entspricht (gleiches gilt für über Kopfhörer präsentierte „virtuelle Schallquellen“ [7]; s. Abschnitt 3.3), wurde in mehreren Experimenten auch die auditive Lateralisation<sup>4</sup> *dichotischer* Reize untersucht [1,5,6,9,13-15,17]. Hierbei wird der Versuchsperson über Kopfhörer ein Stereosignal vorgespielt, bei dem entweder nur die interaurale Zeitdifferenz oder nur die Schalldruckpegeldifferenz variiert wird. Diese Art der Stimulation führt zu einem *intrakraniellen* auditiven Perzept (vgl. Blauert 1974). Gegenüber der „realitätsnäheren“ Freifeldstimulation ergibt sich daraus ein entscheidender Vorteil in bezug auf die hier behandelten Fragestellungen. Wird die Lokalisation eines durch Freifeldreize evozierten externalisierten Perzeptes in Abhängigkeit von Faktoren wie Augen- oder Kopfposition untersucht, bestehen grundsätzlich zwei Möglichkeiten der Interpretation der Resultate. Zum einen kann der betreffende Faktor die Position eines Perzeptes relativ zum stationär wahrgenommenen Körper oder zur stationär wahrgenommenen Umwelt beeinflussen. Wie aber seit langem bekannt ist und im Rahmen der vorliegenden Arbeit bestätigt wurde [8], kann auch die Wahrnehmung der Körperstellung beeinflusst werden. So kann der Fall eintreten, daß die Position der Schallquelle relativ zum Kopf als stabil wahrgenommen wird, jedoch trotzdem der Eindruck einer Positionsveränderung der Schallquelle dadurch entsteht, daß sich die wahrgenommene Position des Kopfes relativ zum Körper oder zur Umwelt verschiebt. Solche Ambiguitäten sind bei der dichotischen Stimulation minimiert, da hierbei psychophysisch diejenige interaurale Zeit- oder Pegeldifferenz ermittelt wird, bei der das Perzept im Kopf zentriert ist und derartige kinästhetische Illusionen somit kaum einen Einfluß auf die Resultate haben sollten. Auf der anderen Seite lassen die bei dichotischer Stimulation erhaltenen interauralen Differenzen — zumindest qualitativ — sichere Rückschlüsse auf das räumliche Hören im freien Schallfeld zu.

Von den vielfältigen in der vorliegenden Arbeit angewandten psychometrischen Verfahren sind vor allem drei methodische Ansätze hervorzuheben. Bei der hier angewandten *Konstanzmethode* hatte die Versuchsperson eine Links/Rechts-Entscheidung zu treffen, wobei sie die Position des Reizes entweder in bezug auf die Medianebene des Kopfes oder Körpers oder in bezug auf eine visuelle Referenz schätzen sollte [1,2,5-7,9,10,13-15,17]. Zudem wurde eine *Einstellmethode* eingesetzt, bei der die Versuchsperson die Aufgabe hatte, einen dichotischen, intrakraniell wahrgenommenen Schallreiz durch Variation der interauralen Pegeldifferenz in die Medianebene des Kopfes zu bringen [1,5,9]. Schließlich wurden verschiedene *Zeigermethoden* angewandt. Hierbei hatte die Versuchsperson entweder einen Handzeiger

---

<sup>4</sup> Der Begriff *Lateralisation* bezeichnet hier — wie in der Psychoakustik üblich — den funktionellen Zusammenhang zwischen der seitlichen Auslenkung eines auditiven Perzeptes, projiziert auf die beide Ohren verbindende Gerade, und der interauralen Differenz in Zeit oder Schalldruckpegel bei dichotischer Stimulation über Kopfhörer. Im Gegensatz dazu bezieht sich der Begriff *Lokalisation* auf die Zuordnung zwischen dem Ort (Richtung und/oder Entfernung) des Perzeptes und bestimmten Merkmalen eines Schallereignisses im freien Schallfeld (vgl. Blauert 1974).

[3,7,16,18], den Kopf [2,7,11,14] oder einen visuellen Referenzreiz [2,4,7] auf Schallquellen auszurichten.

Bei einem Teil der vorliegenden Studien wurden lediglich auditive und/oder visuelle Stimuli präsentiert und die Augen- oder Kopfposition der Versuchsperson gegebenenfalls durch Instruktionen variiert. Die in solchen Experimenten nachweisbaren systematischen Fehler lassen jedoch nur bedingt Rückschlüsse auf die zugrundeliegenden physiologischen Mechanismen zu. Aus diesem Grunde wurden in einigen Teilprojekten auch Methoden eingesetzt, die eine selektive propriozeptive oder vestibuläre Stimulation erlauben. Die Frage nach der Bedeutung der Halsmuskel-Propriozeption für das räumliche Hören wurde mit Hilfe der *transkutanen Muskelvibration* angegangen (Goodwin *et al.* 1972). Hierbei wurden durch Vibration die Muskelspindel-Afferenzen derjenigen Halsmuskeln stimuliert, die normalerweise für Kopfdrehungen zuständig sind [6]. Obwohl Kopfposition und somit die tatsächliche Länge der Muskeln konstant bleiben, induziert die Vibration das „falsche“ afferente Signal einer Muskelverlängerung und damit einer Kopfpotation. Die spezifischen Einflüsse dieser Afferenzen auf das auditive System können daher mit dieser Methode unabhängig von anderen Faktoren (z.B. vestibuläre Information oder Efferenzkopie) untersucht werden, die bei realen Veränderungen der Kopfposition nicht auszuschließen sind.

Um direkte Aufschlüsse über vestibuläre Einflüsse auf das räumliche Hören zu erhalten, wurden in einer weiteren Studie bei stationärer Kopfposition die vestibulären Bogengangsaferenzen stimuliert, die auf die Rotationsbeschleunigungen des Kopfes bei normalen Bewegungsabläufen ansprechen [9]. Ein durch Kaltspülung des Gehörgangs (Bárány 1906) applizierter Kältereiz führte hierbei zu einem Gradienten des spezifischen Gewichtes der Endolymphe im horizontalen Bogengang, der dem Gehörgang sehr nahe liegt. Dies hat eine lang anhaltende Endolymphströmung und eine dementsprechende Auslenkung der Cupula zur Folge. Analog dazu wurden Experimente durchgeführt, bei denen die Stimulation der Bogengangsaferenzen durch eine passive Rotationsbeschleunigung des gesamten Körpers der Versuchsperson um die Vertikalachse erfolgte [13]. Hierzu wurde ein Drehkugelsystem<sup>5</sup> verwendet, das Rotationen der in einer kardanisch aufgehängten Kabine sitzenden Versuchsperson um 4 Achsen erlaubt (Koenig *et al.* 1996). Diese Versuchsanordnung wurde auch benutzt, um den Einfluß der Otolithenafferenzen des Vestibularsystems auf das räumliche Hören nachzuweisen [17], die die Stellung des Kopfes relativ zu Linearbeschleunigungen — also in der Regel relativ zur Schwerkraft — kodieren. Der Stimulus bestand hierbei in der stationären Neigung des gesamten Körpers zur Seite.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde erstmals die *repetitive transkranielle Magnetstimulation* (rTMS)<sup>6</sup> als Methode zur Untersuchung der neuralen Grundlagen der auditiven Raumwahrnehmung angewandt [15]. Bei diesem Verfahren werden Starkstrom-Pulse in einer auf der Kopfhaut platzierten, elektrisch isolierten Spule erzeugt. Dabei entstehen Magnetfelder, die wiederum elektrische Felder induzieren. Die repetitiven Veränderungen des elektrischen Feldes stimulieren Neuronen der unterhalb der Spule gelegenen Kortexoberfläche in einer unkoordinierten Weise, so daß die normale Gehirnaktivität unterbrochen ist (Hallett 2000; Walsh und Cowey 2000). Dies führt zu transienten Veränderungen der neuralen Aktivität des stimulierten Areals, die auch nach der rTMS-Applikation für einige Minuten bestehen bleiben. In der vorliegenden Untersuchung wurden psychophysische Messungen zum räumlichen Hören innerhalb der Dauer dieses Nacheffektes durchgeführt. Dies hatte den Vorteil, daß Interferenzen zwischen den durch die Strompulse ausgelösten Störgeräuschen und den akustischen Reizen ausgeschlossen waren.

---

<sup>5</sup> Diese Experimente wurden an der Neurologischen Klinik der Eberhard-Karls-Universität Tübingen durchgeführt.

<sup>6</sup> Die Untersuchung erfolgte in Kooperation mit der Neurologischen Klinik des Universitätsklinikums Aachen.

## 2 Augenpositionseffekte

### 2.1 *Einfluß der Augenposition auf die auditive Lateralisation*

In einem ersten experimentellen Ansatz wurde die Frage nach dem Einfluß der Augenposition auf die Lateralisation von Schallreizen behandelt [1]. Zu diesem Zweck wurden der Versuchsperson bei unterschiedlichen Blickrichtungen dichotische Reize präsentiert. Hatte die Versuchsperson die Aufgabe, mittels eines Drehreglers die interaurale Pegeldifferenz bei gleichzeitiger Fixierung eines visuellen Zieles (Leuchtdiode in völliger Dunkelheit) auf die Medianebene des Kopfes einzustellen, ergab sich eine signifikante Korrelation der Einstellungen mit der Blickrichtung: Bei Fixierung von Zielen auf der linken Seite waren die Einstellungen nach links verschoben (höherer Pegel am linken Ohr, niedrigerer Pegel am rechten Ohr) und bei Blickrichtungen zur rechten Seite nach rechts. Die Einstellung der interauralen Differenz, bei der das Perzept als im Kopf zentriert erschien (im folgenden als *auditive Medianebene* bezeichnet), erforderte somit eine Kompensation in Form einer Erhöhung des Schalldruckpegels auf derjenigen Seite, zu der der Blick gerichtet war. Anders ausgedrückt, verschob sich also ein bei geradeaus gerichtetem Blick zentriertes auditives Perzept *entgegen* der Richtung der exzentrischen Augenposition. Die Größenordnung des Effektes lag im Bereich von 1-3 dB bei 45° zur Seite gerichtetem Blick. Dieser Effekt trat auch ohne Präsentation eines Fixationszieles auf, wenn die Versuchsperson instruiert wurde, bei absoluter Dunkelheit die Augen zur Seite zu richten. Es handelte sich hierbei also offensichtlich nicht um eine Form der auditiv-visuellen Interaktion, sondern um den Einfluß eines Augenpositionssignals auf die auditive Lateralisation.

