

Det nevrologiske grunnlaget for auditoriske illusjoner: Oktavillusjonen og fMRI

Maya Anneli Tomstad



Hovedoppgave
Psykologisk Institutt
Samfunnsvitenskapelige Fakultet

UNIVERSITETET I OSLO

Høst 2011

© Maya Anneli Tomstad

2011

Det nevrologiske grunnlaget for auditive illusjoner: oktavillusjonen og fMRI

Maya Anneli Tomstad

<http://www.duo.uio.no/>

Trykk: CopyCat

Sammendrag

Forfatter: Maya Anneli Tomstad

Tittel: Det nevrologiske grunnlaget for auditoriske illusjoner: Oktavillusjonen og fMRI

Veileder: Tor Endestad

Oktavillusjonen er en auditorisk illusjon som består av en samtidig og vekselvis presentering av frekvensene 400 og 800 Hz i begge ørene. Få personer klarer å rapportere denne presentasjonen korrekt, og til tross for at begge ørene mottar begge tonene, rapporteres ofte en opplevelse av 400 Hz i venstre øret alternerende med 800 Hz i høyre (Deutsch, 1974). I henhold til Deutsch (1975; Deutsch & Roll, 1976) er denne illusjonen forstått som et resultat av en perseptuell konflikt som løses ved perseptuell dominanse og selektiv undertrykkelse av deler av stimulusbildet.

Siden oppdagelsen av oktavillusjonen i 1974 har dette fenomenet blitt gjenstand for flere perseptuelle studier, men det nevrokognitive fundamentet for denne illusjonen har i liten grad blitt kartlagt. Vi vil her bruke fMRI for å undersøke oktavillusjonens nevrologiske korrelater. Ved å sammenligne aktiviteten under oktavillusjonen med en etterligning av den opplevde illusjonen og en etterligning av de faktiske stimuli fant vi en illusjonsspesifikk aktivitet i basalgangliene, cerebellum og prefrontale korteks. Vi viser til tidligere forskning på disse områdene, og argumenterer for at denne aktiviteten kan reflektere prosesser involvert i temporal persepsjon og oppmerksomhet. Videre kan man spekulere i om denne aktiviteten reflekterer en større perseptuell konflikt ved oktavillusjonen sammenlignet med en presentasjon av tilsvarende alternerende frekvenser, og om denne perseptuelle konflikten er medvirkende i genereringen av den opplevde oktavillusjonen.

Forord

Jeg vil rette en stor takk til Tor Endestad for konstruktiv veiledning og faglig inspirasjon, og for at han gjorde dette prosjektet mulig.

I tillegg vil jeg takke Knut-Kristian Kolskår og Dag Alnæs for uvurderlig hjelp med analysering av data, Tommy Sinnes og Knut Haavard Kløvfjell for hjelp med scanneren, og Torgeir Moberget for gode innspill. Og sist, men ikke minst, vil jeg takke deltakerne for deres tid og tålmodighet.

Oslo, oktober 2011

Maya Tomstad

Innholdsfortegnelse

1. Teoretisk bakgrunn	
1.1 Det nevralt grunnlaget for bevisste sanseopplevelser.....	1
1.2 Oktavillusjonen.....	1
1.3 Nevrokognitiv forståelse av oktavillusjonen.....	4
1.4 Auditorisk korteks.....	7
1.5 Nevrokognitiv forståelse av perseptuell konkurranse.....	8
1.6 Formålet med studien.....	9
2. Metode.....	11
2.1 Deltakere.....	11
2.2 Stimuli og stimulipresentasjon.....	11
2.3 Design.....	11
2.4 fMRI.....	13
2.4.1 Silent sparse sampling.....	13
2.4.2 fMRI-paradigme.....	15
2.4.3 Preprosessering.....	17
2.4.4 Roi-analyse.....	17
2.4.5 Statistisk analyse.....	20
3. Resultater.....	21
4. Diskusjon.....	24
4.1 Oppsummering av funn.....	24
4.2 Oppmerksomhet og perseptuell konflikt.....	25
4.2.1 Basalgangliene.....	25
4.2.2 Cerebellum.....	26
4.2.3 Frontal korteks.....	26
4.3 Temporale forventninger og persepsjon.....	28
4.4 Begrensninger og utfordringer.....	30
4.5 Forslag til forbedringer.....	32
5. Oppsummering.....	35
Litteraturliste.....	35
Vedlegg	45

1 Teoretisk bakgrunn

1.1 Det nevralt grunnlaget for bevisste sanseopplevelser

En av de lovende tilnærmingene til studiet av det nevralt grunnlaget for sanseopplevelse er basert på stimuli som er tvetydige og/eller som gir ulike perseptuelle opplevelser (Brancucci & Tommasi, 2011). Slike fenomener er mye studert i det visuelle domenet (Rees, Kreiman, & Koch, 2002), og et vanlig paradigme er det såkalte *binocular rivalry*. Når to ulike bilder presenteres separat til hvert øye vil de konkurrere om perseptuell dominanse, og kan dermed gi opphav til ulike persepter (Blake & Logothetis, 2002). I kontrast til det visuelle domenet er auditorisk prosessering i mye mindre grad blitt utforsket. Dette til tross for at man ser et liknende fenomen ved dikotisk lytting der man presenterer to lyder, ett i høyre øre og ett i venstre (Hugdahl, 2011). Dette kan resultere i en konkurranse mellom stimuli hvor det ene i mer eller mindre grad vil undertrykke det andre.

Dikotisk lytting har i hovedsak brukt ordstavelser som stimuli, ofte med fokus på lateralisering av språkfunksjoner eller oppmerksomhet (Westerhausen & Hugdahl, 2008). Men dikotisk lytting kan også brukes i studier av mer basale perseptuelle prosesser hvor man ønsker å undersøke det nevralt grunnlaget for sanseopplevelser. Ved samtidig presentasjon av ulike lyder til begge ørene vil man skape en perseptuell konkurranse, noe som kan resultere i en annen perseptuell opplevelse enn hva den faktiske stimulien skulle tilsi. På den måten kan man skille den perseptuelle opplevelsen fra de fysiske stimuli og muliggjøre studie av det nevralt grunnlaget for selve sanseopplevelsen.

1.2 Oktavillusjonen

I 1974 oppdaget Diana Deutsch at når to lyder på en oktavs forskjell (henholdsvis 400 Hz og 800 Hz) presenteres separat, men vekselvis i hvert øre, vil folk oppleve et illusorisk persept (Deutsch, 1974). Hva folk oppfatter varierer, men bare 2 % klarer å beskrive stimulusbildet korrekt (Deutsch, 1974). I henhold til Deutsch (2009) er den mest vanlige beskrivelsen en veksling mellom en lav lyd (400Hz) i venstre øre og en høy lyd (800Hz) i høyre (se figur 1). Hvis øretelefonene så plasseres i motsatt posisjon, vil lydbildet fremdeles oppfattes som

ovenfor, hvor lav lyd oppfattes i venstre øret og høy lyd i høyre. At deltakerne opplever den lave tonen i venstre øret er paradoksalt, siden venstre øret på dette tidspunktet mottar den høye tonen. Det er også funnet en sammenheng med høyre- og venstrehendthet, hvor høyrehendte oftere opplever dette perseptet, mens det hos venstrehendte er mer varierende hva som rapporteres (Deutsch, 1983). Det er siden oppdagelsen i 1974 gjort mange studier på denne såkalte oktavillusjonen og den viser seg som en robust effekt (Deutsch, 2009). Man har oppnådd en oktavillusjon selv om man har endret amplitudedeforskjellen mellom frekvensene (Deutsch, 1978), lengden på lydene (Brancucci Padulo, & Tommasi, 2009) og rekkefølgen på sekvensene (Deutsch & Roll, 1976). I tillegg viser det seg at det ikke er avgjørende for illusjonen at det er en oktavs forskjell i tonene, siden illusjonen har blitt reproduisert med en mindre toneforskjell enn en oktav (Brancucci et al., 2009).

STIMULI

Venstre øre	800	400	800	400	800	400
Høyre øre	400	800	400	800	400	800

PERSEPSJON

Venstre øre	400		400		400	
Høyre øre		800		800		800

Figur 1. Sammenligning av de faktiske tonene og de opplevde tonene ved oktavillusjonen. Tonene er representert i frekvens (Hz).

Det er fremsatt flere ulike hypoteser om hva som er årsaken til oktavillusjonen. Deutsch (1975; Deutsch & Roll, 1976), i en forlengelse av teorien til Jeffress om binaural lydlokalisering (1948, 1971), legger til grunn at persepsjon innebærer to grunnleggende mekanismer; informasjon om *hva* vi hører (frekvens) og informasjon om *hvor* lyden kommer fra (lokalisering). Med dette som premiss hevder Deutsch at oktavillusjonen kan forklares ut ifra to ulike dominansmekanismer: i) øredominanse; at man kun oppfatter de tonene som mottas av det dominante øret (i dette tilfellet høyre øret da deltakerne er), mens tonene som

blir presentert for det ikke-dominante øret vil dermed bli undertrykt; og ii) frekvensdominanse; at man oppfatter lydets lokalisering i det øret som mottar høyest tone (se Deutsch, 1988). Med andre ord vil tonene som blir presentert for det venstre øret under oktavillusjonen ikke oppfattes bevisst, fordi de blir undertrykt av lydene som sendes til det dominante høyre øre. Derimot vil den lave tonen i høyre øret bli oppfattet som å komme fra venstre, fordi venstre da mottar en høyere frekvens. Dette forklarer også hvorfor et bytte av plassering av hodetelefoner ikke påvirker opplevelsen av illusjonen (Deutsch, 2009), og sammenhengen med venstre- og høyrehendthet. Illusjonen innebærer med andre ord en perseptuell konkurranse hvor øredominansen har betydning for persepsjonen av *hva*, mens frekvensdominansen påvirker persepsjonen av *hvor*.

Deutsch sin forklaringsmodell har imidlertid blitt kritisert av Chambers, Mattingley og Moss (for et innblikk i debatten se Chambers, Moss, & Mattingley, 2002; Chambers & Mattingley, 2004a; Chambers, Mattingley, & Moss, 2004b; Chambers, Mattingley, & Moss, 2005; Deutsch, 2004a; Deutsch, 2004b). De peker på to tilfeller hvor teorien til Deutsch er i konflikt med persepsjonsforskningen (Chambers et al., 2005). For det første indikerer forskning at opplevelsen ved presentasjon av ulike toner vil ligge nærmere fundamentalen til tonene, fremfor de enkelte frekvensene i hvert øre. For det andre er det påvist at når opplevelsen av frekvens er påvirket av øredominanse, vil frekvensen man opplever nærme seg frekvensen i det dominante øret, men ikke tilsvare den. Deutsch (1980, 1988) forsvarer sin teori om at en sekvensiell presentering av frekvensene fasciliterer en undertrykkelse av stimuli til venstre øret. Chambers et al. (2002) har derimot en alternativ forståelse av oktavillusjonen. Der Deutsch hevder at illusjonen oppstår fordi lydene som presenteres i det ikke-dominerende øret blir undertrykt, mener Chambers et al. (2002) at lydene i det venstre og høyre øret isteden blir fusjonert. De refererer til *harmonisk fusjon*, et fenomen som for eksempel inntreffer når man presenterer ulike toner til ørene samtidig og i stedet opplever en fusjonert enkelttone som er nær opp til fundamentalen til tonene. Denne fusjoneringen baserer seg på de harmoniske fellestrekkene som de to tonene deler (Brännström & Nilsson, 2002). Men hvis det er en fusjon istedenfor en undertrykkelse, hvorfor oppfatter man da to vekselvis ulike toner og ikke bare én tone? Chambers et al. (2002) hevder det kan forklares ut ifra et fenomen som kalles *binaural diplacisus*; på grunn av ulikhet i ørenes koding av frekvenser vil man høre samme tone forskjellig i høyre og venstre øre. Oppsummert hevder forfatterne at tonene fusjoneres til én tone, men på grunn av binaural diplacisus vil man høre vekselvis to ulike toner som tilsvare oktavillusjonen.

Chambers et al. (2002) sin teori har blitt møtt med kritikk blant flere forskere de senere årene. Fusjonsmodellen forutsier at en harmonisk fusjon, og dermed en tilsvarende opplevelse av en illusjon, vil være tilstede selv med en liten frekvensforskjell mellom tonene. Brancucci et al. (2009) undersøkte i hvilken grad ulike frekvensratio mellom tonene skaper en illusjon som er sammenlignbar med oktavillusjonen. Resultatene viste at opplevelsen av oktavillusjonen ble redusert når man reduserte frekvensavstanden mellom tonene, eksempelvis var det få deltakere som opplevde en oktavillusjon ved presentasjon av 400 og 480 Hz. I tillegg er det reist kritikk mot at binaural diplacusis har en betydning for oktavillusjonen. Siden binaural diplacusis baserer seg på tonenes *harmoniske fellestrekk*, vil dermed den opplevde illusjonen forutsette harmoniske kvaliteter ved tonene. Brännström og Nilsson (2011) brukte ikke-harmoniske stimuli til å skape en oktavillusjon. Ved å presentere støy i ulike båndbredder skapte de en opplevelse av ulike frekvenser og toner. Siden denne narrowband-støyen ikke inneholder noen harmoniske kvaliteter, vil den med liten sannsynlig være i stand til å utløse binaural diplacusis. Majoriteten av deltakerne (65-66 %) oppfattet likevel en reliabel oktavillusjon, og dette er et liknende prosentantall som i Deutsch (1974) sin opprinnelige studie. Siden denne narrowband støyen ikke inneholder noen harmoniske kvaliteter, vil opplevelse av oktavillusjon ikke kunne forklares med en binaural diplacusis (som forutsetter en harmonisk kvalitet ved tonene), men i stedet med spektrale forskjeller som i Deutsch' modell (Brännström & Nilsson, 2011).