Die mit der Einstellmethode erhaltenen Resultate bestätigten sich weitgehend bei Anwendung einer Konstanzmethode. Bei diesen Experimenten wurden dichotische Reize mit unterschiedlicher interauraler Pegeldifferenz präsentiert und die Versuchsperson traf jeweils eine Entscheidung, ob das Perzept links oder rechts der Medianebene des Kopfes erschien. Die aus diesen Daten resultierenden psychometrischen Funktionen zeigten signifikante Verschiebungen der auditiven Medianebene in Abhängigkeit von der Augenposition, die zur gleichen Seite gerichtet waren und in einer ähnlichen Größenordnung lagen wie die mit der Einstellmethode gemessenen Effekte.

### 2.2 *Einfluß der Augenposition auf die auditive Lokalisation*

Die konsistente Verschiebung der auditiven Lateralisation bei exzentrischer Augenposition [1] impliziert eine gleichgerichtete Verschiebung in der *Lokalisation* von Reizen in Abhängigkeit von der Augenposition. Aus diesem Grund war es zunächst ein wichtiges Ziel weiterer Untersuchungen, den mit dichotischen Reizen erhaltenen Effekt bei Stimulation im freien Schallfeld zu replizieren. Mit einer Handzeigermethode ergab sich eine für alle Versuchspersonen konsistente azimutale Winkelabweichung von etwa 3° bei einer um 45° seitlich gerichteten Augenstellung [3]. Bei nach links gerichtetem Blick verschob sich die Lokalisation zur rechten Seite hin und umgekehrt. Dies entsprach sowohl qualitativ als auch quantitativ dem, was aufgrund der Untersuchungen mit dichotischer Stimulation zu erwarten war.

Wurden die Versuchspersonen — analog zur Konstanzmethode in [1] — instruiert, bei unterschiedlichen Augenpositionen zu entscheiden, ob sich eine Schallquelle links oder rechts der subjektiven Geradeausrichtung befand [2], waren die Resultate jedoch inkonsistent. Entgegen den Erwartungen ergab sich bei einigen Versuchspersonen kein klarer Effekt, bei einigen eine signifikante Verschiebung der Lokalisation in Richtung der exzentrischen Augenposition und nur ein Teil der Versuchspersonen zeigte eine signifikante entgegengerichtete Verschiebung, die derjenigen glich, die in den zuvor beschriebenen Expe-

rimenten [1,3] gefunden wurde. Möglicherweise lag die Ursache dieser Inkonsistenz darin, daß mit der hier gegebenen Instruktion — im Gegensatz zu den dichotischen Untersuchungen [1] sowie zur Handzeigermethode [3] — das räumliche Bezugssystem für die Lokalisation nicht eindeutig definiert war. Insbesondere hatten die Versuchspersonen die Möglichkeit, die subjektive Geradeausrichtung auf den Rumpf oder den Kopf zu beziehen. Wie noch im folgenden Abschnitt (2.3) belegt wird, hat die Augenposition nicht nur einen Einfluß auf die auditive Lokalisation, sondern auch auf die propriozeptive Wahrnehmung der Kopfposition relativ zum Rumpf [8], so daß sich in dem hier beschriebenen Experiment unterschiedliche Effekte überlagern können. Die Ähnlichkeit dieses Resultates mit früheren Untersuchungen legt die Vermutung nahe, daß deren bereits erwähnte Inkonsistenz (vgl. Abschnitt 1.2) teilweise auf der Nichtberücksichtigung dieser Zusammenhänge beruht.

Da sich die bisher beschriebenen Experimente zum Augenpositionseffekt auf den vorderen Raumbereich beschränkten, können die hierbei nachgewiesenen Verschiebungen in der Lokalisation prinzipiell sowohl durch eine *Rotation* des auditiven Raumes um die Longitudinalachse des Kopfes oder Körpers als auch durch eine *Translation* wahrgenommener Schallrichtungen parallel zur verlängerten Ohrachse interpretiert werden. Um dieses Problem zu klären, wurde der Einfluß der Augenposition auf die Lokalisation auch im rückwärtigen Raum untersucht [10]. Es zeigten sich Verschiebungen der auditiven Lokalisation, die in einer ähnlichen Größenordnung lagen und auch zur gleichen Seite erfolgten wie die Verschiebungen im frontalen Bereich — also entgegen der Blickrichtung. Es handelte sich hier also keinesfalls um eine Rotation der auditiven Raumkoordinaten. Die naheliegendste Erklärung dieses Resultates ergibt sich aus der Tatsache, daß interaurale Zeit- und Pegeldifferenzen, die die primären Richtungsparameter für das räumliche Hören in der Azimutalebene darstellen, immer mehrdeutig sind (Blauert 1974). Entlang eines seitlich vom Ohr ausgehenden Kegelmantels sind sie (idealisiert) für alle Raumwinkel identisch. Eine seitlich vorn in der Horizontalebene liegende Schallquelle produziert die gleichen binauralen Richtungsparameter wie eine auf derselben Seite hinten gelegene Schallquelle. Bei breitbandigen Signalen kann diese Vorn-Hinten-Ambiguität durch Auswertung monauraler spektraler Parameter aufgelöst werden. Berücksichtigt man dies, deuten die vorliegenden Resultate darauf hin, daß Augenpositionssignale spezifisch *binaurale* Mechanismen des Richtungshörens beeinflussen, nicht jedoch die Verarbeitung monauraler spektraler Parameter.

### 2.3 *Einfluß der Augenposition auf die visuelle Lokalisation und die wahrgenommene Kopfposition*

Der hier nachgewiesene Augenpositionseffekt wirft die Frage auf, ob das Augenpositionssignal dabei einen Einfluß nur auf das auditive System oder generell auf die exterozeptive Raumwahrnehmung ausübt — also in gleicher Weise die auditive und die visuelle Wahrnehmung beeinflusst. Letzteres ließen einige frühere Untersuchungen zur visuellen Wahrnehmung erwarten, die einen Einfluß der Blickrichtung auf die wahrgenommene visuelle Position zeigten (Hill 1972; Morgan 1978). In einem Teilprojekt der vorliegenden Arbeit wurden diese Resultate repliziert, wobei jedoch — anders als in bisherigen Studien — das Ziel im direkten quantitativen Vergleich zwischen auditiven und visuellen Augenpositionseffekten bestand [3,8]. Bei diesen Experimenten stellte die Versuchsperson einen Handzeiger auf ein visuelles Ziel (Leuchtdiode im völlig abgedunkelten Raum) ein, während sie entweder dieses Ziel oder eine zusätzlich präsentierte Leuchtdiode fixierte.

In einer dieser Untersuchungen [3] wurde die Lokalisation auditiver und visueller Ziele mit identischen Methoden und denselben Probanden sowie innerhalb jeweils derselben Sitzung gemessen. War die Versuchsperson instruiert, bei exzentrischer Blickrichtung auf ein in Geradeausrichtung präsentiertes

visuelles Ziel zu zeigen, kam es zu einem signifikanten systematischen Fehler in der Lokalisation. Diese Abweichung war zur gleichen Seite gerichtet wie beim auditiven Augenpositionseffekt. Allerdings waren zwei deutliche Unterschiede zu verzeichnen. Zum einen war der visuelle Fehler ungefähr doppelt so groß (ca.  $6^\circ$ ) wie der auditive (ca.  $3^\circ$ ). Zum anderen entsprach die Beziehung zwischen dem systematischen Fehler und der Blickrichtung bei auditiven Zielen etwa einer linearen Funktion, bei visuellen Zielen dagegen eher einer sigmoiden Funktion. Das heißt, die Abweichungen vom visuellen Ziel veränderten sich vor allem nahe der Geradeausrichtung mit der Augenposition, bei weiter exzentrischen Blickrichtungen dagegen nur noch wenig.

Obwohl somit eine klare Diskrepanz auditiver und visueller Effekte unter gleichen Versuchsbedingungen nachgewiesen wurde, widerspricht dieser Befund dennoch nicht der Hypothese eines identischen Einflusses der Augenposition auf auditive und visuelle Lokalisation. Wie bereits aus der Literatur bekannt war (Hill 1972; Morgan 1978) und in der vorliegenden Arbeit repliziert wurde [8], können zwei grundsätzlich verschiedene Phänomene zu systematischen Fehlern bei der Lokalisation visueller Reize in Abhängigkeit von der Augenposition führen. Der eine dieser beiden Effekte stellt eine Überschätzung der retinalen Exzentrizität um einen konstanten Faktor (ca.  $2,5^\circ$ ) dar. Es handelt sich hier nicht um einen direkten Einfluß eines Augenpositionssignals, sondern um eine von der Blickrichtung unabhängige, konstante Verzerrung der visuellen Koordinaten in bezug auf die Fovea. Fixierte die Versuchsperson beispielsweise in Geradeausrichtung, sollte aber ein extrafoveal präsentiertes Ziel lokalisieren, überschätzte sie dessen Exzentrizität. Dieser *retinale* Effekt kann ausgeschlossen werden, wenn die Versuchsperson ein seitlich präsentiertes Ziel fixiert und dies zugleich lokalisieren soll. Tatsächlich kam es aber unter diesen Bedingungen ebenfalls zu einem systematischen Fehler, wobei die Exzentrizität des Zielreizes in bezug zur Geradeausrichtung (Medianebene) unterschätzt wurde. Es trat also ein zweiter, *extraretinaler* Effekt auf, der ausschließlich von der orbitalen Augenposition abhängig war. Diese Abweichung der visuellen Lokalisation war nahezu linear mit der Blickrichtung korreliert und lag in der Größenordnung von  $4^\circ$  bei  $30^\circ$  seitlicher Augenposition. Damit war dieser extraretinale visuelle Effekt dem für die auditive Lokalisation gemessenen Augenpositionseffekt sehr ähnlich. Geht man nun davon aus, daß sich retinaler und extraretinaler Effekt bei Variation von Zielreizposition und Blickrichtung überlagern, erklärt sich der oben erwähnte Verlauf der Beziehung zwischen systematischer Abweichung bei der visuellen Lokalisation eines geradeaus befindlichen Zielreizes und der seitlichen Augenposition [3]. Da sich unter diesen Bedingungen die beiden visuellen Effekte addieren, andererseits jedoch kein Analogon des retinalen Effektes bei der auditiven Lokalisation existiert, muß — falls man davon ausgeht, daß extraretinaler visueller und auditiver Augenpositionseffekt identisch sind — die Differenz zwischen auditiver und visueller Abweichung genau dem retinalen visuellen Effekt entsprechen. Dies konnte in den hier beschriebenen Experimenten bestätigt werden (vgl. hierzu Abb. 5 in [3] mit Abb. 2B in [8]). Faßt man diese Resultate zusammen, wird also die Hypothese eines generellen Einflusses der Augenposition auf die interne Repräsentation des exterozeptiven Raumes gestützt.

In weiteren Experimenten [8] wurde untersucht, inwieweit auch die propriozeptive Wahrnehmung der Körperstellung durch die Augenposition beeinflusst wird. Wurde die Versuchsperson instruiert, bei seitlicher Blickrichtung einen Handzeiger auf die Medianebene des (fixierten) Kopfes einzustellen, trat ein signifikanter systematischer Fehler auf. Interessanterweise verhielt sich diese Abweichung nahezu spiegelbildlich zum auditiven und extraretinalen visuellen Augenpositionseffekt. Das heißt, der Kopf schien in Richtung der Augenposition rotiert zu sein, während sich der auditive und visuelle Raum in Gegenrichtung verschob. Kein Fehler trat dagegen auf, wenn die Versuchsperson die Medianebene des Rumpfes

anzeigen sollte. Diese Befunde erklären einerseits die oben erwähnte Inkonsistenz der Resultate von Experimenten [2], bei denen es die Versuchsbedingungen offenließen, ob auditive Reize in bezug auf den Kopf oder den Rumpf lokalisiert wurden. Andererseits deuten sie auf eine enge Beziehung zwischen den Einflüssen von Augen- und Kopfpositionsinformation auf die Raumwahrnehmung hin (s. hierzu Abschnitt 3).

#### 2.4 *Einfluß der Augenposition auf die auditiv-visuelle räumliche Divergenz*

Im Alltagsleben müssen häufig auditive und visuelle Rauminformation demselben Objekt zugeordnet werden. Wie aus den vorangegangenen Abschnitten klargeworden ist, treten in einer solchen Situation mindestens drei verschiedene Effekte in Abhängigkeit von der Augenposition auf, von denen einer die auditive, die beiden anderen die visuelle Lokalisation betreffen. Obwohl nur relativ kleine systematische Fehler zu erwarten waren, stellte sich damit die Frage, inwieweit die Überlagerung dieser Augenpositionseffekte zu wahrnehmbaren auditiv-visuellen Divergenzen führt. Primäres Ziel der hierzu durchgeführten Experimente [2,4] war die Prüfung der Hypothese, daß auditiver und extraretinaler Augenpositionseffekt identisch sind. In diesem Fall war zu erwarten, daß systematische Divergenzen zwischen räumlich übereinstimmenden auditiven und visuellen Reizen bei seitlicher Blickrichtung ausschließlich durch den retinalen Augenpositionseffekt hervorgerufen werden, da sich extraretinale Einflüsse der Augenposition auf die visuelle Lokalisation und der auditive Augenpositionseffekt gegenseitig aufheben sollten. Dies konnte tatsächlich in Experimenten nachgewiesen werden, bei denen die Versuchsperson bei seitlicher Fixation eine Entscheidung traf, ob sich ein akustischer Reiz links oder rechts einer in Geradeausrichtung angebrachten Leuchtdiode befand (vgl. Abb. 3 in [2] mit Abb. 2B in [8]).

Für weitere Experimente wurde eine Methode entwickelt, bei der die Versuchsperson einen projizierten Laserpunkt mit unsichtbar hinter dem Projektionsschirm befindlichen Schallquellen in Übereinstimmung bringen mußte, während sie entweder diesen Laserpunkt oder Leuchtdioden in unterschiedlichen Richtungen fixierte [4]. Die Ergebnisse waren zwar in weitgehender Übereinstimmung mit denen der Konstanzmethode [2], zeigten jedoch, daß für eine vollständige Beschreibung der auditiv-visuellen Divergenz zusätzlich zum auditiven, retinalen und extraretinalen Augenpositionseffekt ein weiterer, von der Augenposition unabhängiger Faktor einbezogen werden muß. Dabei handelt es sich um eine offenbar durch den Verlauf der binauralen Transferfunktionen bedingte Überschätzung des Seitenwinkels von Schallquellen relativ zur Medianebene des Kopfes. Interessanterweise führte das Zusammenwirken aller Faktoren zu einer partiellen Kompensation, so daß bei akustischen Seitenwinkeln von etwa  $20^\circ$  kein signifikanter Einfluß der Augenposition auf die auditiv-visuelle Divergenz mehr nachweisbar war. Trotzdem traten bei größeren akustischen Seitenwinkeln noch beträchtliche Abweichungen auf, wobei Schallquellen etwa  $10^\circ$  zu weit seitlich lokalisiert wurden. Daß dies in alltäglichen Situationen — im Experiment war der Kopf fixiert — zu keinen wahrnehmbaren Fehlern führt, könnte möglicherweise darauf zurückzuführen sein, daß sehr weit seitliche Schallquellen normalerweise durch koordinierte Hinwendung von Augen, Kopf und Körper lokalisiert werden und die dabei involvierten motorischen Programme die hier nachgewiesenen sensorischen Divergenzen zumindest teilweise kompensieren. Wie in Abschnitt 6.1 noch erläutert werden wird, treten unter bestimmten Bedingungen zudem auch visuelle Einflüsse auf die auditive Lokalisation auf, die zur teilweisen Kompensation solcher Divergenzen führen sollten.

### 3 Kopfpositionseffekte

#### 3.1 *Einfluß der Kopfposition auf die auditive Lateralisation*

Die Frage nach dem Einfluß der Kopfposition auf das räumliche Hören wurde methodisch weitgehend analog zu den Untersuchungen zum Augenpositionseffekt behandelt. In einem ersten Ansatz wurde mit einer Einstellmethode sowie einer Konstanzmethode (vgl. Abschnitt 2.1) die Lateralisation dichotischer Schallreize mit unterschiedlichen interauralen Schalldruckpegeldifferenzen bei verschiedenen Kopfpositionen untersucht [5]. Beide Methoden zeigten übereinstimmend eine Verschiebung der auditiven Medianebene in Richtung der seitlichen Kopfposition, wenn die Blickrichtung relativ zum Kopf stabil blieb. Das heißt, ein ursprünglich in der Medianebene des geradeausgerichteten Kopfes gehörtes intrakranielles Perzept war nach einer Linksdrehung des Kopfes zur rechten Seite hin verschoben und umgekehrt. Die Größenordnung der Verschiebung lag im Bereich von 1 dB bei 60° seitlicher Kopfposition. Sowohl die Richtung als auch die ungefähre Größe dieses Effektes waren also mit dem bei seitlicher Augenposition gefundenen Effekt identisch (s. Abschnitt 2.1). blieb die Blickrichtung bei Veränderung der Kopfposition geradeaus (in der Medianebene des Rumpfes), so daß die Winkel von orbitaler Augenposition und Kopf-zu-Rumpf-Position genau invers waren, waren aufgrund der daraus resultierenden annähernden Kompensation von Augen- und Kopfpositionseffekt keine signifikanten Verschiebungen mehr nachweisbar. Wie schon der oben beschriebene Einfluß der Augenposition auf die wahrgenommene Kopfposition (s. Abschnitt 2.3) deutet diese offensichtliche Austauschbarkeit von Augen- und Kopfpositionseinfluß auf einen engen Zusammenhang in der neuralen Verarbeitung beider afferenter Signale hin.

#### 3.2 *Einfluß der Halsmuskelpropriozeption auf die auditive Lateralisation*

Der im vorangegangenen Abschnitt (3.1) beschriebene Einfluß der Kopfposition auf die auditive Lateralisation ließ die Frage offen, was der Ursprung der für diesen Effekt verantwortlichen afferenten Information ist. Die sensorische Information über die statische Position des Kopfes relativ zum Rumpf wird im wesentlichen durch Afferenzen der Muskelspindeln der Halsmuskeln vermittelt. Um die Bedeutung der Halsmuskelpropriozeption für das räumlichen Hören zu untersuchen, wurde bei transkutaner Halsmuskelvibration (s. Abschnitt 1.4) und fixiertem Kopf die auditive Lateralisation mit einer Konstanzmethode gemessen [6]. Es zeigte sich, daß Vibration der Muskeln auf einer Seite des Halses eine Verschiebung der auditiven Medianebene zur Gegenseite — bzw. eine Verschiebung des auditiven Perzeptes zur Seite der vibrierten Muskeln — zur Folge hatte. Die Richtung dieser auditiven Verschiebung stimmte also mit derjenigen überein, die auftrat, wenn sich bei einer Drehung des Kopfes die betreffenden Muskeln verlängerten. Geht man davon aus, daß das durch Muskelvibration experimentell induzierte afferente Signal dem durch eine reale Muskelverlängerung bei Kopfdrehung induzierten Signal entspricht (Goodwin *et al.* 1972; Taylor und McCloskey 1991), ist dieser Befund in Einklang mit der Hypothese, daß afferente Information der Muskelspindeln der Halsmuskeln bei der Verarbeitung auditiver Rauminformation involviert ist und somit maßgeblich zur perzeptuellen Stabilität bei Kopfdrehungen beiträgt.

#### 3.3 *Einfluß der Kopfposition auf die auditive Lokalisation*

Die oben beschriebenen Experimente belegten eine systematische Verschiebung der auditiven Lateralisation in Abhängigkeit von der Kopfposition. Aufgrund dessen war zu erwarten, daß sich die Lokalisation akustischer Reize in einer entsprechenden Weise verschiebt. Um dies zu prüfen, wurden als Reize zu-



nächst keine Schallquellen im akustischen Freifeld verwendet, sondern über Kopfhörer präsentierte virtuelle Schallquellen [7]. Hierbei wurden die bei Freifeld-Schallquellen auftretenden Ohrsignale simuliert, so daß externalisierte auditive Perzepte in unterschiedlichen azimuthalen Positionen relativ zum Kopf entstanden. Aufgrund der Verwendung von Kopfhörern waren jegliche Veränderungen akustischer Parameter in Abhängigkeit von der Kopfposition ausgeschlossen. Traf die Versuchsperson bei seitlichen Kopfpositionen Entscheidungen, ob sich das Perzept jeweils links oder rechts der Medianebene des Kopfes befand, zeigte sich ein Verschiebungseffekt, der mit dem zuvor mit dichotischen, intrakraniell wahrgenommenen Reizen gemessenen systematischen Fehler vergleichbar war. Eine entsprechende Abweichung war auch dann zu verzeichnen, wenn die Versuchsperson den Kopf auf eine reale Schallquelle im Raum ausrichtete [7]. Die Exzentrizität der Schallquelle wurde systematisch unterschätzt, wobei der maximale Fehler (bei 60° seitlich präsentierten Reizen) etwa 6° betrug. Die Versuchsperson hatte also den Eindruck, daß sich die Schallquelle genau in der Medianebene des Kopfes befand, wenn die tatsächliche Kopfposition zur Medianebene des Rumpfes hin abwich. Darüber hinaus war ein Fehler gleicher Richtung und Größenordnung nachweisbar, wenn die Versuchsperson den Kopf auf eine seitliche Schallquelle ausgerichtet hatte und dann mit einem Handzeiger auf diese Schallquelle zeigte [7]. Faßt man diese mit unterschiedlichen Methoden erhaltenen Resultate zusammen, ergibt sich ein völlig konsistentes Bild einer systematischen Verschiebung des auditiven Raumes relativ zum Kopf, die der seitlichen Kopfposition relativ zum Rumpf entgegengerichtet ist.