1.3 Nevrokognitiv forståelse av oktavillusjonen

Nevrokognitive bildeteknikker kan bidra til en bedre forståelse av oktavillusjonen. En av de få studiene på det nevrologiske grunnlaget for illusjonen er av Ross, Tervaniemi og Näätänen (1996), som brukte electroencephalographic (EEG) for å undersøke hvor i det auditoriske systemet illusjonen oppstår, og hvorvidt auditorisk stimuli registreres i form av fysiske eller perseptuelle kvaliteter. I et oddball paradigme presenterte de oktavillusjonen, innimellom avbrutt av avviksstimuli som enten var illusjons-kongruent (antatt å ikke være diskriminerbare fra den opplevde illusjonen) eller illusjons-inkongruent (tydelig diskriminerbare fra opplevd illusjon) (figur 2). Deretter undersøkte de om avvikene genererte en mismatch negativity (MMN) i auditorisk korteks. MMN er en event-related potential (ERP) som oppstår ved en endring i stimulus, foreksempel endring i tone, volum eller varighet, og denne effekten er uavhengig av oppmerksomhet (Näätänen, Paavilainen, Rinne,

& Alho, 2007). Hypotesen var at hvis avviket som etterligner illusjonsperseptet ikke gir en mismatch negativity (MMN), da burde illusjonen være generert ved primære auditorisk korteks basert på de fysiske (spektrale) kvalitetene. Hvis avviket som etterligner illusjonen gir en MMN i den primære auditoriske korteks, vil det bety at illusjonen er generert på et høyere kortikalsk nivå og dermed kodes i form av de perseptuelle kvalitetene. Resultatet viste en MMN både ved illusjons-kongruent avvik og illusjons-inkongruent avvik, og at MMN til begge avvikene hadde samme amplitude. Det faktum at de illusjonskongruente avvikene utløste en MMN tolker Ross et al. (1996) som at det ikke er skapt noen illusjonsopplevelse på dette perseptuelle nivået. De konkluderer med at illusjonen dermed må oppstå på et kortikalsk høyere nivå enn ved auditorisk korteks, og at den dermed ikke skyldes konkurrerende input i ørene, men heller konkurrerende ressurser i det auditoriske span.

1. Illusjonsstimuli

Høyre	H	L	H	L
Venstre	L	H	L	H

2. Illusjonen

Høyre	H		H	
Venstre		L		L

3. Illusjonskongruent avvik

Høyre	H	L	H		H	L
Venstre	L	H		L	L	H

4. Illusjonsinkongruent avvik

Høyre	H	L		L	H	L
Venstre	L	H	H		L	H

Figur 2. Illusjonskongruente og -inkongruente avvik i ERP-studien av Ross et al. (1996).

Et av problemene med persepsjonsstudier på illusjoner er at en illusjon er en subjektiv opplevelse og kan være vanskelig å operasjonalisere. Dermed kan man ikke med sikkerhet vite hvilken perseptuell opplevelse de enkelte deltakerne har, i dette tilfellet hvilke frekvenser eller lokaliseringer de opplever (Chambers et al., 2002; Sonnadara & Trainor, 2005). Et

avviksstimulus som er ment å være illusjonskongruent kan dermed likevel vise seg å være inkongruent fordi det ikke på en tilfredsstillende måte imiterer perseptet man opplever under illusjonen. Dette er en berettiget kritikk, spesielt i et ERP-studie hvor subtile perseptuelle avvik kan være nok til å utløse en MMN. På den måten blir det vanskelig å tolke resultatene til Ross et al. (1996), fordi man ikke kan vite om et avviksstimulus oppleves som inkongruent eller kongruent til illusjonen.

En annen nevrokognitiv metode som er brukt for å studere oktavillusjonen er magnetoencephalography (MEG). Lamminmäki og Hari (2000) presenterte 400/400, 800/800, 800/400, 400/800, samt oktavillusjonen. Ett av signalene de målte var N100m, som har et signifikant sterkere utslag i den hemisfæren som mottar den høye frekvensen sammenlignet med den lave frekvensen. Resultatene tyder på at lateraliseringen av N100m samvarierer med lateraliseringen av de opplevde lydene i oktavillusjonen og ikke med de faktiske lydene. Dette tolkes som en støtte til Deutsch' teori om at stimuli til det ene øret blir undertrykt, hvorpå Lamminmäki og Hari (2000) hevder at lokalisering av lyd er relatert til, og kanskje basert på, forskjeller i hemisfærisk dominanse. Mandel, Lamminmäki, Parkkonen, og Hari (2010) gjorde senere en ny MEG-studie der de presenterte oktavillusjonen og oppdaget at den kortikale responsen til 800 Hz i venstre øre (som man under oktavillusjonen ikke oppfatter) var 10 % mindre enn når man presenterte 800 Hz til begge ørene, mens responsen til 400 Hz i høyre øre (som er den lyden man oppfatter) ikke var redusert. Dette til tross for at man forventer en større aktivering når man presenterer to ulike lyder samtidig sammenlignet med to like lyder (Lamminmäki & Hari, 2002). Resultatene er i overensstemmelse med den subjektive opplevelsen av illusjonen, og det er også i tråd med Deutsch (1975) sin forklaringsmodell som sier at årsaken til at man ikke oppfatter 800Hz i venstre øret, skyldes at denne lyden blir undertrykt i konkurransen med lyden i det dominante høyre øret.

Oppsummert er oktavillusjonen et robust og reproduserbart fenomen, som antas å være et resultat av konkurrerende prosesser, enten på stimulusnivå eller på et høyere prosessuelt nivå. Flere teoretiske forståelser er blitt fremlagt, blant dem er Deutsch sin teori om perseptuell dominanse blant de ledende. Nevrokognitive studier kan gi verdifull kunnskap om det nevralt grunnlaget for oktavillusjonen, og dermed gi en bedre forståelse for årsaksmekanismene. Det er gjort både ERP og MEG-studier på oktavillusjonen, men disse metodene mangler god nok spatiell oppløsning til at man kan lokalisere eventuelt hvor i auditorisk korteks oktavillusjonen oppstår (Brancucci & Tommasi, 2011).

1.4 Auditorisk korteks

Auditorisk prosessering kan inndeles i flere ulike stadier (Hugdahl, 2005; Price et al., 1992). Auditorisk stimuli aktiverer frekvensensitive nevroner i cochlea i det indre øret. Den ventrale akustiske stria sender deretter signalet videre til superior olivary kompleks i hjernestammen. Herfra krysser signalet kontralateralt på sin vei til inferior colliculus. Der sendes det videre til thalamus, før det til slutt ender opp i den primære auditoriske korteks. Auditorisk informasjon som sendes til kontralateral hemisfære dominerer over informasjon som sendes ipsilateralt, og kan til og med blokkere den ipsilaterale nervebanen hvis informasjonen er overlappende (Hugdahl, 2005).

Den auditoriske korteks ligger i den posteriore delen av superior temporal gyrus og involverer et område kalt Heschl's gyrus (Purves et al., 2004). Korteksen er inndelt i flere subområder, der den mest relevante er forskjellen mellom den primære auditoriske korteks (A1, eller kjerneområdet) og den sekundære (også kalt belteområdet) (Purves et al. 2004). Det er avdekket en tonotopisk organisering av den primære auditoriske korteks hos flere ulike dyrearter, hos blant annet rhesus apekatter (se foreksempel Petkov, Kayser, Augath, & Logothetis, 2006), rotter (Sally & Kelly, 1988), flaggermus (Vater et al., 2010) og katter (Heil, Rajan, & Irvine, 1994; Reale & Imig, 1980). Tonotopisk organisering innebærer at ulike deler av auditorisk korteks er sensitive for forskjellige frekvenser. Denne inndelingen speiler hvordan reseptorene er distribuert i cochlea, en distribusjon som er detaljert overført til den primære auditoriske korteks via thalamus og mer diffust overført til den sekundære auditoriske korteks (Purves et al, 2004).

På grunn av flere utfordringer er auditorisk korteks hos mennesket mindre kartlagt sammenlignet med visuell korteks. For det første er den primære auditorisk korteks et relativt lite område, som dekker mellom 1-4 cm³ i hver hemisfære (Hall et al., 1999), og avstanden mellom ulike frekvensensitive regioner kan være så liten som 2 mm (Engelien et al., 2002). For det andre er dens plassering i henhold til Heschl's gyrus både asymmetrisk og individuelt varierende (Hall et al., 1999), noe som vanskeliggjør lokalisering av auditorisk korteks. For det tredje ligger auditorisk korteks relativt nært bihulene, hvor man kan få signalstøy på fMRI-bilder på grunn av overgang mellom ben og luft (Hall et al., 1999).

Dette til tross har fMRI vist seg å være en nyttig metode for tonotopisk kartlegging, og det er idag påvist gjennom fMRI at en slik tonotopisk organisering er et gjeldende prinsipp for den menneskelige auditoriske korteks (Wessinger et al., 2001; Binder et al., 1994;

Humphries, Liebenthal, & Binder 2010). Til nå er det avdekket flere områder i menneskets auditoriske korteks som fremviser en tonotopisk organisering, alt fra to områder (Humphries et al, 2010) opp til åtte (Talavage, Ledden, Benson, Rosen, & Melcher, 2000). Men det fremgår ikke av slike studier i hvilken grad disse områdene er separate tonotopiske kart, eller om det er ulike deler av samme tonotopiske kart. Ved å presentere en gradvis økende tone i frekvens fra 125 Hz til 8000 Hz, og ble det avdekket seks separate frekvensensitive områder (Talavage et al., 2004). Striem-Amit, Hertz og Amedi (2011) brukte en gradert stimulus (250 Hz til 4000 Hz) og fant samme antall tonotopiske kart. I tillegg påviste de en tonotopiske organiseringen i større utstrekning enn tidligere antatt, som strekker seg utover primær og sekundær auditorisk korteks og inn i de høyerestående områdene i temporallappene. Striem-Amit et al. (2011) konkluderer med at auditorisk korteks, i likhet med retinotopien til visuell korteks, er tonotopisk organisert i sin natur.

1.5 Nevrokognitiv forståelse av perseptuell konkurranse

Forskning på det auditoriske systemet viser at stimuli fra cochlea sendes både til den ipsilaterale og kontralaterale auditoriske korteks (Hugdahl, 2005). Dette impliserer at stimuli som presenteres til ett øre kan bli prosessert i begge auditoriske korteks. Dette kan medføre en perseptuell konflikt hvor to stimuli konkurrerer om å bli prosessert, og kan føre til at prosesseringen av den ene stimulus undertrykker prosesseringen av den andre (Brancucci & Tommasi, 2011). Det er ulike forståelser av hvilke mekanismer som er involvert i denne undertrykkelsen. Den strukturelle teorien (Kiruma, 1967 i Brancucci & Tommasi, 2011) hevder at denne perseptuelle konkurransen oppstår på et rent sensorisk nivå i auditorisk korteks, ved at den kontralaterale prosesseringen dominerer over den ipsilaterale. Dette får støtte fra blant annet en MEG-studie som viser en redusert M100-respons i den ipsilaterale auditoriske korteks (Brancucci et al., 2004). Men det er også studier som tyder på at kognitive prosesser som oppmerksomhet kan ha en innvirkning. Kinsbourne (1970) argumenterer for at selektiv oppmerksomhet er en av mekanismene for å velge ut relevant informasjon ved perseptuell konkurranse. Denne teorien får støtte fra nevrokognitive studier på dikotisk lytting som viser at oppmerksomhet til stimuli i ett av ørene sammenlignet med oppmerksomhet mot begge ører under dikotisk lytting, ga redusert aktivering i temporallappene og økt aktivering i høyre posterior og superior parietallapp (Hugdahl et al., 2000). Derimot viser en studie av Chambers et al. (2005) ingen effekt av selektiv oppmerksomhet ved oktavillusjonen. De fikk

deltakerene til å rette oppmerksomheten vekk fra oktavillusjonen ved å samtidig presentere støydistraktorer som deltakerene skulle fokusere på. Men spørsmål om denne samtidige presentasjonen av støy-betingelsen kan påvirke opplevelsen av oktavillusjonen er høyst relevant. Chambers et al. (2005) separerte oktavillusjonen og støybetingelsen spatielt ved å presentere støyen fra en synlig høyttaler i et ekkofritt rom, men i hvilken grad dette hindret en degenerering av oktavillusjonen er usikkert.