#### 3.4 *Einfluß der Kopfposition auf die visuelle Lokalisation und die auditiv-visuelle räumliche Divergenz*

Wie schon bei den Untersuchungen zum Augenpositionseffekt (vgl. Abschnitte 2.3 und 2.4) stellte sich auch für den Kopfpositionseffekt die Frage, ob es sich hierbei um eine generelle Verschiebung des exterozeptiven Raumes handelt. In diesem Fall sollten die in Abhängigkeit von der Kopfposition auftretenden systematische Fehler der auditiven und visuellen Lokalisation identisch sein. Untersuchungen mit derselben Kopfzeigemethode, wie sie für Schallreize eingesetzt worden war, ergaben für visuelle Ziele Abweichungen in der erwarteten Richtung, die jedoch etwa doppelt so groß waren wie der auditive Effekt [7]. Im Zusammenhang mit dieser quantitativen Diskrepanz ist allerdings zu berücksichtigen, daß bei einer Ausrichtung des Kopfes auf seitliche visuelle Ziele diese immer auch mit den Augen fixiert werden. Offenbar sind Versuchspersonen dabei nicht in der Lage, zwischen orbitaler Augenposition und der Position des Kopfes relativ zum Rumpf genau zu differenzieren. Dieses Problem konnte experimentell ausgeschlossen werden, indem mit einem am Kopf angebrachten Laser ein Fixationspunkt permanent in der Medianebene des Kopfes präsentiert wurde [7]. Hatte die Versuchsperson nun die Aufgabe, durch Drehung des Kopfes den Fixationspunkt mit der wahrgenommenen Schallrichtung in räumliche Übereinstimmung zu bringen, traten keine signifikanten Abweichungen mehr auf. Dieses Ausbleiben systematischer Fehler bei einer visuellen Referenz der Medianebene des Kopfes war auch bei Präsentation virtueller Schallquellen in Verbindung mit einer Konstanzmethode (s. Abschnitt 3.3) zu verzeichnen. Insgesamt deuten diese Resultate also darauf hin, daß sich auditiver und visueller Kopfpositionseffekt exakt kompensierten. Dies wiederum spricht für die eingangs erwähnte Hypothese, daß Kopfpositionssignale sowohl in die Verarbeitung von auditiver als auch visueller Rauminformation einfließen. Die offensichtliche Ähnlichkeit von Augen- und Kopfpositionseffekten — sowohl *innerhalb* der auditiven oder visuellen Sinnesmodalität als auch *zwischen* beiden Modalitäten — legt darüber hinaus die Vorstellung nahe, daß ein aus der Summation von Kopf-zu-Rumpf-Position und orbitaler Augenposition resultierendes Signal,

das die Position der Augen relativ zum Rumpf kodiert, *in gleicher Weise* die auditive wie die visuelle Raumwahrnehmung beeinflusst.

## 4 Vestibuläre Einflüsse

### 4.1 *Einfluß der Ganzkörper-Drehbeschleunigung auf die auditive Lateralisation*

Auch bei Positionsveränderungen des Kopfes, die mit komplexen Bewegungen des gesamten Körpers einhergehen, ist eine relativ genaue und stabile auditive Raumwahrnehmung gewährleistet. Aus früheren Untersuchungen ergaben sich Hinweise, daß die Genauigkeit der auditiven Lokalisation durch Kopfbewegungen sogar eher verbessert als beeinträchtigt wird (Thurlow und Runge 1967; Perrett und Noble 1997). Offenbar spielen also bei der auditiven Orientierung auch solche *audiomotorischen Parameter*<sup>7</sup> eine Rolle. Dies deutet darauf hin, daß — neben der propriozeptiv vermittelten Kopf-zu-Rumpf-Position — auch eine sehr exakte Information über Positionsveränderungen des Kopfes im Raum in den Lokalisationsprozeß einbezogen werden. Es liegt daher nahe, eine Integration von auditiver Rauminformation mit der sensorischen Information der Bogengangsafferenzen anzunehmen (Wallach 1940). Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde deshalb der Einfluß einer kurzzeitigen Drehbeschleunigung um die Vertikalachse ( $400^\circ/s^2$ ), die im Bereich normaler aktiver Bewegungen lag, auf die auditive Lateralisation untersucht [13]. Um Effekte zu minimieren, die aus kinästhetischen Illusionen resultieren, wurden hier dichotische Reize verwendet, die während der Drehbeschleunigung mit unterschiedlichen interauralen Zeitdifferenzen präsentiert wurden. Zudem wurden Augenbewegungen — insbesondere der vestibuläre Nystagmus — durch Darbietung eines Fixationsziels unterdrückt. Die Versuchsperson traf jeweils eine Entscheidung, ob sich das intrakranielle Perzept links oder rechts der Medianebene des Kopfes befand. In diesen Experimenten zeigte sich ein relativ kleiner, jedoch signifikanter Verschiebungseffekt, der in einer ähnlichen Größenordnung lag ( $10 \mu s$ ) wie Augen- oder Kopfpositionseffekte. Im Vergleich zum Effekt der *statischen* exzentrischen Kopfposition (vgl. Abschnitt 3.1) war jedoch die Richtung entgegengesetzt: Während einer Linksdrehung wurde der Reiz weiter links wahrgenommen und bei einer Rechtsdrehung weiter rechts.

### 4.2 *Einfluß der kalorischen Bogengangsstimulation der auf die auditive Lateralisation*

Der im vorangegangenen Abschnitt nachgewiesene auditive Effekt läßt vermuten, daß er hauptsächlich durch Bogengangsafferenzen vermittelt wird. In einem ergänzenden Experiment, wurde daher — ohne einen Bewegungsreiz — der horizontale Bogengang unilateral kalorisch stimuliert [9]. Als psychometrisches Verfahren diente die in Abschnitt 2.1 beschriebene Einstellmethode. Nach der kalorischen Stimulation ergab sich eine außerordentlich starke Verschiebung der auditiven Lateralisation (ca. 7 dB), die in bezug auf das stimulierte Vestibularorgan zur Gegenseite gerichtet war. Berücksichtigt man die Richtung der Cupula-Auslenkung, die durch einen solchen kalorischen Reiz induziert wird, stimmt die Richtung dieses Effektes mit der durch Drehbeschleunigung induzierten Verschiebung [13] überein. Faßt man beide Befunde zusammen, weisen sie also einen signifikanten Einfluß des vestibulären Systems auf die Verarbeitung auditiver Rauminformation nach. Frühere Untersuchungen, die auf einen ähnlichen Einfluß in der visuellen Modalität hindeuten (z.B. Karnath *et al.* 1994), legen darüber hinaus die Vorstellung

---

<sup>7</sup> Mit dem Begriff *audiomotorische Parameter* wird hier die Relation von Veränderungen der Kopfposition im Raum und den hierdurch induzierten Veränderungen auditiver Richtungsparameter bezeichnet (s. Blauert 1974). In der Literatur wird häufig auch der Begriff *dynamische Parameter* verwendet.

nahe, daß es sich hier — wie schon beim Augen- und Kopfpositionseffekt — um eine generelle Verschiebung der exterozeptiven Raumwahrnehmung handelt.

Bezieht man diese Resultate auf den propriozeptiven Kopfpositionseffekt (vgl. Abschnitt 3), scheint die Tatsache interessant, daß bei Veränderung der Kopfposition die vestibulär (durch Drehung des Kopfes relativ zur Umwelt [9,13]) und die propriozeptiv (durch statische exzentrische Position des Kopfes relativ zum Rumpf [1,6]) induzierten systematischen Fehler entgegengesetzt sind. Diese Fehler, die hier im Experiment bei isoliertem Einfluß jeweils einer der beiden sensorischen Komponenten nachweisbar sind, sollten sich daher bei natürlichen Kopfbewegungen, die gleichermaßen vestibuläre wie propriozeptive Anteile involvieren, zumindest teilweise gegenseitig aufheben und zu keinen wahrnehmbaren Beeinträchtigungen der Lokalisationsgenauigkeit führen. Zudem geben die entgegengesetzten Richtungen von vestibulär und propriozeptiv induzierten auditiven Verschiebungen bei Kopfdrehungen einen Hinweis darauf, daß möglicherweise eine subtraktive Verrechnung beider Komponenten von Kopfpositionsinformation erfolgt. Würde die hieraus resultierende Differenz der Positionsveränderungen des Kopfes relativ zum Rumpf und des Kopfes im Raum in Relation zur (kopfbezogenen) auditiven Rauminformation gesetzt, könnte sie — in Verbindung mit einer Zwischenspeicherung im Arbeitsgedächtnis (s. Abschnitt 5) — sowohl eine Information über die räumliche Position einer Schallquelle relativ zum Rumpf als auch über die Positionsveränderungen des Rumpfes relativ zur Umwelt liefern. Diese Koordinatentransformationen könnten somit eine Kodierung auditiver Rauminformation in einem umweltbezogenen Referenzsystem ermöglichen, die möglicherweise die Grundlage der perzeptuellen Raumkonstanz bildet.

#### 4.3 *Einfluß der Gravitation auf die auditive Lateralisation*

Ein wesentlicher Bezugspunkt für die räumliche Orientierung bei Körperbewegungen — insbesondere dann, wenn keine visuelle Information zur Verfügung steht — ist die konstante Richtung der aus der Erdgravitation resultierenden Linearbeschleunigung. Es ist daher zu erwarten, daß eine Integration der sensorischen Information der Macula-Rezeptoren des Otolithensystems mit der auditiven Rauminformation erfolgt. Um die Frage nach möglichen perzeptuellen Korrelaten eines solchen Integrationsprozesses zu beantworten, wurde im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen der gesamte Körper der Versuchsperson maximal 90° zur Seite geneigt und — wie in Abschnitt 4.1 beschrieben — psychophysisch die Lateralisation dichotischer Reize gemessen, die mit unterschiedlichen interauralen Zeitdifferenzen präsentiert wurden [17]. Bei stationärer Neigung zur Seite war ein Perzept, das bei aufrechter Körperposition im Kopf zentriert erschien, zum untenliegenden Ohr verschoben. Die maximale Amplitude der Verschiebung betrug 25 µs bei 90° Neigungswinkel. Dieser Befund legt einerseits einen signifikanten Einfluß der Otolithenafferenzen auf die Verarbeitung auditiver Rauminformation nahe. Andererseits zeigt die äußerst geringe Größe dieses Verschiebungseffektes — ebenso wie die oben beschriebenen Einflüsse von Kopfposition und Drehbeschleunigung — die ausgezeichnete Stabilität der auditiven Raumwahrnehmung bei Bewegungen. Nur am Rande sei hier erwähnt, daß diese Resultate die bisher angenommene Existenz einer weitaus stärker ausgeprägten „Wahrnehmungstäuschung“ (Graybiel und Niven 1951; DiZio *et al.* 2001) widerlegen, bei der es sich sehr wahrscheinlich um eine Summation des hier isoliert nachgewiesenen Einflusses der Gravitation auf die auditive Raumwahrnehmung und einer zugleich induzierten Veränderung in der Wahrnehmung der Körperstellung handelt.

Vergleicht man die Ergebnisse dieser Untersuchung [17] mit den zuvor beschriebenen Effekten, zeigt sich eine interessante Regelmäßigkeit. Während die exzentrische Augen- oder Kopfposition relativ zum Rumpf zu einer Verschiebung der Raumwahrnehmung in Gegenrichtung führt, induziert eine Linear- oder

Drehbeschleunigung des gesamten Körpers relativ zur Umwelt eine Verschiebung in Richtung der Positionsveränderung. Offenbar gilt dies gleichermaßen für die auditive und die visuelle Sinnesmodalität (zum Einfluß der Linearbeschleunigung auf die visuelle Wahrnehmung s. Graybiel 1952). Wie schon erwähnt, könnten diese sehr kleinen systematischen Fehler die Arbeitsweise eines neuralen Mechanismus widerspiegeln, welcher durch komplexe Koordinatentransformationen exterozeptive, propriozeptive und vestibuläre Information integriert, um bei Körperbewegungen die stabile Raumwahrnehmung innerhalb eines umweltbezogenen Referenzsystems zu ermöglichen.

## 5      **Auditives räumliches Arbeitsgedächtnis**

Die oben beschriebenen Befunde zu propriozeptiven und vestibulären Einflüssen auf die auditive Raumwahrnehmung legen in Verbindung mit früheren Studien (Thurlow und Runge 1967; Perrett und Noble 1997) eine Nutzung der aus Kopfbewegungen resultierenden audiomotorischen Parameter nahe. Wird der Kopf während der Darbietung eines stationären Schallsignals bewegt, ändern sich die binauralen und monauralen Richtungsparameter in spezifischer Weise. Diese Veränderungen der Ohrsignale müssen den Veränderungen der Kopfposition exakt zugeordnet werden, was eine ständige Aktualisierung dieser Relationen während der Bewegung notwendig macht. Um aus dem Vergleich der aus verschiedenen Kopfpositionen resultierenden Richtungsparameter den Ort der Schallquelle abzuleiten, ist also eine kurzzeitige Speicherung von Richtungsparametern im Arbeitsgedächtnis unabdingbar. Weitaus evidentester ist die Funktion des auditiven räumlichen Arbeitsgedächtnisses in dem — im alltäglichen Leben sehr viel häufigeren — Fall, daß ein Schallsignal zu kurz ist, um motorische Reaktionen in Form von Kopf- und Körperbewegungen vor dessen Ende zu ermöglichen. Hier müssen die erinnerten Richtungsparameter durch Kopfpositionsinformation aktualisiert werden, um die Aufrechterhaltung der perzeptuellen Raumkonstanz bei Bewegungen zu gewährleisten. In beiden Fällen kann also eine genaue Lokalisation nur aus der Nutzung von Gedächtnisinformation resultieren.

Im Kontext der vorliegenden Arbeit führten diese Überlegungen zunächst zur Frage, ob Phänomene wie der hier nachgewiesene Kopfpositionseffekt auch bei erinnerten Schallpositionen auftreten. Diese Annahme wurde in Experimenten bestätigt, bei denen die Versuchsperson mit dem Kopf auf die erinnerte Position einer zuvor präsentierten Schallquelle zeigte [7]. Es kam hier zu ähnlichen systematischen Fehlern in der Lokalisation wie beim Kopfzeigen auf kontinuierlich aktive Schallquellen. Offenbar wird also die „Gedächtnisspur“ der auditiven Richtungsinformation in gleicher Weise durch die Kopfposition beeinflusst wie das durch eine tatsächlich vorhandene Schallquelle evozierte Perzept. Darüber hinaus zeigte sich in weiteren Experimenten, bei denen die in Abschnitt 3.4 beschriebene Kopflaser-Zeigermethode eingesetzt wurde, ein zusätzlicher Effekt [11]. Wurde — bei Konstanzhaltung aller anderen Faktoren — das Zeitintervall zwischen Reizdarbietung und Reaktion der Versuchsperson variiert, war eine systematische Überschätzung der Seitenwinkel von Schallquellen um wenige Grad zu verzeichnen, die mit der Intervalldauer zunahm. Je länger die Speicherdauer im Arbeitsgedächtnis war, um so weiter schienen die erinnerten azimutalen Koordinaten des auditiven Raumes von der Medianebene des Kopfes ausgehend zu „expandieren“. Eine klare Interpretation dieses hier erstmals nachgewiesenen Effektes ist auf der Grundlage der vorliegenden Resultate noch nicht möglich. Denkbar ist, daß es sich um ein Korrelat potentieller zeitabhängiger Veränderungen der Gedächtnisaktivität räumlich selektiver Neuronen handelt (vgl. Mazzoni *et al.* 1996).

## 6 Visuelle Einflüsse

### 6.1 *Der Ventriloquismus-Effekt*

Synchrone auditive und visuelle räumliche Information, die von demselben Ereignis ausgeht, führt in der Regel zu einem einheitlichen Perzept. Diese alltägliche Erfahrung scheint zunächst in einem scheinbaren Widerspruch zu den perzeptuellen räumlichen Divergenzen zu stehen, die in den zuvor beschriebenen Experimenten unter bestimmten Bedingungen nachweisbar waren (s. z.B. Abschnitt 2.4). Auch treten bei der Schallübertragung in natürlichen Umgebungen verschiedene physikalische Einflüsse auf, die nicht nur räumliche, sondern auch zeitliche auditiv-visuelle Divergenzen zur Folge haben — dies sind insbesondere Schallreflexion, -diffraktion, -refraktion und -absorption (s. Wiley und Richards 1978) sowie die aus der Differenz von Licht- und Schallgeschwindigkeit resultierende zeitliche Verzögerung auditiver Information. Die Kompensation solcher auditiv-visueller Divergenzen erfolgt offenbar durch Mechanismen, die mit dem bereits erwähnten Ventriloquismus-Effekt (vgl. Abschnitt 1.2) in Zusammenhang stehen. Faßt man dieses Phänomen als Korrelat der im Gehirn nachgewiesenen Konvergenz beider Sinnesmodalitäten auf, stellt sich im Kontext der vorliegenden Arbeit insbesondere die Frage, inwieweit die auf der perzeptuellen Ebene auftretenden zeitlichen und räumlichen Interaktionen auditiver und visueller Reize mit den entsprechenden Eigenschaften einzelner Neuronen vergleichbar sind (s. Abschnitt 1.3).

In einem Teilprojekt der vorliegenden Arbeit bewegte sich jeweils ein Lichtpunkt horizontal über die Position einer stationären Schallquelle hinweg und die Versuchsperson zeigte den Punkt der subjektiven räumlichen Übereinstimmung durch einen Tastendruck an [12]. Die räumliche Position dieses Punktes verschob sich systematisch in Abhängigkeit von der zeitlichen Beziehung der aus periodischen Schall- und Lichtpulsen bestehenden Reize. Waren beide Signale synchron oder war die zeitliche Disparität nicht größer als etwa 100 ms, kam es zu einer Verschiebung um etwa 3° entgegen der Bewegungsrichtung des Lichtpunktes. Erst bei noch größeren zeitlichen Disparitäten verringerte sich diese Verschiebung deutlich. Dieses Resultat kann durch Annahme eines zeitlich-räumlichen „Fensters“ der auditiv-visuellen Integration mit einer Ausdehnung von ca. 100 ms und 3° interpretiert werden. Sind beide Reize innerhalb dieses Fensters, werden sie auch bei geringfügigen Disparitäten als räumlich übereinstimmend wahrgenommen. Es ist bemerkenswert, daß die auditiv-visuellen räumlichen Divergenzen, die aufgrund der oben beschriebenen Effekte bei normalen Bewegungsabläufen zu erwarten sind, größtenteils innerhalb dieses Bereichs von 3° liegen. Funktionell betrachtet, unterstützt der Ventriloquismus-Effekt somit nicht nur das Entstehen einer phänomenalen Kausalität auditiver und visueller Reize (vgl. Michotte 1963), sondern leistet einen wesentlichen Beitrag zur perzeptuellen Raumkonstanz. Darüber hinaus ergeben sich aus den Resultaten auch Rückschlüsse auf neurale Verarbeitungsprozesse. Interessanterweise existiert ein „Zeitfenster“, wie es hier auf der perzeptuellen Ebene nachgewiesen wurde, in ähnlicher Größenordnung auch bei bimodalen Neuronen, die nur dann eine Reaktion zeigen, wenn auditive und visuelle Reize innerhalb dieses Zeitintervalls sowie innerhalb der rezeptiven Felder dargeboten werden (Meredith *et al.* 1987). Das durch die Größe der rezeptiven Felder bestimmte „räumliche Fenster“ einzelner bimodaler Neuronen ist andererseits — mit Ausdehnungen von häufig über 90° — nicht mit dem perzeptuellen Effekt von nur 3° vergleichbar. Dies bedeutet jedoch nicht unbedingt einen Widerspruch zwischen neurophysiologischen und psychophysischen Befunden, da die Summe der Reizantworten einer großen Zahl von gleichzeitig aktiven bimodalen Neuronen zu einer wesentlich höheren perzeptuellen Auflösung bei der auditiv-visuellen räumlichen Diskrimination führen sollte, als aus den räumlich selektiven Eigenschaften einzelner Zellen abzuleiten ist.

## 6.2 *Der Ventriloquismus-Nacheffekt*

Während der Ventriloquismus-Effekt zu einer perzeptuellen Integration von synchron dargebotenen, räumlich disparaten auditiven und visuellen Reizen führt, handelt es sich beim Ventriloquismus-Nacheffekt offenbar um eine Adaptation in Form einer Verschiebung des räumlichen Hörens, die *nach* einer solchen Reizpräsentation anhält. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden der Versuchsperson jeweils 17 min lang repetitive synchrone Lichtblitze und Schallpulse mit einer konstanten Disparität von  $20^\circ$  in völliger Dunkelheit präsentiert und sofort nach dieser Adaptation die auditive Lokalisation mit einer Handzeigermethode gemessen [18]. Verglichen mit einer zuvor durchgeführten Referenzmessung zeigte sich hierbei eine systematische Verschiebung von ca.  $2-6^\circ$ , deren Richtung der Abweichung des visuellen vom auditiven Reiz während der vorausgegangenen Adaptation entsprach. Die experimentell induzierte intermodale Disparität führt also bereits nach relativ kurzer Zeit zu einer gegenseitigen Verschiebung der Repräsentationen des auditiven und visuellen Raumes, wobei die auditiven Koordinaten den — weitgehend stationär bleibenden — visuellen Koordinaten angepaßt werden.