1.6 Formålet med studien

Studiet av det nevralt grunnlaget for sanseopplevelser har i stor grad fokusert på visuell persepsjon, ofte med bruk av binocular presentasjon av stimuli med påfølgende perseptuell konkurranse. Noe tilsvarende er mulig å oppnå i det auditoriske domenet ved dikotisk lytting. Oktavillusjonen, oppdaget av Deutsch (1974), er et eksempel på en slik perseptuell konkurranse ved dikotisk lytting. Ved å presentere vekselvis to ulike lyder (400 Hz og 800 Hz) til ørene samtidig vil nesten samtlige av deltakerne oppleve et annet lydbilde enn hva stimulien tilsier, hvor over halvparten hører den såkalte oktavillusjonen; vekselvis lav tone i venstre øre og høy tone i høyre (Deutsch, 1981). Oktavillusjonen er påvist å være et robust fenomen som er blitt reproduisert gjentatte ganger (Deutsch, 2009), både med ulik amplitude (Deutsch, 1978), ulik lengde på frekvensene (Brancucci et al., 2009), ulik rekkefølge på sekvensene (Deutsch & Roll, 1976), og med andre frekvensforskjeller enn en oktav (Brancucci et al., 2009).

Det nevrokognitive grunnlaget for oktavillusjonen er tidligere studert med EEG (Ross et al., 1996) og MEG (Lamminmäki & Hari, 2000; Mandel, Lamminmäki, Parkkonen, & Hari, 2010), men disse metodene har ikke den spatielle oppløsningen som kreves for å lokalisere hvor i den tonotopisk organiserte auditoriske korteks man vil forvente å finne aktivitet som er spesifikk for illusjonen (Brancucci & Tommasi, 2011). Vi vil derfor bruke fMRI, som med sin spatielle oppløsning er en lovende og mye brukt metode for perseptuelle studier. fMRI som metode ved auditoriske studier har likevel en del metodiske utfordringer, da spesielt påvirkning fra skannerstøyen (Bandettini, Jesmanowicz, Kyles, Birn, & Hyde, 1998; Moelker & Pattunama, 2003; Scarff, Dort, Eggermont, & Goodyear, 2004; Shah, Jäncke, Grosse-Ruyken, & Müller-Gärtner, 1999). For å optimalisere signal-to-noise ratioen vil vi bruke sparse sampling-metoden (Hall et al., 1999; Engelien et al., 2002; Yang, Engelien, Engelien, Xu, Stern, & Silbersweig, 2000), der skannerstøyens påvirkning blir

minimalisert ved å samle volumopptaket i ett kluster istedenfor kontinuerlig opptak, samt bruk av lang TR.

Illusjoner kan gi verdifull kunnskap om perseptuelle prosesser fordi de innebærer en separasjon mellom presentert stimuli og perseptuell opplevelse. Men bruk av illusjoner i perseptuelle studier har sine utfordringer, nettopp fordi en illusjon er en subjektiv opplevelse som vanskelig kan kontrolleres for. I denne studien vil oktavillusjonen og kontrollbetingelser bli presentert, mens aktiviteten i den primære auditoriske korteks kartlegges med fMRI. Tre ulike kontrollbetingelser vil bli brukt, hvor den ene er stillhet. Den andre involverer en illusjonsetterligning (IE) som i faktisk frekvens og stimulus er forskjellig fra illusjonen, men som er en etterligning av illusjonens opplevde lydbilde. Den tredje kontrollbetingelsen er stimulusetterligning (SE), som består av SEiserte lyder som i faktisk frekvens og stimulus ligner på stimuluspresentasjonen ved oktavillusjonen, men som i persepsjon skiller seg fra den opplevde oktavillusjonen. Ved å kontrastere disse to kontrollbetingelsene til oktavillusjonen håper vi å finne aktivitet i de frekvensensitive områdene som er spesifikk for de tre ulike betingelsene. Vi vil med andre ord undersøke i hvilken grad lateraliseringen av aktiviteten under oktavillusjonen i de frekvensspesifikke områdene til 400 Hz og 800 Hz samvarierer med det opplevde perseptet eller med de faktiske lydene. Vil for eksempel opplevelsen av 400 Hz i venstre øret under illusjonen gjenspeiles i aktiveringen i området for denne frekvensen sammenlignet med en faktisk presentasjon av 400 Hz til venstre øre? Hvis aktiveringen under oktavillusjonen samvarierer med aktiveringen til IE kan det bety at illusjonsaktiveringen gjenspeiler den opplevde illusjonen til forskjell fra de presenterte stimuli. Isåfall gir dette en mulighet til å hevde at grunnlaget for illusjonsopplevelsen oppstår i auditorisk korteks, og at den perseptuelle konflikten skjer på et sensorisk nivå i henhold til den strukturelle teorien. Hvis aktiveringen under oktavillusjonene derimot samvarierer bedre med de SE (som er mer lik de faktiske stimuli til illusjonen), vil illusjonsaktiveringen tolkes som å reflektere aktiveringen til den faktiske stimuleringen, og man kan dermed anta at opplevelsen av illusjonen oppstår ved en senere prosessering. I så fall kan det tyde på at det er høyere kognitive prosesser involvert i den perseptuelle konkurransen.

2 Metode

2.1 Deltakere

Åtte deltakere i alderen 22-38 (5 kvinner) deltok i studien. To av deltakerne ble ekskludert for videre analyse på grunn av bevegelse eller teknisk og/eller menneskelig svikt under skanningen, samt en deltaker er ekskludert på bakgrunn av usikker aktivering av auditorisk korteks, slik at vi står igjen med fem deltakere i analysene. Alle deltakerne er høyrehendte og har ingen nær familie som er venstrehandte. Samtlige har blitt testet i lydillusjonen før de ble skannet og rapporterte om en robust opplevelse av oktavillusjonen. Deltakerne har fått utdelt generelt informasjonsskriv om MR-undersøkelse, sjekklister for sikkerhet før MR-undersøkelse samt underskrevet informert samtykkeerklæring.

2.2 Stimuli og stimulipresentasjon

Samtlige toner i eksperimentet har på 250 ms med en sampling rate på 44,100 Hz. Lengden på stimuli er tilsvarende med originalstudien til Deutsch (1974). Hver eksperimentbetingelse er sammensatt av åtte toner, med en total varighet på ca 2 sekunder. Lokaliseren består av frekvensene 400, 800 og 1600 Hz og hver frekvens har en varighet på 2 sekunder. Tonene er generert i NCH Tone Generator og sekvensene er satt sammen i Wavepad Sound Editor, samtlige i wave-format. Lyder presentert gjennom E-Prime software (Psychological Software Tools, Inc., Pittsburgh, Pennsylvania), og MR-kompatible hodetelefoner. Deltakerne fikk beskjed om å passivt lytte til lydene og ligge så stille som mulig i skanneren.

2.3 Design

Studien har et blokkdesign og består av en eksperimentdel hvor de ulike betingelsene blir presentert, og en lokalisering av auditorisk korteks og de frekvensensitive områdene. Lokaliseringen er i form av en tonotopisk kartlegging med presentasjon av frekvensene 400 Hz, 800 Hz, 1600 Hz samt stillhet. Eksperimentdelen består av 4 betingelser (se figur 3); illusjonen (vekslende 400 Hz og 800 Hz i annethvert øre), illusjonsetterligning (vekselvis 400 Hz i venstre øre, 800 Hz i høyre øret), stimulusetterligning, samt stillhet. Illusjonsetterligningen tilsvarer et antatt likt lydbilde som illusjonen, i den grad betingelsen

faktisk etterligner den opplevde oktavillusjonen. Selve stimuluspresentasjonen ved illusjonsetterligningen er derimot ulik illusjonen da illusjonen innebærer at frekvensene blir presentert samtidig til ørene. Den SEiserte sekvensen innebærer en større likhet til illusjonens faktiske stimulus, siden begge frekvensene blir presentert samtidig til begge. Derimot er den SEiserte sekvensen mer ulik illusjonens opplevde lydbilde enn illusjonsetterligningen. Oppsummert er illusjonsetterligningen antatt lik illusjonen i opplevd lydbilde, men ulik i stimuluspresentasjon, mens de stimulusetterligningen er mer lik de faktiske stimuli til illusjonen, men ulik i opplevd lydbilde.

1. Illusjonen

Venstre	400	800	400	800	400
Høyre	800	400	800	400	800

2. Illusjonsetterligning (antatt samme lydbilde, men ulik stimulus)

Venstre		400		400	
Høyre	800		800		800

3. Stimulusetterligning (samme stimulus, ulikt lydbilde)

Venstre	800	400	800	400	800
Høyre	400	400	800	800	800

4. Stillhet

Figur 3. Illustrasjon over betingelsene i designet

2.4 fMRI

2.4.1 Silent sparse sampling

En velkjent problemstilling med auditoriske fMRI-studier er påvirkningen av støyen fra skanneren (e.g. Scarff et al, 2004; Bandettini et al., 1998; Shah, Jäncke, Grosse-Ruyken, & Müller-Gärtner, 1999; Hall, Summerfield, Goncalves, Foster, Palmer, & Bowtell, 2000; Gaab, Gabrieli, & Glover, 2007). Skannerstøy utløst av echo-planar imaging-opptak (EPI) er en kompleks lyd som kan oppnå en desibel på opptil 100-130 (Parrish, Deshpande, & Chen, 2009; Hall et al., 1999). For det første kan dette forstyrre presentasjonen av auditorisk stimulus slik at det kan være vanskelig å oppfatte stimulus korrekt, spesielt når stimulus er i samme frekvensområdet som skannerstøyen, det vil si ca 1000 Hz (Scarff et al., 2004). Denne maskeringen av stimuli kan i tillegg variere i forhold til når stimulus og skannerstøyen er tilstede samtidig, noe som kan føre til at skannerstøyen blir en konfunderende variabel (Hall et al., 2000). For det andre er det en utfordring at skannerstøy i seg selv utløser et BOLD-signal som kan overlappes med det ønskede BOLD-signalet til stimulus. Det er videre påvist at skannerstøy under hvile-betingelse gir en større påvirkning på BOLD-signalet enn skannerstøy under stimuluspresentasjon (Gaab et al., 2007). Dette gir en økt baseline som kan medføre en reduksjon i signalintensiteten når man sammenligner stimulus og hvile-betingelser slik at kontrasten i BOLD-signalet mellom stimulus og stillhet blir mindre (Gaab et al., 2007). Skannerstøyens påvirkning er med andre ord nonlinjær, det vil si at man ikke på en tilfredstillende måte kan subtrahere skannerstøyen i hvile fra stimulifasen (Edmister, Talavage, Ledden, & Weisskoff, 1999; Hall et al., 1999). Det er antatt at mangelen på en linjær sammenheng mellom BOLD-signalet til skannerstøy og til stimuli skyldes en metning i enten den nevronale aktiveringen eller den hemodynamiske responsen (Bandettini et al, 1998, Talavage et al., 1999). Det er påvist at påvirkningen av skannerstøyen er størst ved den primære auditoriske korteks (Bandettini et al., 1998), samt at den reduserte kontrasten mellom hvile- og stimulusbetingelsene er spesielt tilstede ved Heschl's gyrus (Gaab et al., 2007).

Skannerstøy kan påvirke BOLD-signalet på to ulike temporale måter; a) intravolum respons, hvor skannerstøyen fra et slice-opptak utløser et BOLD-signal som kan bli tatt opp av senere slice-opptak i samme volum; b) intervolum respons, hvor BOLD-signalet til skannerstøyen fra ett volumopptak blir fanget opp på neste volumopptak, og dermed blir overlappende med BOLD-signalet til stimulus (Talavage, Edmister, Ledden, & Weisskoff

1999; Hall et al., 1999). En metode for å redusere intravolum respons er såkalt *cluster-volumed acquisition*, hvor man samler bildetakningen av et volum til ett kluster istedenfor kontinuerlig opptak (Talavage, Edmister, Ledden, & Weisskoff, 1998; Hall et al., 1999). Hvis volumopptaket tar mindre tid enn onset for BOLD-signalet til volumopptaket, vil man unngå at BOLD-signalet til volumopptaket påvirker dataene (Edmister et al., 1999). I tillegg vil man få et mer unisont volumopptak av BOLD-signalet, siden slicene ved ordinær kontinuerlig skannerprosedyre blir tatt opp på ulike tidspunkt og dermed reflekterer ulike temporale karakterer ved BOLD-signalet (Edmister et al., 1999).

For å unngå at skannerstøyen ved et volumopptak skal påvirke et senere BOLD-signal til stimulus kan man øke tiden mellom volumopptakene, såkalt repetition time (TR) (Edmister et al., 1999; Yang, Engelien, Engelien, Xu, Stern, & Silbersweig, 2000; Hall et al., 2000; Engelien et al., 2002; Moelker & Pattynama, 2003; Talavage et al., 1999). Hvis TR er lengre enn tiden det tar for BOLD-signalet til skannerstøyen å forsvinne, vil man unngå en overlappende BOLD-respons mellom bildeopptak og stimulus (Edmister et al., 1999). Bruk av slik lang TR refereres til som *sparse temporal sampling* (Hall et al., 1999; Moelker & Pattynama, 2003), og flere forskere har påvist at lang TR mellom bildetakningene reduserer påvirkningen av skannerstøy og øker sannsynligheten for at det målte BOLD-signalet skyldes stimuli og ikke skannerstøyen (Shah et al., 1999; Hall et al., 2000; Yang et al., 2000; Edmister et al., 1999). Til tross for at lang TR gir færre data, får man en større signal-to-noise ratio og bedre statistisk styrke sammenlignet med kontinuerlig opptak (Talavage et al., 1998; Hall et al., 1999). Onset til BOLD-signalet er på ca 2 sekunder (Talavage et al., 1999), og stigning og nedgang ligger på rundt 4-10 sekunder i den visuelle og frontale korteks (8-16 sekunder total varighet) (Bandettini, Jesmanowicz, Wong, & Hyde, 1993). Med andre ord vil man unngå en intravolum respons når man samler sliceopptakene til ett volum på en varighet av mindre enn 2 sekund. En intervolum respons vil unngås ved en TR på 8-16 sekunder mellom de ulike volumopptakene (Talavage et al., 1999).