Werden während der Adaptation reine Töne als akustische Reizen dargeboten, ist der Ventriloquismus-Nacheffekt interessanterweise nur in dem Fall nachweisbar, wenn die auditive Lokalisation anschließend mit Schallreizen der gleichen Frequenz gemessen wird [18]. Es erfolgt also keine Übertragung des Verschiebungseffektes auf die räumliche Wahrnehmung in einem von der adaptierten Frequenz deutlich abweichenden Bereich des Hörens. Dieser Befund scheint zunächst darauf hinzudeuten, daß der Ursprung des Ventriloquismus-Nacheffektes eher in sensorischen als in kognitiven Faktoren liegt. Geht man von der Hypothese einer durch räumlich divergierende visuelle Reize induzierten Transformation auditiver Koordinaten aus, ist anzunehmen, daß auf der neuronalen Verarbeitungsebene hierbei spezifisch Zellen mit relativ enger Frequenzabstimmung involviert sind. Dies gibt einen wichtigen Hinweis auf potentielle neurale Korrelate des Ventriloquismus-Nacheffektes. Die bimodalen Zellen im bereits erwähnten Colliculus superior scheinen hierfür zu breitbandig zu sein. Ein Hörbahnareal, in dem sich Neuronen mit entsprechenden räumlich selektiven und frequenzspezifischen Antworteigenschaften befinden und das zudem auch visuelle sowie Augenpositions-Information erhält, ist dagegen der Colliculus inferior (Semple *et al.* 1983; Brainard und Knudsen 1993; Groh *et al.* 2001). Eine durch auditiv-visuelle Divergenz induzierte Verschiebung der neuralen Repräsentation des auditiven Raumes wurde dementsprechend im Colliculus-inferior-Homologon der Schleiereule nachgewiesen (Brainard und Knudsen 1993). Dieser Effekt entwickelt sich allerdings — im Gegensatz zum Ventriloquismus-Nacheffekt — über einen wesentlich längeren Zeitraum von einigen Wochen. Unklar ist bislang, ob derartige Adaptationen bei Primaten möglicherweise schneller ablaufen können.

Der Ventriloquismus-Nacheffekt belegt eindeutig die Möglichkeit, daß das räumliche Hören visuell „kalibriert“ werden kann. Die funktionelle Bedeutung eines solchen Mechanismus könnte einerseits in der Anpassung der zentralnervösen Verarbeitung von Rauminformation an Veränderungen des peripheren auditiven Systems liegen, wie sie vor allem während des Wachstums, aber auch aufgrund von Verletzungen und Krankheiten erfolgen (s. Abschnitt 1.1). Die hohe Geschwindigkeit dieser innerhalb von Minuten ablaufenden Adaptationsprozesse läßt es andererseits fraglich erscheinen, ob eine derart schnelle Plastizität lediglich einer Kompensation von Veränderungen der auditiven Peripherie dient. Die Dynamik dieser Kalibrierungsprozesse könnte eher im Kontext der durch Augen- und Kopfpositionsinformation sowie vestibuläre Information induzierten neuralen Koordinatentransformationen interpretiert werden. Zieht man die — in der vorliegenden Arbeit auf der perzeptuellen Ebene nachgewiesene — hohe Genauigkeit dieser Koordinatentransformationen in Betracht, scheint die Annahme plausibel, daß die komplexe Koor-

dination dieser neuralen Prozesse eine ständige Kalibrierung erfordert. Die mit hinreichend hoher räumlicher Auflösung zur Verfügung stehende visuelle Information scheint hierfür am geeignetsten zu sein.

Geht man von dieser Überlegung aus, bietet sich nun ein Erklärungsansatz<sup>8</sup> für die bislang ungelöste Frage, warum überhaupt — wenn auch sehr geringe — signifikante systematische Fehler der auditiven Lokalisation in einer bestimmten Richtung in Abhängigkeit von Augen- und Kopfposition sowie von vestibulären Einflüssen auftreten. Aus der Annahme einer visuellen Kalibrierung folgt, daß systematische Fehler in der visuellen Lokalisation sich exakt auf die auditive Lokalisation übertragen müssen. Dies ist in Einklang mit der hier nachgewiesenen Tatsache, daß die Einflüsse der exzentrischen Augen- oder Kopfposition auf das räumliche Hören in analoger Form auch in der visuellen Modalität<sup>9</sup> vorkommen. Nur für zwei der beschriebenen Phänomene besteht eindeutig keine solche Analogie, so daß sich hieraus auditiv-visuelle räumliche Divergenzen ergeben. Dies sind zum einen der retinale Augenpositionseffekt und zum anderen die Überschätzung des akustischen Seitenwinkels ([2,4,8]; vgl. Abschnitt 2.4). Bei beiden Effekten handelt es sich allerdings um konstante Lokalisationsfehler relativ zu den Rezeptororganen (Retinae bzw. Ohren), die sehr wahrscheinlich auf deren peripheren Eigenschaften (Verteilung der Photorezeptoren auf der Retina bzw. Verlauf der binauralen Übertragungsfunktionen) beruhen. Offenbar betrifft die visuelle Kalibrierung also nur die Verarbeitung afferenter sensorischer Signale der Augen-, Kopf- und Körperstellung, die — wie hier angenommen wird — in neurale Koordinatentransformationen bei Bewegungen einfließen.

### 6.3 *Einfluß visueller Deprivation: Räumliches Hören bei Blinden*

Die Vorstellung einer visuellen Kalibrierung des räumlichen Hörens könnte zunächst vermuten lassen, daß blinde Personen, denen eine solche Kalibrierung durch retino-visuomotorische Rauminformation fehlt, signifikante Defizite in der auditiven Lokalisation aufweisen. Aus einer Vielzahl bisheriger Untersuchungen ist jedoch bekannt, daß Blinde eine Genauigkeit des räumlichen Hörens zeigen, die in der Regel der von Sehenden vergleichbar oder sogar überlegen ist (Röder *et al.* 1999). Dies impliziert die Existenz neuraler Reorganisationsprozesse, bei denen die visuelle Rauminformation durch sensorische Information anderer Modalitäten ersetzt wird.

Im vorangegangenen Abschnitt (6.2) wurde die Hypothese aufgestellt, daß die von Augen-, Kopf- und Körperstellung abhängigen systematischen Fehler der auditiven Lokalisation sehender Versuchspersonen „Kalibrierungsfehler“ neuraler Koordinatentransformationen widerspiegeln, die letztlich auf der retino-visuomotorischen Eingangsinformation beruhen. Sollte an deren Stelle Sinnesinformation einer anderen Modalität treten, könnten daraus Unterschiede in der Arbeitsweise dieser neuralen Mechanismen resultieren, die wiederum zu anderen Formen systematischer Fehler führen. Ausgehend von dieser Annahme wurden mit kongenital oder früh erblindeten Versuchspersonen im Rahmen der vorliegenden Arbeit Ex-

---

<sup>8</sup> An dieser Stelle sei darauf hingewiesen, daß sich die hier diskutierten Interpretationen erst aus dem Gesamtzusammenhang aller Resultate ergaben. Darstellungen in den neueren der vorgelegten Originalveröffentlichungen können daher in einigen Punkten älteren Publikationen widersprechen. Beispielsweise zeichnet sich im Lichte der neueren Ergebnisse ab, daß die anfängliche Diskussion einer möglichen Rolle des Colliculus superior als ein neurales Substrat der hier nachgewiesenen perzeptuellen Phänomene einer Revision bedarf.

<sup>9</sup> Die Hypothese einer visuellen Kalibrierung der auditiven Raumwahrnehmung verlagert lediglich die Frage nach dem Ursprung der systematischen auditiven Lokalisationsfehler auf das visuelle System. Bislang ist dieses Problem in der Literatur zur visuellen Wahrnehmung jedoch kaum thematisiert worden und klare Interpretationen bieten sich nicht an. Möglicherweise spielen hierbei geringfügige Divergenzen zwischen retinaler und visuomotorischer Information eine Rolle. Auf eine weitergehende Diskussion dieser Frage wird jedoch im Rahmen der vorliegenden Arbeit, die sich auf Phänomene konzentriert, die im direkten Zusammenhang mit der auditiven Raumwahrnehmung stehen, verzichtet.

perimente durchgeführt, die zunächst eine Replikation des in Abschnitt 3 beschriebenen Kopfpositionseffektes zum Ziel hatten [14]. Sowohl in der Lateralisation dichotischer Schallreize bei seitlicher Kopfposition wie auch beim Kopfzeigen auf Freifeld-Schallquellen ergaben sich signifikante Unterschiede zwischen blinden und sehenden Versuchspersonen. Bei beiden Gruppen traten Verschiebungen der Lateralisation bzw. Lokalisation in Abhängigkeit von der Kopfposition auf, die eine ähnliche Größenordnung, jedoch entgegengesetzte Richtungen aufwiesen. Bei Blinden war also die auditive Raumwahrnehmung *in Richtung* der seitlichen Kopfstellung verschoben. Zudem zeigte sich ein geringer, aber dennoch signifikanter Unterschied in der generellen Genauigkeit der Lokalisation von Schallquellen im Bereich der Geradeausrichtung: Sehende waren hier genauer als Blinde. Dies deutet darauf hin, daß die visuelle Kalibrierung zumindest im frontalen Raumbereich, innerhalb dessen Sehende normalerweise Objekte fixieren, anderen Sinnesmodalitäten überlegen ist.

Doch welche Art der sensorischen Information ist geeignet, bei Blinden die Transformation auditiver Koordinaten von einem kopf- in ein rumpfbezogenes Referenzsystem zu kalibrieren? Am wahrscheinlichsten ist die bereits erwähnte Nutzung audiomotorischer Parameter (s. Abschnitte 4 und 5). Damit böte sich auch ein Erklärungsansatz für die unterschiedlichen Richtungen der Kopfpositionseffekte bei Blinden und Sehenden. Da der Kopfumfang während der Entwicklung zunimmt, verändert sich — physikalisch bedingt — das Verhältnis von binauralen Richtungsparametern zur Schalleinfallrichtung. Bei konstantem Seitenwinkel einer Schallquelle (relativ zur Medianebene des Kopfes) entstehen dabei immer größere interaurale Differenzen in Zeit und Schalldruckpegel. Ohne eine zusätzliche Kalibrierung würde dies zu einem zunehmenden intersensorischen Konflikt bei der Nutzung audiomotorischer Parameter führen. Bei einer auf die Schallquelle gerichteten Kopfdrehung würde die daraus resultierende Veränderung der binauralen Richtungsparameter dem Gehirn die auditive Information einer zunehmend größeren Kopfpositionsänderungen liefern als die propriozeptive Information (wie auch die vestibuläre Information oder eine Efferenzkopie). Die hier bei Blinden erhaltenen Resultate könnten sich dahingehend deuten lassen, daß dieser Konflikt nicht vollständig kompensiert wird und die bei seitlicher Kopfposition zu weit exzentrische Wahrnehmung von Schallquellen eine daraus hervorgegangene residuale Fehlanpassung darstellt. Zieht man umgekehrt die oben angeführte Hypothese in Betracht, daß der entgegengesetzte Effekt bei Sehenden auf eine Fehlanpassung von retino-visuomotorischer und Kopfpositionsinformation zurückzuführen ist (s. Abschnitt 3), ist klar, daß dies für Blinde nicht zutreffen kann. Bemerkenswert ist allerdings die geringe Größe der systematischen Fehler bei Blinden. Dies zeigt, daß eine Kalibrierung durch audiomotorische Information prinzipiell die gleiche auditive Lokalisationsgenauigkeit ermöglichen kann wie eine Kalibrierung durch retino-visuomotorische Information. Es ist daher zu vermuten, daß neurale Kompensationsmechanismen, wie sie bei Blinden angenommen werden, in spezifischer Weise die Verrechnung von Kopfpositionsinformation mit auditiver Richtungsinformation betreffen. Diese Annahme ist in Einklang mit Befunden, die mit Positronen-Emissions-Tomographie bei Blinden erhalten wurden, die eine auditive Lokalisationsaufgabe ausführten (Weeks *et al.* 2000). Hierbei zeigte sich eine — im Vergleich zu Sehenden — verstärkte Aktivierung im posterioren Parietalkortex, der als ein mögliches neurales Korrelat dieser Verarbeitung anzusehen ist (s. hierzu die Abschnitte 1.3 und 7).