Det er ikke kun karakteristikkene ved den hemodynamiske responsen til skannerstøyens BOLD-signal man bør ta hensyn til. Samme hemodynamisk profil kan man forvente ved BOLD-signalet til stimuli. Yang et al. (2000) gjorde en event-relatert studie, hvor de gjennom clustered og sparse sampling minimaliserte påvirkningen av et støyende skannermiljø og samtidig tok hensyn til BOLD-signalet til stimuli. Ifølge Yang et al. (2000) er BOLD-signalet på dets maksimale 5-7 sekunder etter stimulus onset. De presenterte stimuli

uten skannerstøy tilstede, og gjorde bildeopptak når BOLD-signalet til stimuli er på sitt antatt maksimale. Det nye paradigmet ga gjennomsnittlig 54 % større signalendring sammenlignet med det tradisjonelle kontinuerlige paradigmet. Engeliën et al. (2002) brukte tilsvarende metode for en tonotopisk kartlegging av auditorisk korteks. De presenterte toner i tre forskjellige frekvenser på henholdsvis 250-, 1000- og 4000 Hz, hver lyd med en varighet på ca 900 msek. Volumopptaket ble gjort når BOLD-signalet er på sitt antatt maksimale. Selve volumopptaket varte 1,5 sek, med andre ord ikke lenge nok til at intravolum respons vil være et problem. Intervolum respons ble unngått ved en TR på 20 sekunder, som gjør at den hemodynamiske responsen til skannerstøyen er borte innen neste volumopptak. For å forhindre bevegelse med en så lang TR brukte Engeliën et al. (2002) individuelt tilpasset hodestøtte under skanningen.

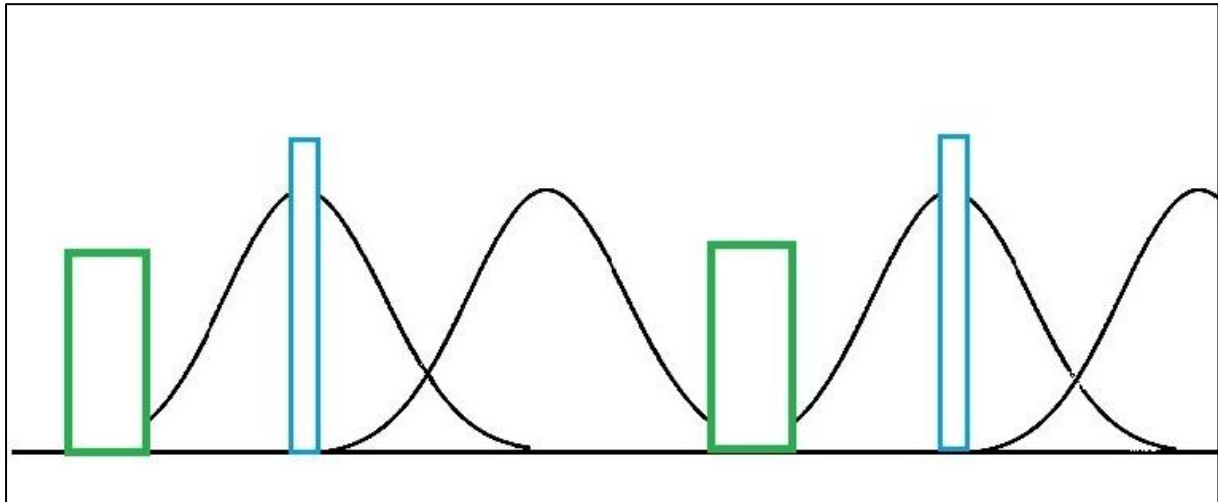
2.4.2 fMRI-paradigme

Vi vil i denne studien bruke sparse sampling og samtidig måle BOLD-signalet til stimuli når det er på sitt antatt maksimale (se figur 4). For det første vil vi prøve å unngå en intravolum respons ved å konsentrere volumopptaket i ett kluster med kortere varighet enn tiden det tar før det utvikles en hemodynamisk respons til de første slicene. For det andre vil en TR på 16 sekunder forhindre at BOLD-signalet til volumopptaket overlapper med det ønskede BOLD-signalet til stimulus (intervolum respons). Dette medfører også stillhet under stimuluspresentasjon, noe som kan være en viktig faktor ved psykopersepsjonsstudier. For det tredje vil volumopptaket foregå 5 sekunder etter stimuluspresentasjon for å forhåpentligvis fange opp BOLD-signalet når det er på sitt antatt maksimale.

FMRI-opptak ble gjort på Intervensjonssenteret ved Rikshospitalet på en Philips Achieva 3-T whole-body MRI utstyrt med eight-channel Philips SENSE head coil (Philips Medical Systems, Best, the Netherlands). Den anatomiske skanningen bestod av T1-vekta Turbo Field Echo (TFE) pulse sekvens med full brain structural volume. Varigheten til 3D-skanningen var på 8 minutter og bestod av 170 sagittalt orienterte snitt plassert langs anterior-posterior-aksen. TE på 6.5 sekunder og TE på 3.1 sekund, med flip angle på 8 grader.

Eksperimentdelen bestod av BOLD- sensitiv T2-vektet Echo-planar imaging (EPI) med slicetykkelse på 3 mm og ingen gap mellom slicene. 38 axialt orientert interleaved slices plassert langs anterior-posterior planet ble tatt opp i stigende sekvens med oddetall først, deretter partall. 82 volum ble tatt opp, hvor de første to volum i sekvensen ble fjernet for

optimalisering av likevekt i magnetfelt. Echotime (TE) er på 30 msekunder, TR på 16 sekunder, og flip-angle på 80 grader. Total varighet var på ca 22 minutter. For å øke statistisk power ble det kjørt to identiske eksperimentdeler etter hverandre, i tillegg ble det kjørt en localizer. Hele eksperimentet har dermed en total skannertid på 72 minutter.



Figur 4. Illustrasjon over sammenhengen mellom stimuluspresentasjon (grønne bokser), EPI-opptakene (blå bokser) og de tilhørende BOLD-signalene.

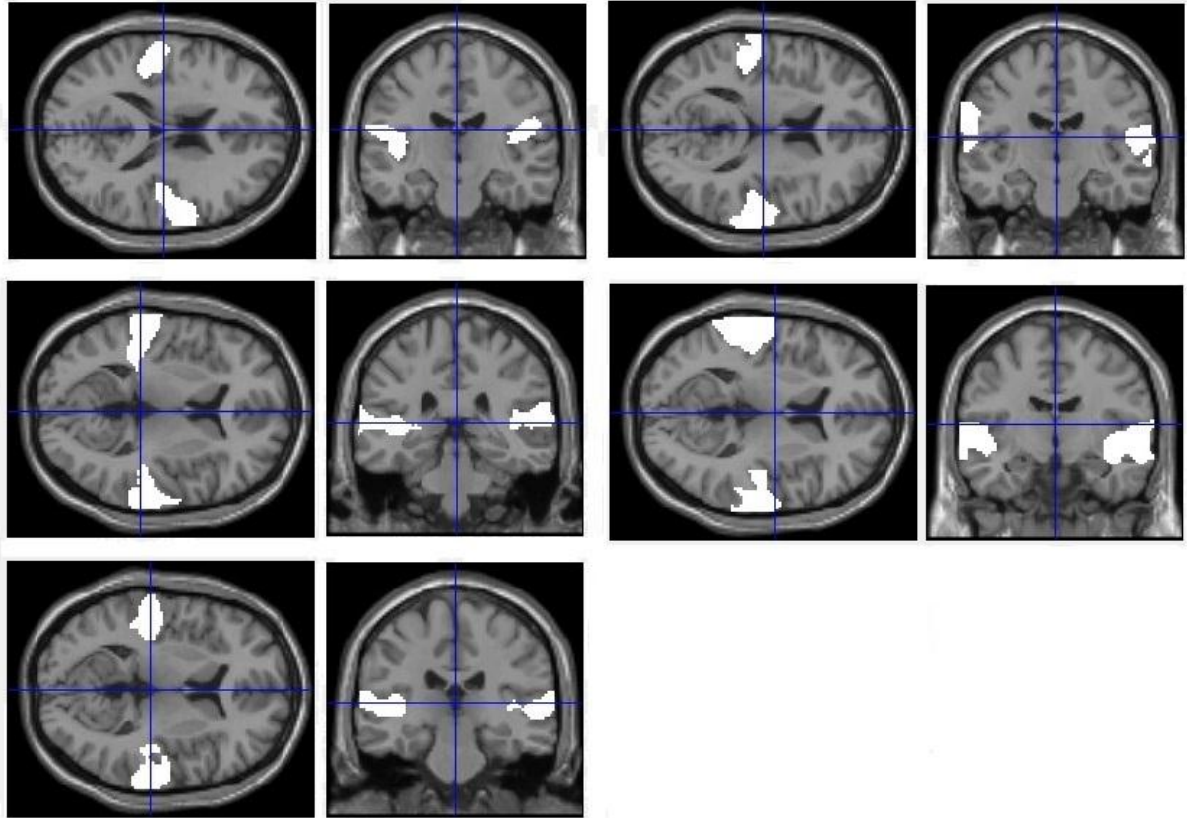
Som tidligere nevnt innebærer en slik protokoll at presentasjonen av stimuli foregår uten skannerstøy, man unngår intravolum og intervolum repons, samt at man optimaliserer kontrasten i BOLD-signalet til stimulus og baseline. Likevel har et slikt design noen ulemper. En TR på 16 sekunder medfører færre bildeopptak og dermed færre data, men på tross av dette gir det likevel større prosentvis signalendring enn kontinuerlig opptak (Engelien et al., 2002; Talavage et al., 1998; Hall et al., 1999). En annen utfordring er at lang TR innebærer en lengre skannertid, noe som kan oppleves som ubehagelig for deltakerne og medføre mer bevegelser under skanning. Siden differansen mellom frekvensensitive områder i den primære auditoriske korteks er på kun noen få millimeter (Engelien et al, 2002), er bevegelse en spesiell utfordring ved tonotopiske studier. For å minimalisere bevegelsen under skanning brukte vi individuelt tilpassede masker laget av spesialplast til samtlige deltakere. For å gjøre skannerprosedyren mer behagelig for deltakerne fikk de en pause halvveis i opptaket, der de fikk gå ut av skanneren for en liten periode.

2.4.3 Preprosessering

Bildene ble preprosessert ved hjelp av Statistical Parametric Mapping 8 (SPM8) (Friston et al., 1995) i MatLab versjon R2010b (The MathWorks, Inc.). Koordinatene i bildene ble plassert manuelt i anterior commissura, før de funksjonelle bildene ble koregistrert til de strukturelle for å spatielt samregistrere bildene. Deretter ble bildene realignet for å korrigere for bevegelse (Ashburner & Friston, 1997), før EPI-bildene ble normalisert til parametrene til det anatomiske bildet (Friston et al., 1995). Til slutt ble localiseren smoothed med vokselstørrelse på 8 mm full-vidde halv-maksimum (FWHM) Kernel prosedyre.