Bei Blinden könnten also audiomotorische Parameter eine entscheidende Rolle für die Kalibrierung des neuronalen Mechanismus spielen, der für die Transformation auditiver Koordinaten von einem kopf- in ein rumpfbezogenes Referenzsystem verantwortlich ist. Hieraus ergibt sich die Überlegung, daß es in Fällen, wo diese Parameter nicht zur Verfügung stehen, zu spezifischen Defiziten kommen sollte. Ein solcher Spezialfall ist die vertikale Lokalisation in der Medianebene. In reflexionsfreien Umgebungen und



bei statischer Kopfposition resultiert die auditive Richtungsinformation dann lediglich aus monauralen spektralen Parametern. Während bei der Lokalisation in der Azimutalebene (anhand von binauralen Parametern) die Medianebene des Kopfes exakt durch den Nullpunkt der interauralen Zeit- und Intensitätsdifferenzen definiert ist, fehlt ein derart klar vorgegebener auditiver Bezugspunkt beim Richtungshören in der Vertikalen. Für Sehende stellt dies keine Beeinträchtigung dar, da ihnen die visuelle Rauminformation eine Referenz bietet. Bei Blinden wäre dagegen zu erwarten, daß die ausschließliche Nutzung audiomotorischer Parameter nur die relative, nicht aber die absolute Lokalisation in der Medianebene mit einer hinreichenden Genauigkeit ermöglicht.

Diese Hypothese ist größtenteils in Einklang mit den Resultaten weiterer Experimente, bei denen die Lokalisation in der Medianebene mit einer Handzeigermethode gemessen wurde [16]. Die Korrelationen von Zeigerichtung und vertikaler Position der Schallquelle, die als Maß für die Genauigkeit der relativen Lokalisation dienten, gaben keine Hinweise auf Unterschiede zwischen Blinden und Sehenden. Dagegen zeigten blinde Versuchspersonen im Vergleich zu Sehenden im Mittel deutlich stärker ausgeprägte systematische Abweichungen in der Vertikalen, die für alle Schallpositionen annähernd konstant blieben. Falls Unterschiede zwischen Blinden und Sehenden auftraten, betrafen sie also lediglich die *absolute* Lokalisation von Schallquellen. Obwohl die Leistungen einzelner blinder Versuchspersonen auch in dieser Hinsicht ähnlich präzise waren wie bei Sehenden, legen diese Befunde insgesamt die Vorstellung nahe, daß bei Sehenden eine visuelle Kalibrierung von entscheidender Bedeutung für diejenigen Mechanismen ist, die eine Zuordnung der Körperkoordinaten zu den absoluten Positionen von Schallquellen in der Vertikalen treffen.

## 7 Potentielle neurale Substrate intermodaler Koordinatentransformationen

Neurophysiologische und neuroanatomische Untersuchungen deuteten darauf hin, daß der posteriore Parietalkortex ein möglicher Ort der Integration von visueller Information mit Augenpositionsinformation, propriozeptiver Kopfpositionsinformation und vestibulärer Information ist. Dies scheint zu einer Repräsentation des visuellen Raumes in egozentrischen, körperbezogenen Koordinaten zu führen (Andersen *et al.* 1993, 1997; Brochic *et al.* 1995; Thier und Karnath 1997; Snyder *et al.* 1998). Einzelzellregistrierungen der räumlich selektiven Reizantworten auditiver Neuronen im posterioren Parietalkortex von Affen, Befunde von hirngeschädigten Patienten mit parietalen Läsionen sowie Studien mit bildgebenden Verfahren ergaben Hinweise, daß in diese — noch weitgehend hypothetischen — Verarbeitungsprozesse auch die auditive Rauminformation einbezogen ist (s. Abschnitt 1.3).

Der posteriore Parietalkortex stellt somit ein potentiell neurales Korrelat der Koordinatentransformation auditiver Rauminformation in ein körperbezogenes Referenzsystem dar. Geht man von der hier vertretenen Auffassung aus, daß es sich bei den in den vorliegenden Untersuchungen nachgewiesenen systematischen Lokalisationsfehlern um perzeptuelle Korrelate solcher Koordinatentransformationen handelt, ergibt sich daraus die Überlegung, daß vergleichbare systematische Verschiebungen der auditiven Raumwahrnehmung auch durch die direkte kortikale Stimulation des posterioren Parietalkortex induziert werden könnten. Innerhalb eines Teilprojektes der vorliegenden Arbeit [15] wurde aus diesem Grunde der Einfluß von rTMS über dem posterioren Parietalkortex auf die auditive Lateralisation untersucht (vgl. Abschnitt 1.4). Unter Verwendung dichotischer Reize mit unterschiedlichen interauralen Zeitdifferenzen wurde jeweils vor und nach einer zehnmütigen rTMS-Periode psychometrisch mit einer Konstanzmethode die auditive Medianebene ermittelt. Im Vergleich zur Referenzmessung (vor rTMS-

Applikation) zeigte sich nach der rTMS eine signifikante Verschiebung der auditiven Medianebene zur Seite der Magnetstimulation hin (bzw. des auditiven Perzeptes zur Gegenseite). Die Genauigkeit der Diskrimination interauraler Zeitdifferenzen war jedoch nicht durch rTMS beeinträchtigt. Der posteriore Parietalkortex scheint also eine spezifische Rolle bei der Lokalisation *absoluter* Positionen von Schallquellen zu spielen, aber nicht an der Unterscheidung relativer Positionen von Schallquellen beteiligt zu sein. Dies ist in Einklang mit der Vorstellung, daß dieses Areal das neurale Substrat der perzeptuellen Stabilität des auditiven Raumes bei Bewegungen repräsentiert (Thier und Karnath 1997).

## 8      **Schlußfolgerungen und Ausblick**

In der vorliegenden Arbeit wurde durch unterschiedliche psychophysische Forschungsansätze die Frage nach den spezifischen Einflüssen multimodaler Sinnesinformation auf das räumliche Hören behandelt. Die Resultate scheinen die komplexe Arbeitsweise zentralnervöser Mechanismen der Koordinatentransformation widerzuspiegeln, die auditive und visuelle Rauminformation in Beziehung zueinander sowie zur Augenpositionsinformation, zur propriozeptiven Information der Halsmuskulatur und zur vestibulären Information setzen. Insgesamt deutet die Synthese der psychophysischen Befunde [1-13], der Ergebnisse der rTMS-Studie [15] und früherer tierexperimenteller Untersuchungen (Brotchie *et al.* 1995; Snyder *et al.* 1998) in konsistenter Weise darauf hin, daß auditive und visuelle Raumkoordinaten im Parietalkortex in ein gemeinsames rumpfzentriertes Bezugssystem transformiert werden. Die Einbeziehung der aus vestibulären Afferenzen resultierenden Information in Verbindung mit dem räumlichen Arbeitsgedächtnis scheint darüber hinaus zur Generierung eines umweltbezogenen Referenzsystems in diesem Areal zu führen [9,13,17]. Die retino-visuomotorische Rauminformation scheint hierbei insofern eine dominierende Rolle zu spielen, als sie ständig die Mechanismen der auditiven Koordinatentransformation kalibriert [18]. Bei Blindheit geschieht dies offenbar mit ähnlich hoher Genauigkeit durch audiomotorische Information. Dies legt neurale Reorganisationsprozesse nahe, die eine — im Vergleich zu Sehenden — wesentlich intensivere Nutzung propriozeptiver und vestibulärer Information bei der Verarbeitung von auditiver Rauminformation ermöglichen [14,16].

Im Zusammenhang mit der Frage nach den neuronalen Substraten der hier nachgewiesenen perzeptuellen Phänomene ist die Anwendung von rTMS als ein bedeutender methodischer Fortschritt für die Untersuchung des räumlichen Hörens zu bewerten [15]. Während bildgebende Verfahren in der Regel Aktivierungen mehrerer verschiedener kortikaler Bereiche bei auditiven Lokalisationsaufgaben zeigen (Griffiths *et al.* 1998; Bushara *et al.* 1999; Weeks *et al.* 1999), induziert rTMS eine fokale transiente Störung der neuronalen Prozesse in einem einzelnen Kortexareal, so daß die daraus resultierenden psychophysischen Daten reliablere Hinweise auf die spezifische Funktion des betreffenden Areals geben können. Dieser Vorteil gilt in gleicher Weise gegenüber psychophysischen Untersuchungen hirngeschädigter Patienten. Meist umfassen die Läsionen mehr als ein Areal, und zudem muß auch mit neuronalen Kompensationsprozessen seit deren Auftreten gerechnet werden (Bisiach *et al.* 1984; Pinek *et al.* 1989; Vallar *et al.* 1995; Zimmer *et al.* im Druck). Aus diesen Gründen wird es in künftigen Untersuchungen vor allem von Interesse sein, rTMS bei gesunden Versuchspersonen in Verbindung mit den verschiedenen hier entwickelten psychophysischen Paradigmen einzusetzen, um spezifische Einflüsse von rTMS auf die auditive Lateralisation bzw. Lokalisation bestimmten Hirnarealen zuordnen zu können. Dies könnte wiederum den Anstoß zu neurophysiologischen Experimenten geben, in denen die Antworteigenschaften einzelner Zellen in homologen Kortexarealen nichtmenschlicher Primaten analysiert werden, während die Tiere Verhaltensaufgaben ausführen, die aus den psychophysischen Ansätzen der vorliegenden Arbeit

entwickelt werden können. Letztlich wird sich eine weitere Annäherung an die Lösung der Frage nach den neurobiologischen Grundlagen der perzeptuellen Raumkonstanz nur durch eine konvergente multidisziplinäre Vorgehensweise ergeben. Während sich die bisherigen Untersuchungen zu diesem Problem im wesentlichen auf Phänomene der visuellen Raumwahrnehmung konzentrierten, kann — wie die vorliegende Arbeit zeigt — die psychoakustische Forschung in dieser Hinsicht wichtige Beiträge leisten.