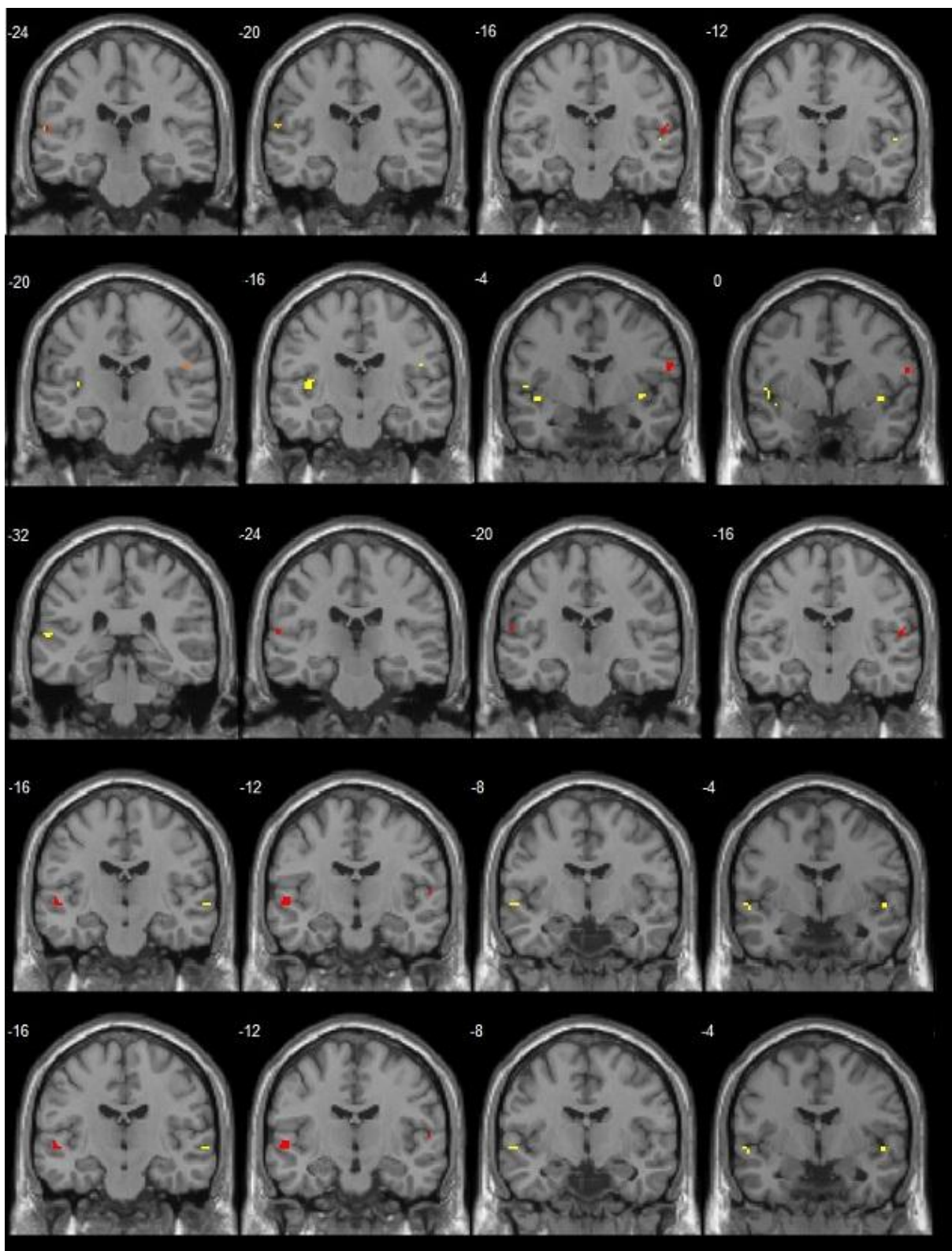
2.4.4 Roi-analyse

Auditorisk korteks ble funksjonelt identifisert gjennom en fixed effects whole brain enkelt subjekt analyse på smoothed localizer-data (Friston et al., 1995). GLM (General Linear model) ble estimert gjennom å konvolvare event-funksjon med Canonical HRF (Hemodynamic Response Function). Regressorer inkludert i modellen var 400 Hz, 800 Hz, og 1600 Hz samt stillhet. Bevegelesesparametre ble inkludert i analysen for å ta høyde for bevegelse. Lavfrekvent støy ble fjernet med et temporalt highpass-filter med cutoff på 128s. Effekt av lyd ble kontrastert over stillhet for å fremheve effekt av lyd. Maskene for auditorisk korteks ble individuelt identifisert utfra kluster med vokslar som ble signifikant aktivert av lyd, med en p-verdi på 0.001 (se figur 5).



Figur 5: Oversikt over Roi'ene over auditorisk korteks for de fem deltakerne som er inkludert i analysen.

Maskene av auditorisk korteks ble deretter brukt i en small volume-analyse på usmoothed localizer-data for generering av Roi (region of interest) for frekvensene 400 Hz og 800 Hz. Lydene ble kontrastert over hverandre for å finne frekvens-spesifikke områder. Analysen har samme oppsett som den forrige, bare avgrenset til auditoriske korteks. På grunn av individuell variasjon i grad av kortikal aktivering ble signifikansnivået til Roi'ene individuelt tilpasset, men ingen frekvensspesifikk Roi overgikk en p-verdi på 0.01 (se figur 6). Både maskene for auditorisk korteks og for frekvensspesifikke områder ble generert i Marsbar i toolbox'en til MatLab R2010b.



Figur 6. Oversikt over Roi'ene for frekvensen 400 Hz (rødt) og 800 Hz (gult). Hver rekke representerer en deltaker. På grunn av spredning i lokaliseringer til de frekvensspesifikke Roi'ene er ikke alle Roi'ene kommet med på figuren.

2.4.5 Statistiske analyse

For å estimere endringer i aktivitet i de frekvensspesifikke områdene utførte vi en ny small volume general linear model (GLM) analyse i SPM8, der betingelsene illusjon, IE og SE ble kontrastert mot støy. Denne analysen ble utført på realignet, smoothed og normaliserte data. En AR korrigerings ble vurdert som unødvendig siden TR er på 16 sekunder. Et temporalt high-pass filter ble brukt for å fjerne lavfrekvent støy (cut off på 128s).

Deretter undersøkte vi eksperimentdatane på tre ulike analysenivåer; i frekvensspesifikke områder i primære auditoriske korteks, i den generelle auditoriske korteks, og i hele hjernen under ett. For aktivitet i de frekvensspesifikke Roi'ene kalkulerte vi den prosentvise endringen i signal fra baseline for alle individene i Marsbar. Disse prosentendringene ble deretter samlet brukt i en repeated measure-analyse og individuelt plottet for en visuell tolkning. For aktivitet i den generelle auditoriske korteks gjorde vi en small volume-analyse på usmoothed eksperimentdata ved å bruke de egendefinerte Roi'ene for auditorisk korteks (alle frekvenser > stillhet) som maske, samt en predefinerte Roi for temporallappene i WFU PickAtlas Tool i SPM8 sin toolbox. Kontrastene som ble brukt var IE > illusjon, Illusjon+IE > SE og Illusjon > SE. Til slutt gjorde vi en whole brain-analyse på smoothed data for å undersøke aktivering i andre kortikale områder. Her kontrasterte vi de ulike betingelsene over støy i tillegg til følgende kontraster mellom betingelsene: illusjon>SE, illusjon>IE, IE > SE, , IE > Illusjon, og Illusjon+IE > SE.

3 Resultater

Analyse av aktivitet i de frekvensspesifikke Roi'ene

Den prosentvise endringen i signal i de frekvensspesifikke Roi'ene ble kalkulert for hver betingelse og analysert via en repeated measure-analyse i SPSS, men det ga ingen signifikante funn. Disse prosentvise signalendringene ble deretter individuelt plottet for en visuell analyse av mulige individuelle aktivitetsmønstre, samt for å kunne avdekke eventuelle uteliggere. Den visuelle analysen viste at de ulike frekvensene samvarierte med hemisfærene, men retningen og graden av disse sammenhengene varierte på tvers av individene (se vedlegg). Oppsummert fremgikk det relativt store forskjeller mellom individene, men få forskjeller mellom betingelsene.

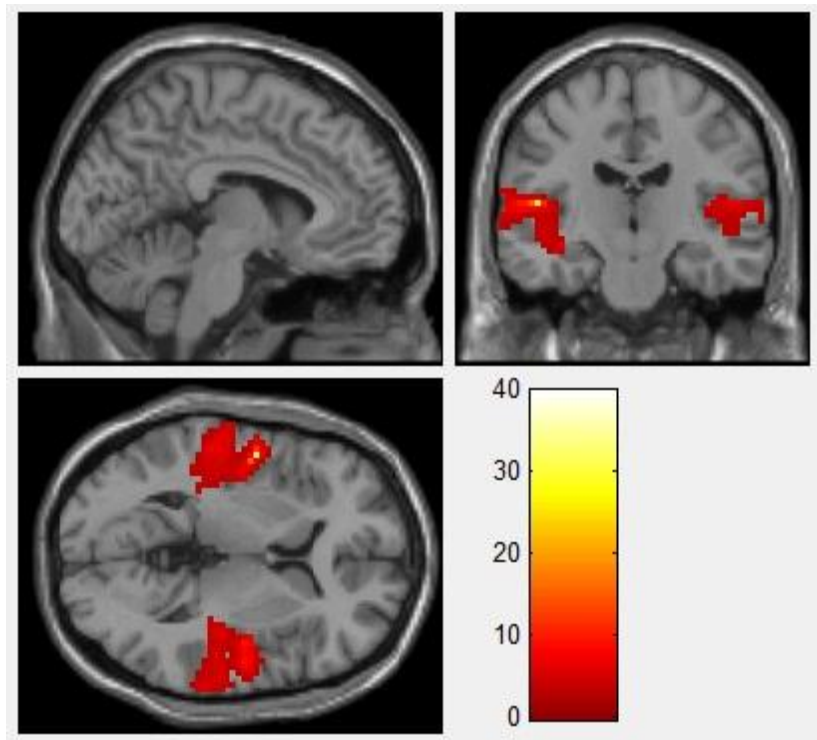
Analyse av aktiviteten i generelle auditoriske korteks

Vi utførte en small volume-analyse med bruk av enten de egendefinerte Roi'ene over auditorisk korteks som maske eller de predefinerte Roi'ene for temporallappene i Human Atlas i WFU PickAtlas Tool. Vi fant signifikant aktivering av auditorisk korteks ved betingelsene subtrahert for støy, men vi fant ingen signifikant aktivitet på tvers av betingelsene.

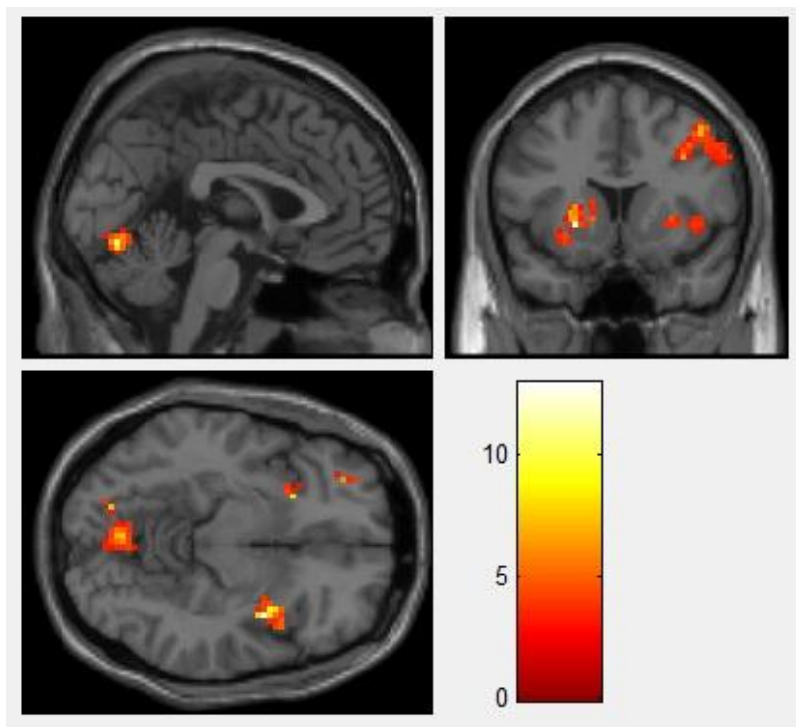
Analyse av aktiviteten i hele hjernen

Det ble utført en whole brain gruppeanalyse for å undersøke om det kan være aktivering utover auditorisk korteks. Som figur 7 illustrerer lyktes illusjonsbetingelsen i å aktivere auditorisk korteks, og en tilsvarende aktivitet fant vi ved IE og SE. I tillegg ga kontrasten Illusjon > SE en signifikant aktivering i putamen og caudate nucleus i venste hemisfære (ved ukorrelert p-nivå 0.001) (se figur 8). Det ble også avdekket aktiveringer i dorsolaterale prefrontale korteks i høyre hemisfære (spesielt ved brodmann area 9) og i vermiss i cerebellum (se figur 9), men disse var kun signifikante ved ukorrelert p-nivå på 0.03. Ved kontrasten Illusjon > IE fant vi signifikant aktivering (p-verdi på 0.001) i occipitallappen i

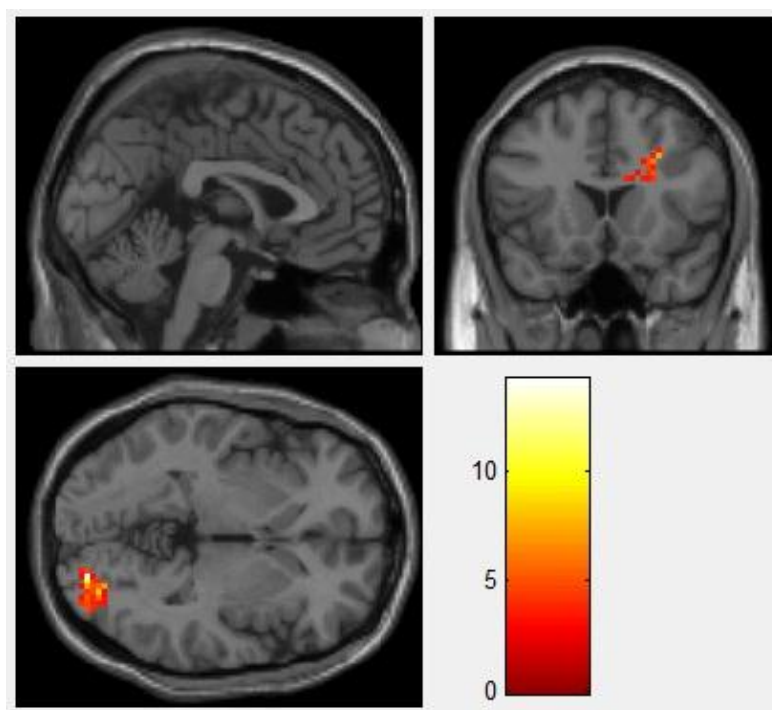
høyre hemisfære, nærmere bestemt brodmann's område 18 og fusiform område. I tillegg fant vi aktivitet ved prefrontal korteks, men signifikant ved en ukorrelert p-verdi på 0.03.



Figur 7: Aktiviteten under Illusjon kontrastert mot støy ved whole brain-analyse.



Figur 8. Kontrasten Illusjon > SE med p-verdi på 3 ukorrigert og vokselgrense på 70. Kun aktiviteten i basalgangliene er signifikant (ved p-verdi på 0.0001 ukorrigert, 0.038 korrigeret)



Figur 9. Kontrasten Illusjon > IE med p-verdi på 3 ukorrigert og vokselgrense på 70. Kun aktiviteten i occipitallappen er signifikant (ved p-verdi på 0.005 ukorrigert).

4 Diskusjon

4.1 Oppsummering av funn

Formålet med denne studien var å undersøke om det er en lateralisering av aktivitet i auditorisk korteks under de ulike betingelsene, og på den måten å eventuelt kunne lokalisere en illusjonsspesifikk aktivering. Hypotesen vår var at hvis aktiveringsmønsteret til illusjonen samvarierer mer med SE enn IE vil aktiveringen til illusjonen reflektere selve stimuluspresentasjonen og ikke perseptet, siden SE etterligner stimuluspresentasjonen. Hvis illusjonsaktiveringen derimot samvarierer mer med IE enn SE, vil denne aktiveringen gjenspeile den opplevde illusjonen siden IE etterligner illusjonsperseptet.

Vi analyserte aktiviteten både i de frekvensspesifikke områdene og i den generelle auditorisk korteks uten å finne noen signifikante forskjeller mellom betingelsene. Vi fant derimot illusjonsspesifikk aktivering ved en t-test "whole brain"-analyse på gruppenivå. Sammenlignet med SE viser oktavillusjonen en signifikant aktivering i putamen og caudate nucleus i venstre hemisfære. I tillegg finner vi en aktivering i vermis i cerebellum og i høyre dorsolaterale frontallapp (brodmanns area 9). Ved illusjon kontrastert over IE fant vi en uventet signifikant aktivering i brodmann area 18 i occipitallappen. Når vi subtraherte aktiveringen under oktavillusjonen fra SE og IE fant vi ingen signifikant aktivitet, noe som impliserer at aktiveringen i de nevnte områdene er spesifikk for illusjonsbetingelsen. Illusjonen er antatt å skille seg fra IE ved ulikheten i stimuli, mens illusjonen skiller seg fra SE ved ulike kognitive kvaliteter og opplevelser. En eventuell forskjell mellom IE og illusjon var derfor forventet å oppstå i de frekvensspesifikke områdene i auditorisk korteks, siden de er sensorisk ulike, men vi fant ingen forskjell i aktivering mellom betingelsene i de frekvensspesifikke områder i auditiv korteks eller generelle auditorisk korteks. I hvilken grad den perseptuelle konflikten er prosessert i auditorisk korteks forblir dermed usikkert.

Derimot fant vi ved whole brain-analysen en illusjonsspesifikk aktivering over SE som er i tråd med våre forventninger om at SE er ulik med hensyn på hvordan den oppstår som persept. Vi vil dermed ha hovedfokuset på den illusjonsspesifikke aktiviteten som oppstod i sammenligning med SE og en eventuell forståelse og betydning av denne. Det må også tas forbehold om at oktavillusjonen ga kun en signifikant aktivering (ved ukorrelerert p-nivå 0.001)

i basalgangliene. På grunn av begrensningen som ligger i rammen for en hovedoppgave har vi et relativt lite antall forsøkspersoner, og det er rimelig å anta at lav statistisk power kan være en årsak til usikkerheten i funnene. Aktiviteten i cerebellum og prefrontal korteks er derfor likevel inkludert i diskusjonen, siden det er tendenser til aktivering som kan være interessant og relevant for forståelsen av oktavillusjonen.

4.2 Oppmerksomhet og perseptuell konflikt

4.2.1 Basalgangliene

Oktavillusjonen i kontrast til SE ga en signifikant aktivering lokalisert til putamen og caudate nucleus i basalgangliene. Forskningen på basalgangliene har i hovedsak fokusert på deres rolle ved motoriske funksjoner. Det er likevel flere studier som tyder på at basalgangliene er involvert i kognitive og perseptuelle prosesser (Frank, Loughry, O'Reilly, 2001; Brown, Schneider, & Lidsky, 1997). Basalganglienes respons til auditorisk stimulering har blitt målt direkte via elektroder ført inn i basalgangliene under operasjon av epileptiske pasienter (Bares & Rektor, 2001). Både visuell og auditorisk stimulering ga "evoked potentials", og forfatterne konkluderer med at dette området kan ha en integrerende rolle i prosesseringen av sensorisk, kognitiv og motorisk informasjon. (Bares & Rektor, 2001). Det er i tillegg påvist en aktivering i striatum ved auditoriske hallusinasjoner (Cleghorn et al., 1992), samt at lesjoner i basal ganglia kan føre til afasi (Damasio, Damasio, Rizzo, Varney, Gersh; 1982; Wallesch, 1985). Dette indikerer at basalganglienes funksjon ikke er forbeholdt det motoriske domenet, men også kan være involvert i sensoriske og kognitive funksjoner relevant for oktavillusjonen. En annen måte å studere basalganglienes funksjon på er ved å kartlegge sykdomsforløpet ved Parkinson, man må dog ta forbehold vedrørende generaliserbarheten (Brown et al., 1997). Det er påvist at Parkinson-pasienter tidlig i sykdomsdebuten har problemer med å selektere ut relevant informasjon fra kompleks stimuli, og dette er antatt å skyldes en svikt i evnen til å selektivt fokusere på stimuli og å ignorere konkurrerende stimuli (Levin, Llabre, & Weiner, 1989). Denne svikten i selektiv oppmerksomhet er påvist i det auditoriske domenet, der Parkinson-pasienter har større problemer med å ignorere irrelevant auditorisk stimuli sammenlignet med friske kontroller (Viergege, Verleger, Wascher, Stüven, & Kömpf, 1994), et funn som også er blitt påvist uavhengig av motorisk funksjon,

medisinering og intellektuell status (Sharpe, 1992). I den forstand at det er rimelig å anta at basalgangliene kan spille en rolle for opprettholdelse av oktavillusjonen, kan disse studiene være interessante for forståelsen av den illusjonsspesifikke aktiveringen av basalgangliene, siden oktavillusjonen kan innebære en større perseptuell konflikt sammenlignet med SE, både med henblikk på tone-diskriminering (hva man hører) og lokalisering (hvor).

4.2.2 Cerebellum

Presentasjonen av oktavillusjonen ga i tillegg en aktivering i cerebellum. Cerebellum er, i likhet med basalgangliene, lenge antatt å hovedsaklig være involvert i motoriske funksjoner (Lidsky, Manetto, & Schneider, 1985). Men også her er det en økende grad av forskning som peker på involvering av flere kognitive funksjoner, blant annet oppmerksomhet. En studie av Ravizza og Ivry (2001) sammenlignet oppmerksomhetskomponentene i basalgangliene og cerebellum. De presenterte en kontinuerlig strøm av visuelle og auditoriske stimuli. Innenfor hver sensorisk modul var det en stimulus som fungerte som "target" og en stimulus som var en distraksjon, henholdsvis rød og blå firkant og toner med høy eller lav frekvens. Oppgaven bestod i å skifte oppmerksomhet mellom disse to modalitetene, ved å respondere til "target" i først en modalitet og deretter i den andre modaliteten. Resultatet viste en svekket evne til å raskt skifte oppmerksomhet mellom to sensoriske strømmer hos både parkinsonpasienter og pasienter med lesjon i cerebellum. Prestasjonen hos pasienter med cerebellumlesjon ble noe bedre ved lavere krav til motorisk respondering, men fremdeles redusert sammenlignet med friske kontroller. Forfatterne hevder dette kan tyde på at både basalgangliene og cerebellum er en del av et integrert nettverk for eksekutive funksjoner.

4.2.3 Frontal korteks

Den tredje illusjonsspesifikke aktiveringen ble lokalisert i dorsolaterale prefrontale korteks, nærmere bestemt i brodmanns område 9. Prefrontal korteks er blant annet kjent for sin rolle i eksekutive funksjoner, spesielt når det kreves raske skiftninger i oppmerksomhet (Miller & Cohen, 2001). Oppmerksomhet er nært knyttet opp til ressursteorien om at en organisme har en begrenset kapasitet til prosessering, og må dermed velge mellom flere tilgjengelige (og ved oktavillusjonen, konkurrerende) sensoriske input (Wegener, Galashan, Markowski, & Kreiter, 2006). Dikotisk lytting er et eksempel på en perseptuell konkurranse som fører til at man må

selektere ut visse stimuli og ignorerer andre (Brancucci et al., 2009). fMRI-studier på dikotisk lytting og oppmerksomhet viser aktivering i parietal- og frontallappene (Jäncke, Lutz, & Shah, 2001), og nærmere bestemt i blant annet dorsolateral prefrontal (Thomsen, Rimol, Ersland, & Hugdahl, 2004) og Brodmanns area 44 i høyre inferior frontal gyrus (Pugh et al., 1996). Dikotisk lytting tar ofte i bruk språklige stimuli og vil dermed på grunn av hjernens auditoriske lateralisering ikke være helt representativt for prosessering av frekvensstimuli under oktavillusjonen, men det kan likevel tas til inntekt for at det er rimelig å finne aktivitet knyttet til konkurrerende frekvensstimuli i disse områdene.

Aktiviteten i det dorsolaterale prefrontale området var under oktavillusjonen lokalisert i den høyre hemisfære. Et lignende funn gjorde Petacchi, Laird, Fox, & Bower (2005) i en metaanalyse over auditorisk aktivering av cerebellum (se også Lewis & Miall, 2003). Ved presentering av auditorisk stimuli som krever mer oppmerksomhet påviste de en aktivering i midt-frontale gyrus og anterior insula i høyre hemisfære, men ikke i venstre. Når de fjernet studiene som involverte diskrimineringsoppgaver med aktiv lytting fra metaanalysen forsvant aktiveringen i høyre prefrontale korteks. Dette kan tyde på en lateralisering av auditorisk stimulering som har en sammenheng med oppmerksomhet. En slik lateralisering kan også attribueres til en hemisfærisk forskjell i sensorisk prosessering. Det er etablert at høyre hemisfære er mer sensitiv for musikalske stimuli, mens språklig stimuli gir større aktivering i venstre hemisfære (Tervaniemi & Hugdahl, 2003; Kimura, 2011).

En forskjell mellom de nevnte studiene på prefrontale korteks og vår studie er at vi ikke har noen betingelser hvor deltakerene systematiske har en aktiv oppmerksomhet på stimuli, i stedet har deltakerne fått beskjed om å passivt lytte til stimuli. I hvilken grad deltakerne har viet illusjonen aktiv oppmerksomhet eller passiv, selektiv eller delt, er dermed ikke kartlagt. Det er med andre ord vanskelig å spesifisere en eventuell oppmerksomhetskomponent ved oktavillusjonen. Den store mengden empiriske studier som viser aktivering i prefrontale korteks ved ulike typer oppmerksomhet (Miler & Cohen, 2001) tyder likevel på at den begrensede prosesseringskapasiteten ved oktavillusjonen kan involvere oppmerksomhetsfaktorer.

Aktiviteten i prefrontal korteks kan med dette tolkes å ha en potensiell sammenheng med en eventuell større prosessering av oktavillusjonen sammenlignet med kontrollbetingelsene. En annen mulig tolkning er at aktivitet i prefrontal korteks kan reflektere genereringen av en kognitiv opplevelse av oktavillusjonen. Det er påvist at

prefrontal korteks er involvert i bevisste sensoriske opplevelser, blant annet gjennom studier av auditoriske hallisunasjoner (Frith, Lawrence, & Weinberger, 1996) og studier på pasienter med redusert bevissthetsnivå (Boly et al., 2004). Denne tolkning peker i så fall på at den prefrontale aktiveringen kan være en medvirkende faktor i genereringen av selve opplevelsen av oktavillusjonen, fremfor et resultat av oktavillusjonens økte krav til prosessering. Dette er en interessant, men veldig tentativ påstand, som krever mer forskning for å kunne spesifisere hypoteser om en eventuell sammenheng.

4.3 Temporale forventninger og persepsjon

Forskning tyder på at både cerebellum og basalganglia er involvert i tidsperspeksjon, temporale forventninger og bedømmelser av rytmer (Teki, Grube, Kumar, & Griffiths, 2011). Det har lenge vært kjent at cerebellum spiller en viktig rolle for rytme og tidsmessig koordinering ved motoriske funksjoner, men nyere forskning viser at den også er viktig for perseptuelle representasjoner for tid på tvers av sansemodaliteter (Ivry, Spencer, Zelaznik, & Diedrichsen, 2002). Cerebellum har vist seg som medvirkende både ved diskriminering av ord basert på deres temporale karakteristiske kvaliteter (Ackermann, Gräber, Hertrich, & Daum, 1997; Mathiak, Hertrich, Grodd, & Ackermann, 2002), samt ved bedømmelse av lengden på ikke-språklige stimuli (Mathiak, Hertrich, Grodd, & Ackermann, 2004).