## 9 Literaturverzeichnis

- Andersen RA, Snyder LH, Li C-S, Stricanne B (1993) Coordinate transformations in the representation of spatial information. *Curr Opin Neurobiol* **3**: 171-176
- Andersen RA, Snyder LH, Bradley DC, Xing J (1997) Multimodal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements. *Am Rev Neurosci* **20**: 303-330
- Bárány R (1906) Untersuchungen über den vom Vestibularapparat des Ohres reflektorisch ausgelösten rhythmischen Nystagmus und seine Begleiterscheinungen. *Monatsschr Ohrenheilkd* **40**: 193-297
- Bisiach E, Cornacchia L, Sterzi R, Vallar G (1984) Disorders of perceived auditory lateralization after lesions of the right hemisphere. *Brain* **107**: 37-52
- Blauert J (1974) *Räumliches Hören*. Stuttgart: Hirzel
- Bohlander RW (1984) Eye position and visual attention influence perceived auditory direction. *Percept Mot Skills* **59**: 483-510
- Brainard MS, Knudsen EI (1993) Experience-dependent plasticity in the inferior colliculus: a site for visual calibration of the neural representation of the barn owl. *J Neurosci* **13**: 4589-4608
- Brotchie PR, Andersen RA, Snyder LH, Goodman SJ (1995) Head position signals used by parietal neurons to encode locations of visual stimuli. *Nature* **375**: 232-235
- Bushara KO, Weeks RA, Ishii K, Catalan M-J, Tian B, Rauschecker JP, Hallett M (1999) Modality-specific frontal and parietal areas for auditory and visual spatial localization in humans. *Nature Neurosci* **2**: 759-766
- Canon LK (1970) Intermodality inconsistency of input and directed attention as determinants of the nature of adaptation. *J Exp Psychol* **84**: 141-147
- Chalupa LM, Rhoades RW (1977) Responses of visual, somatosensory and auditory neurons in the golden hamster's superior colliculus. *J Physiol (Lond)* **270**: 595-626
- DiZio P, Held R, Lackner JR, Shinn-Cunningham B, Durlach N (2001) Gravitoinertial force magnitude and direction influence head-centric auditory localization. *J Neurophysiol* **85**: 2455-2460
- Dräger UC, Hubel DH (1975) Physiology of visual cells in mouse superior colliculus and correlation with somatosensory and auditory input. *Nature* **253**: 203-204
- Goldstein K, Rosenthal-Veit O (1926) Über akustische Lokalisation und deren Beeinflussbarkeit durch andere Sinnesreize. *Psychol Forsch* **8**: 318-335
- Goodwin GM, McCloskey DI, Matthews PBC (1972) Proprioceptive illusions induced by muscle vibration: Contribution by muscle spindles to perception? *Science* **175**: 1382-1384
- Graybiel A (1952) The oculogravic illusion. *AMA Arch Ophthalmol* **48**: 605-615
- Graybiel A, Niven JJ (1951) The effect of a change in direction of resultant force on sound localization: the audiogravic illusion. *J Exp Psychol* **42**: 227-230
- Griffiths TD, Rees G, Rees A, Green GGR, Witton C, Rowe D, Büchel C, Turner R, Frackowiak RSJ (1998) Right parietal cortex is involved in the perception of sound movement in humans. *Nature Neurosci* **1**: 74-79
- Groh JM, Trause AS, Underhill AM, Clark KR, Inati S (2001) Eye position influences auditory responses in primate inferior colliculus. *Neuron* **29**: 509-518
- Hallett M (2000) Transcranial magnetic stimulation and the human brain. *Nature* **406**: 147-150
- Held R (1955) Shifts in binaural localization after prolonged exposures to atypical combinations of stimuli. *Am J Psychol* **68**: 526-548
- Hill AL (1972) Direction constancy. *Percept Psychophys* **11**: 175-178
- Jackson CV (1953) Visual factors in auditory localization. *Quart J Exp Psychol* **5**: 52-65
- Jay MF, Sparks DL (1984) Auditory receptive fields in primate superior colliculus shift with changes in eye position. *Nature* **309**: 345-347
- Jay MF, Sparks DL (1987) Sensorimotor integration in the primate superior colliculus. II. Coordinates of auditory signals. *J Neurophysiol* **57**: 35-55
- Karnath H-O, Sievering D, Fetter M (1994) The interactive contribution of neck muscle proprioception and vestibular stimulation to subjective "straight ahead" orientation in man. *Exp Brain Res* **101**: 140-146
- Klemm O (1910) Lokalisation von Sinneseindrücken bei disparaten Nebenreizen. *Psychol Stud* **5**: 73-162
- Koenig E, Westermann H, Jäger K, Sell G, Bechert K, Fetter M, Dichgans J (1996) A new multi-axis rotating chair for oculomotor and vestibular function testing in humans. *Neuro-ophthalmol* **16**: 157-162
- Mazzoni P, Bracewell RM, Barash S, Andersen RA (1996) Spatially tuned auditory responses in area LIP of macaques performing delayed memory saccades to acoustic targets. *J Neurophysiol* **75**: 1233-1241
- Meredith MA, Nemitz JW, Stein BE (1987) Determinants of multisensory integration in superior colliculus neurons. I. Temporal factors. *J Neurosci* **7**: 3215-3229

- Michotte A (1963) *The Perception of Causality*. London: Methuen
- Middlebrooks JC, Knudsen EI (1984) A neural code for auditory space in the cat's superior colliculus. *J Neurosci* **4**: 2621-2634
- Morgan CL (1978) Constancy of egocentric visual direction. *Percept Psychophys* **23**: 61-68
- Morrell F (1972) Visual system's view of acoustic space. *Nature* **238**: 44-46
- Münsterberg H, Pierce AH (1894) The localization of sound. *Psychol Rev* **1**: 461-476
- Perrett S, Noble W (1997) The contribution of head motion cues to localization of low-pass noise. *Percept Psychophys* **59**: 1018-1026
- Perrott DR, Costantino B, Cisneros J (1993) Auditory and visual localization performance in a sequential discrimination task. *J Acoust Soc Am* **93**: 2134-2138
- Pierce AH (1901) *Studies in Auditory and Visual Space Perception*. New York: Longmans
- Pinek B, Duhamel J-R, Cavé C, Brouchon M (1989) Audio-spatial deficits in humans: differential effects associated with left versus right hemisphere parietal damage. *Cortex* **25**: 175-186
- Pöppel E (1973) Comment on „Visual systems view of acoustic space“. *Nature* **243**: 231
- Radeau M (1994) Auditory-visual interaction and modularity. *Curr Psychol Cogn* **13**: 3-51
- Radeau M, Bertelson P (1978) Cognitive factors and adaptation to auditory-visual discordance. *Percept Psychophys* **23**: 341-343
- Radeau M, Bertelson P (1987) Auditory-visual interaction and the timing of inputs: Thomas (1941) revisited. *Psychol Res* **49**: 17-22
- Recanzone GH (1998) Rapidly induced auditory plasticity: the ventriloquism aftereffect. *Proc Natl Acad Sci USA* **95**: 869-875
- Ryan TA, Schehr F (1941) The influence of eye movement and position on auditory localization. *Am J Psychol* **54**: 243-252
- Semple MN, Aitkin LM, Calford MB, Pettigrew JD, Phillips DP (1983) Spatial receptive fields in the cat inferior colliculus. *Hear Res* **10**: 203-215
- Snyder LH, Grieve KL, Brotchie P, Andersen RA (1998) Separate body- and world-referenced representations of visual space in parietal cortex. *Nature* **394**: 887-891
- Stein BE, Arigbede MO (1972) Unimodal and multimodal response properties of neurons in the cat's superior colliculus. *Exp Neurol* **36**: 179-196
- Stein BE, Meredith MA (1993) *The Merging of the Senses*. Cambridge, MA: MIT Press
- Stein BE, Magalhaes-Castro B, Kruger L (1975) Superior colliculus: visuotopic-somatotopic overlap. *Science* **189**: 224-226
- Stricanne B, Andersen RA, Mazzoni P (1996) Eye-centered, head-centered, and intermediate coding of remembered sound locations in area LIP. *J Neurophysiol* **76**: 2071-2077
- Taylor JL, McCloskey DI (1991) Illusions of head and visual target displacement induced by vibration of neck muscles. *Brain* **114**: 755-759
- Thier P, Karnath H-O (1997) *Parietal Lobe Contributions to Orientation in 3D Space*. Heidelberg: Springer
- Thomas GJ (1941) Experimental study of the influence of vision on sound localization. *J Exp Psychol* **28**: 163-177
- Thurlow WR, Runge PS (1967) Effect of induced head movements on localization of direction of sounds. *J Acoust Soc Am* **42**: 480-488
- Vallar G, Guariglia C, Nico D, Bisiach E (1995) Spatial hemineglect in back space. *Brain* **118**: 467-472
- Wallach H (1940) The role of head movements and vestibular and visual cues in sound localization. *J Exp Psychol* **27**: 339-368
- Walsh V, Cowey A (2000) Transcranial magnetic stimulation and cognitive neuroscience. *Nature Rev Neurosci* **1**: 73-79
- Warren DH, Welch RB, McCarthy TJ (1981) The role of visual-auditory „compellingness“ in the ventriloquism effect: implications for transitivity among the spatial senses. *Percept Psychophys* **30**: 557-564
- Weeks RA, Aziz-Sultan A, Bushara KO, Tian B, Wessinger CM, Dang N, Rauschecker JP, Hallett M (1999) A PET study of human auditory spatial processing. *Neurosci Lett* **262**: 155-158
- Weeks R, Horwitz B, Aziz-Sultan A, Tian B, Wessinger CM, Cohen LG, Hallett M, Rauschecker JP (2000) A positron emission tomographic study of auditory localization in the congenitally blind. *J Neurosci* **20**: 2664-2672
- Weerts TC, Thurlow WR (1971) The effects of eye position and expectation on sound localization. *Percept Psychophys* **9**: 35-39
- Wickelgren BG (1971) Superior colliculus: some receptive field properties of bimodally responsive cells. *Science* **173**: 69-71
- Wiley RH, Richards DG (1978) Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behav Ecol Sociobiol* **3**: 69-94
- Zimmer U, Lewald J, Karnath H-O (im Druck) Disturbed sound lateralization in patients with spatial neglect. *J Cog Neurosci*