Basalganglia er også ansett som medvirkende ved temporal persepsjon. Det er påvist at Parkinson-pasienter hadde vanskeligheter med å estimere tidsintervallene mellom toner, men ingen problemer med å diskriminere mellom tonene (Harrington, Haaland, & Hermanowicz, 1998). Et lignende funn er gjort på friske personer, hvor man har funnet at basalgangliene, spesielt putamen, var aktiv ved bedømmelser av lengden på stimuli, men ikke aktiv under frekvensdiskriminering (Nenadic et al., 2003). Både cerebellum og basalgangliene har med andre ord vist seg å være involvert i persepsjon av tid og rytme, og det er rimelig å anta at en aktivering i disse områdene under oktavillusjonen kan tolkes å reflektere prosessering av temporal informasjon. Det kan også spekuleres i om et økt behov for temporal prosessering under oktavillusjonen kan reflektere en økt perseptuell konkurranse, men dette er for usikkert til å kunne konkludere med noe.

At både basalgangliene og cerebellum aktiveres ved temporal persepsjon støttes av studier som viser at disse områdene kommuniserer med hverandre hos macaque aper (Hoshi, Tremblay, Féger, Carras, & Strick, 2005). Det er også påvist forbindelser mellom prefrontal korteks, basalganglia og cerebellum hos mennesket. Middleton og Strick (2000) brukte herpes simplex viruset til å kartlegge de nevralt forbindelsene til cerebellum og basalgangliene. De fant at både basalgangliene og cerebellum sender signaler til flere områder i prefrontale korteks. Disse forbindelsene er i tillegg separate fra forbindelsene til kortikal-motoriske områder. Påvisningen av nevralt forbindelse mellom cerebellum, basalgangliene og prefrontale korteks støtter vårt funn av aktivering i disse områdene under oktavillusjonen, og kan tyde på at disse områdene kommuniserer med hverandre, noe som legger grunnlaget for at de kan være medvirkende i samme prosesser.

En slik hypotese er i overensstemmelse med studier som viser at den prefrontale korteks er involvert i persepsjon av tid. Mangels, Ivry og Shimizu (1998) fant at både pasienter med lesjon i cerebellum og pasienter med lesjon i prefrontale korteks hadde problemer med tidsperspsjon, men at pasientene med prefrontal lesjon viste i tillegg svikt ved en ikke-temporal oppgave som involverte arbeidshukommelse. Forfatterne peker på at den prefrontale korteks kan være involvert i tidsperspsjon gjennom oppmerksomhetsfaktorer som er nødvendig for tilegnelsen og opprettholdelsen av tidsbaserte representasjoner i arbeidshukommelsen. En metaanalyse av fMRI-studier på tidsperspsjon peker i samme retning. Lewis og Miall (2003) fant at cerebellum og basalgangliene i størst grad er aktivert under oppgaver som omhandler det de kaller for ”automatisert timing”, altså oppgaver med kort stimulusvarighet og mindre krav til oppmerksomhet, mens prefrontale korteks er mest aktiv når oppgavene er mer kognitivt krevende. Dette kan tyde på at i den grad aktiviteten i prefrontale korteks under oktavillusjon reflekterer prosessering av temporal informasjon, kan kognitive prosesser som oppmerksomhet være en medvirkende faktor.

Oppsummert viser studier at både basalgangliene og cerebellum er involvert i prosessering av tid og rytme, og det er også påvist at de har nevralt forbindelse med hverandre og til prefrontale korteks. I hvilken grad disse områdene tilhører samme nettverk og er involvert i samme prosesser, og i hvilken grad prefrontale korteks er involvert i tidsperspsjon er noe uklart. I relasjon til vår studie kan denne forskningen tyde på at aktiveringen under oktavillusjonen, spesielt aktiveringen i basalgangliene og cerebellum, kan gjenspeile prosesser knyttet til tidsperspsjon. I så fall kan det spekuleres i om en større

perseptuell konflikt ved oktavillusjonen krever mer prosessering av temporal informasjon, og at den illusjonsspesifikke aktiviteten er et resultat av dette. En annen mulig tolkning er at aktiviteten i cerebellum og basalgangliene kan tilskrives en reell forskjell i temporal stimulering mellom illusjon og SE. SE- og illusjonsbetingelsene er antatt å være relativt like i stimuluspresentasjonen, men det er likevel en problematisk forskjell i at SE inneholder både monaural og binaural stimuli, der illusjonen kun inneholder binaural stimuli. I tillegg innebærer SE en harmonisk irregularitet, og man må være åpen for at disse forskjellene kan muligens ha en innvirkning på stimuliens temporale kvaliteter.

4.4 Begrensninger og utfordringer

En av de mest markante funnene i denne studien er den gjennomgående mangelen på signifikant forskjell i aktivering i de frekvensspesifikke områdene i auditorisk korteks, både på individnivå og gruppenivå. Dette kan tolkes som at en illusjonsspesifikk aktivering ikke blir generert før på et høyere kortikalsk nivå, slik studien til Ross et al. (1996) tyder på. Problemet med denne tolkningen er at den manglende lateraliseringen er gjeldende for samtlige betingelser, inkludert IE. Siden IE består av presentasjon av 400 Hz til venstre øre og 800 Hz til høyre, forventet vi en tilsvarende lateralisering av kontralateral aktivitet i auditorisk korteks. Denne manglende lateralisering av monaural stimulering kan tyde på at de frekvensspesifikke Roi'ene ikke var spesifikke nok. Vanskeligheten med å lokalisere frekvensspesifikke Roi'er støttes av tonotopiske studier som viser at avstanden mellom to oktaver i auditorisk korteks kan være så liten som 2 mm. (Engelien et al., 2002). Analyseringen av den generelle auditorisk korteks førte heller ikke til noen signifikante forskjeller mellom betingelsene, og det kan kanskje forklares med at frekvensforskjeller er for subtile til at de kommer til syne ved en analyse av hele auditorisk korteks.

En annen usikkerhet ved tolkningene er mangelen på aktivitet ved illusjonen kontrastert over IE. Aktiveringen ved illusjonen, som ikke er tilstede ved SE, kan tolkes som å reflektere en økt prosessering med bakgrunn i en antatt større perseptuell konflikt ved illusjonsbetingelsen, og i så fall kunne man forventet en tilsvarende aktivitet ved kontrasten illusjon over IE. På den annen side gir heller ikke SE kontrastert over IE noen signifikant aktivitet, selv om SE innebærer en større perseptuell konkurranse, og dermed burde

rekurrense flere kognitive ressurser sammenlignet med IE. Dette er en usikkerhet ved tolkningene som bør bemerkes og som kan være relevant å ta hensyn til ved tolkningene av funnene.

Det er også en utfordring at man ved bruk av illusjoner i persepsjonsstudier vanskelig kan vite med sikkerhet hva den enkelte deltakeren opplever, og dermed er det også vanskelig å kontrollere dette tilfredsstillende for illusjonsopplevelsen. Akerboom, Hoopen og Knoop (1985) undersøkte i hvilken grad deltakere opplevde lokaliseringen av tonene under oktavillusjonen til å komme fra venstre eller høyre, og fant at det var en mindre lateralisering enn forventet. Mer presist viste det seg at tonene opplevdes som 30-60 grader mindre enn den forventede 180 graders venstre-høyre. Sonnadara og Trainor (2005) påviste at illusjonen er mindre stabil enn tidligere antatt, hvorav halvparten av deltakerne rapporterer om stabil illusjon, mens 41% rapporterer at illusjonen endrer kvalitet underveis, for eksempel ved at tonene endrer lokalisering. Dette er også rapportert i Deutsch sin originalartikkel fra 1974, hvor det fremkommer at den opplevde lokaliseringen av tonene av og til reverseres under kontinuerlig lytting. I tillegg undersøkte Sonnadara og Trainor (2005) i hvilken grad en etterligning av oktavillusjonen, tilsvarende den vi har inkludert i vår studie, oppleves lik som illusjonen. Resultatet viste at kun 1% av deltakerne hørte ingen forskjell mellom illusjonen og etterligningen av den. En påvist forskjell mellom illusjonen og illusjonsetterligning var opplevelsen av ulik intensitet. Deltakerne rapporterte en større intensitet til illusjonsetterligning når den ble presentert etter illusjonen, men ingen forskjell i intensitet når etterligningen ble presentert før illusjonen. Sonnadara og Trainor (2005) hevder det kan skyldes oppmerksomhetsfaktorer. De viser til studier gjort på visuell persepsjon hvor enkle visuelle stimuli stikker seg ut blant andre mer komplekse stimuli og slik gir opplevelsen av å være mer intense enn de egentlig er. Graden av hvor lett man oppfatter noe kan altså påvirke opplevelse av intensitet, slik at når illusjonsetterligningen kommer rett etter den mer komplekse illusjonen vil den kunne oppleves som mer intens. Denne effekten forsvant derimot når interstimulus-intervallet var på lengre enn 1200 msek. Med et interstimulus-intervall på 16 sekunder er det derfor lite trolig at en slik intensitetsforskjell har inntruffet i vår studie, men vanskeligheten med å kontrollere for den subjektive kvaliteten ved illusjoner er likevel høyst relevant.

Andre utfordringer med å kontrollere for konfunderende variabler er som nevnt kontrollbetingelsen SE. SE- og illusjonsbetingelsen er antatt å være relativt like i stimuluspresentasjonen, men det er likevel en problematisk forskjell i at SE inneholder både

monaural og binaural stimuli, der illusjonen kun inneholder binaural stimuli. En mulighet er at dette kan påvirke de temporale kvalitetene ved stimuli, slik at illusjon og SE er forskjellig i rytme. I tillegg kan det vanskeliggjøre sammenligningen mellom SE og illusjonen, siden man kan forvente en større aktivering ved binaural sammenlignet med monaural stimulering (Lamminmaki & Hari, 2000). At oktavillusjonen er en ren binaural mens SE til tider er monaural kan påvirke persepsjonen, og dermed også implisere at illusjonsspesifikke aktiveringen av cerebellum, basalgangliene og frontal korteks, reflekterer denne faktiske forskjellen i stimulering.

4.5 Forslag til forbedringer

Det er gjort få nevrokognitive studier på oktavillusjonen, og i så måte er denne studien blant de første til å undersøke de nevrologiske fundamentene til dette fenomenet, om ikke den første til å gjøre dette med fMRI som metode. Å prøve å skille den sensoriske stimuleringen fra den perseptuelle opplevelsen ved bruk av illusjoner kan gi verdifull kunnskap om perseptuelle prosesser, men det er ikke uten utfordringer. Selv om denne studien kun er begynnelsen på en forståelse av de nevrologiske korrelatene til oktavillusjonen og selv om flere spørsmål står ubesvart, har vi belyst dette fenomenet i en nevrokognitiv ramme, noe som forhåpentligvis kan være til inspirasjon for senere nevrokognitive studier på dette fenomenet.

Visse utfordringer bør man vurdere å ta hensyn til ved videre forskning. En tilfredsstillende lokalisering av de frekvensensitive områdene i auditorisk korteks vil gjøre det mulig å undersøke lateraliseringen av frekvensspesifikk aktivitet under oktavillusjonen, og på den måten åpne opp for muligheten til å undersøke om aktiviteten til illusjonen i auditorisk korteks gjenspeiler opplevelsen eller stimulipresentasjonen. Det er som nevnt en utfordring å definere tonotopiske Roi'er på en tilfredsstillende måte, men en mulighet er å bruke overflatebasert fremfor volumbasert analyse (Humphries et al., 2010). På grunn av foldene i korteks ved Heschl's gyrus kan områder som er sensitive for ulike frekvenser ligge veldig nærme i et 3-dimensjonelt rom. Denne fysiske nærheten kan, sammen med en stor inter-subjektiv variasjon i lokalisering av disse områdene, føre til at forskjellen mellom disse frekvensensitive områdene viskes ut ved bruk av volumbasert analyse (Humphries et al., 2010).

Det kan også være formålstjenlig å innføre en kontrollbetingelse som kun innebærer binaural stimulering slik at man lettere kan kontrollere for selve stimulipresentasjonen ved oktavillusjonen. En annen mulig forbedring er å kontrollere for aktiv oppmerksomhet ved å sørge for at oppmerksomheten til oktavillusjonen er systematisert. En måte å gjøre dette på er å be deltakere fokusere på stimuli ved å få dem til å rapportere om den perseptuelle opplevelsen. Da reduserer man variasjonen i oppmerksomhet og i tillegg får man atferdsdata som kan sammenlignes med hjerneaktiviteten. På den måten kan man undersøke i hvilken grad de nevralt korrelatene til oktavillusjonen samvarierer med en rapportert opplevelse.

5 Oppsummering

Vår hypotese var at hvis aktiviteten under oktavillusjon samvarierer mer med SE enn IE i de frekvensspesifikke områdene i auditorisk korteks, vil aktiveringen til illusjonen antas å reflektere selve stimuluspresentasjonen. Hvis aktiveringen ved illusjonsbetingelsen samvarierer mer med aktiveringen til IE i de frekvenssensitive områdene, vil man anta at den illusjonsspesifikke aktiviteten reflekterer prosesser som er spesifikk for opplevelsen av illusjonen. Dette ville øyne håp for muligheten til å undersøke om det genereres aktivitet som er spesifikk for den opplevde oktavillusjonen i auditorisk korteks, eller om den opplevde illusjonen først inntreffer i høyere kortikalske områder.

Resultatene viste ingen forskjell i aktivering mellom betingelsene i de frekvensspesifikke områdene, noe vi antar kan ha sammenheng med for dårlig definerte Roi'er for de ulike frekvensene. Derimot fant vi en forskjell i aktivering i basalgangliene, cerebellum og prefrontale korteks når vi sammenlignet illusjonen med SE. Tidligere forskning viser at basalgangliene og cerebellum kan være involvert i prosessering av temporal informasjon og at prefrontale korteks er forbundet med kognitive prosesser som arbeidshukommelse og oppmerksomhet. Det er i tillegg påvist sensorisk prosessering i alle de nevnte områdene, spesielt ved kompleks og konkurrerende stimuli. Vi argumenterer for at aktiviteten i basalgangliene og cerebellum kan gjenspeile prosesser knyttet til temporal persepsjon, og det kan i så fall spekuleres i om denne temporale persepsjonen kan være et resultat av en økt perseptuell konflikt ved illusjonsbetingelsen sammenlignet med SE, eller en faktisk forskjell i betingelsenes temporale kvalitet. Videre peker vi også på at den illusjonsspesifikke aktiviteten i prefrontale korteks kan reflektere en økt kognitiv prosessering. På bakgrunn av tidligere forskning om konkurrerende stimuli, samt teorien til Deutsch (1975) om perseptuell konflikt og undertrykkelse som grunnlag for oktavillusjonen, kan man argumentere for at den illusjonsspesifikke aktiveringen i prefrontale korteks reflekterer en mer omfattende perseptuell og kognitiv ressursbruk basert på en større perseptuell konflikt ved oktavillusjonen sammenlignet med en presentasjon av tilsvarende alternerende frekvenser ved SE, og det kan spekuleres i om denne perseptuelle konflikten er medvirkende i genereringen av den opplevde oktavillusjonen.

Litteraturliste

- Ackermann, H., Gräber, S., Hertrich, I., & Daum, I. (1997). Categorical speech perception in cerebellar disorders, *Brain and language*, 60 (2)
- Akerbom, S., Hoopen, G., & Knoop, A. (1985) Does the octave illusion evoke the intramural tempo Illusion? *Attention, Perception, & Psychophysics*, 38 (3), 281-285. Doi: 10.3758/BF03207156
- Ashburner, J., & Friston, K. J. (1997). The role of registration and spatial normalization in detecting activation in functional imaging. *Clinical MRI/Developments in MR*, 7 (1), 26-28
- Bandettini, P. A., Jesmanowicz, A., Kylen, J. van, Birn, R. M., & Hyde, J. S. (1998). Functional MRI of brain activation induced by scanner acoustic noise. *Magnetic Resonance in Medicine*, 39 (3), 410-416
- Bandettini, P. A., Jesmanowicz, A., Wong, E. C., & Hyde J. S. (1993). Processing strategies for time-course data sets in functional mri of the human brain. *Magnetic Resonance in Medicine*, 30 (2), 161-173
- Bares , M. & Rektor, I. (2001). Basal ganglia involvement in sensory and cognitive processing. A depth electrode CNV study in human subjects. *Clinical Neurophysiology*, 112, 2022-2030
- Binder, J. R., Rao, S. M., Hammeke, T. A., Yetkin, F. Z., Jesmanowicz, A., Bandettini, P. A., ... & Hyde, J. S. (1994). Functional magnetic resonance imaging of human auditory cortex. *Annals of Neurology*, 35, 662-672
- Blake, R. & Logothetis, N. K. (2002). Visual Competition. *Nature Reviews*, 3
- Boly, M., Faymonville, M., Peigneux, P., Lambermont, B., Damas,P., Fiore, G., Degueldre, ... & Laureys, S. (2004). Auditory Processing in Severely Brain Injured Patients. *Archive of Neurology*, 61

- Brancucci, A., Babiloni, C., Babiloni, F., Galderisi, S., Mucci, A., Tecchio, F., Zappasodi... & L., Rossini, P. M. (2004). Inhibition of auditory cortical responses to ipsilateral stimuli during dichotic listening: evidence from magnetoencephalography. *European Journal of Neuroscience*, *19* (8), 2329–2336. doi: 10.1111/j.0953-816X.2004.03302.x
- Brancucci, A., Padulo, C., & Tommasi, L. (2009). "Octave illusion" or "Deutsch's illusion"? *Psychological Research*, *73* (3), 303-307
- Brancucci, A., & Tommasi, L. (2011). "Binaural rivalry": dichotic listening as a tool for the investigation of the neural correlate of consciousness. *Brain and cognition*, *76* (2), 218-224
- Brännström, J. & Nilsson, P. (2011). Octave illusion elicited by overlapping narrowband noises. *The Journal of the Acoustical Society of America*, *129* (5), 3213
- Brown, L. L., Schneider, J. S., & Lidsky, T. I. (1997). Sensory and cognitive function of the basal ganglia. *Current Opinion in Neurobiology*, *7*, 157-163
- Chambers, C. D., Mattingley, J. B., & Moss, S. A. (2002). The octave illusion revisited: Suppression or fusion between ears? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, Vol 28 (6), 1288-1302
- Chambers, C. D., Mattingley, J. B., & Moss, S. A. (2004a). Reconsidering evidence for the suppression model of the octave illusion. *Psychonomic Bulletin & Review*, *11* (4), 642-666
- Chambers, C. D., Mattingley, J. B., & Moss, S. A. (2004b). The suppression model remains unsound: A reply to Deutsch. *Psychonomic Bulletin & Review*, *11* (4), 677-680
- Chambers, C. D., Mattingley, J. B., & Moss, S. A. (2005). Does selective attention influence the octave illusion? *Perception*, (34), 217-229
- Cleghorn, J. M., Franco, S., Szechtman, B., Kaplan, R. D., Szechtman, H., Brown, G. M., Nahmias, C. & Garnett, E. S. (1992). Toward a brain map of auditory hallucinations. *American Journal of Psychiatry*, *149*, 1062-1069

- Damasio, A. R., Damasio, H., Rizzo, M., Varney, N., & Gersh, F. (1982). Aphasia with nonhemorrhagic lesions in the basal ganglia and internal capsule. *Archives of Neurology*, 39 (1), 15-20
- Deutsch, D. (1974). An auditory illusion, *Nature*, 251, 307-309.
- Deutsch, D. (1975). Two channel listening to musical scales. *Journal of the Acoustic Society of America*, 57, 1156-1160.
- Deutsch, D. (1975). Two-channel listening to musical scales. *Journal of the Acoustical Society of America*, 57 (5)
- Deutsch, D. (1980) Ear dominance and sequential interactions. *Journal of the Acoustical Society of America*, 67 (1)
- Deutsch, D. (1981). The octave illusion and auditory perceptual integration. I: J. V. Tobias and E. D. Schubert (Red.), *Hearing Research and Theory* (Vol. 1). New York: Academic Press, 99-142
- Deutsch, D. (1983). The octave illusion in relation to handedness and familial handedness background. *Neuropsychologia*, 21 (3), 289-293
- Deutsch, D. (1988). Lateralization and sequential relationships in the octave illusion. *Journal of the Acoustic Society of America*, 83(1), 365-369
- Deutsch, D. (2004a). The octave illusion revisited again. *Journal of Experimental Psychology*, 30 (2)
- Deutsch, D. (2004b). Reply to "Reconsidering evidence for the suppression model of the octave illusion," by C. D. Chambers, J. B. Mattingley, and S. A. Moss., *Psychonomic Bulletin & Review*, 11 (4)
- Deutsch, D. (2009). Auditory illusions I: E. Bruce Goldstein (Red) *Encyclopedia of Perception* (Vol 1). Sage, 160-164
- Deutsch, D., & Roll, P. L. (1976). Separate "what" and "where" decision mechanisms in processing a dichotic tonal sequence. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 2 (1), 23-29
- Edmister, W. B., Talavage, T. M., Ledden, P. J., & Weisskoff, R. M. (1999). Improved auditory cortex imaging using clustered volume acquisitions. *Human Brain Mapping*, 7

- Engelien, A., Yang, Y., Engelien, W., Zonana, J., Stern, E., & Silbersweig, D. (2002) Psychological mapping of human auditory cortices with a silent event-related fMRI technique. *NeuroImage*, 16, 944-953
- Frank, M. J., Loughry, B., & O'Reilly, R. C. (2001). Interactions between frontal cortex and basal ganglia in working memory: A computational model. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 1 (2), 137-160
- Friston, K. J., Ashburner, J., Frith, C. D., Poline, J. B., Heather, J., & Frackowiak, R. S. (1995). Spatial registration and normalization of images. *Human Brain Mapping*, 2, 1-25
- Frith, C., Lawrence A., & Weinberger, D. (1996). The role of the prefrontal cortex in self-consciousness: The case of auditory hallucinations. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 351
- Gaab, N., Gabrieli, J. D. E., & Glover, G. H. (2007b). Assessing the influence of scanner background noise on auditory processing. II. An fMRI study comparing auditory processing in the absence and presence of recorded scanner noise using a sparse design. *Human Brain Mapping*, 28, 721-732. DOI: 10.1002/hbm.20299
- Hall, D. A., Haggard, M. P., Akeroyd, M. A., Palmer, A. R., Summerfield, A. Q., Elliott, M. R., Gurney, E. M., & Bowtell, R. W. (1999). "Sparse" temporal sampling in auditory fMRI. *Human Brain Mapping*, 7, 213-223
- Hall, D. A., Summerfield, A. Q., Goncalves, M. A., Foster, J. R., Palmer, A. R., & Bowtell, R. W. (2000). Time-course of the auditory BOLD response to scanner noise. *Magnetic Resonance in Medicine*, 43 (4), 601-606
- Harrington, D. L., Haaland, K. Y., & Hermanovics, N. (1998). Temporal processing in the basal ganglia. *Neuropsychology*, 12 (1)
- Heil, P., Rajan, R., & Irvine, D. R. F. (1994). Topographic representation of tone intensity along the isofrequency axis of cat primary auditory cortex. *Hearing research*, 76, 188-202

- Hoshi, E., Tremblay, L., Féger, J., Carras, P., & Strick P. L. (2005). The cerebellum communicates with the basal ganglia. *Nature Neuroscience*, 8 (11)
- Hugdahl, K. (2005). Symmetry and asymmetry in the human brain. *European Review*, 13 (2), 119–133
- Hugdahl, K. (2011) Fifty years of dichotic listening research - still going and going and.... *Brain and Cognition*, 76 (2), 211-213
- Hugdahl, K., Law, I., Kyllingsbæk, S., Brønnick, K., Gade, A., & Paulson, O. B (2000). Effects of attention on dichotic listening: An 15O-PET Study. *Human Brain Mapping*, 10, 87–97
- Humphries, C., Liebenthal, E., & Binder, J. (2010). Tonotopic organization of human auditory cortex. *NeuroImage*, 50 (3)
- Ivry, R. B., Spencer, R. M., Zelaznik, H. N., & Diedrichsen, J. (2002). The cerebellum and event timing. *Annals of The New York Academy of Sciences*, 978, 302-317
- Jäncke, L., Specht, K., Shah, J. N., & Hugdahl, K. (2003). Focused attention in a simple dichotic listening task: an fMRI experiment. *Cognitive Brain Research*, 16 (2), 257-266
- Jeffress, L. A. (1971). Detection and lateralization of binaural signals. *Audiology*, 10, 77-84
- Jeffress, L. A. (1948). A place theory of sound localization. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 41, 35–39
- Kimura, D. (2011). From ear to brain. *Brain and Cognition*, 76 (2), 214-217.
doi:10.1016/j.bandc.2010.11.009
- Kinsbourne, M. (1970). The cerebral basis of lateral asymmetries in attention. *Acta Psychologica*, 33, 193-201
- Lamminmäki, S., & Hari, R. (2000). Auditory cortex activation associated with octave illusion. *Neuroreport*, 11 (7), 1469-1472

- Mandel, A., Lamminmäki, S., Parkkonen, L., & Hari, R. (2010). Probing the neural basis of the auditory octave illusion with frequency-tagged MEG signals. 16th Annual Meeting of the Organization for Human Brain Mapping.
- Levin, B. E., Llabre, M. M., & Weiner, W. J. (1989). Cognitive impairments associated with early Parkinson's disease. *Neurology*, *39*, 557-561
- Lewis, P. A., & Miall, R. C. (2003). Distinct systems for automatic and cognitively controlled time measurement: evidence from neuroimaging. *Current Opinion in Neurobiology*, *13*, 1–6. Doi: 10.1016/S0959-4388(03)00036-9
- Lidsky, T. L., Manetto, C., & Schneider, J. S. (1985). A consideration of sensory factors involved in motor functions of the basal ganglia. *Brain Research Reviews*, *9*, 133-146
- Mangels, J. A., Ivry, R., & Shimizu, N. (1998). Dissociable contributions of the prefrontal and neocerebellar cortex to time perception. *Cognitive brain research*, *7* (1)
- Mathiak, K., Hertrich, I., Grodd, W., & Ackermann, H. (2002). Cerebellum and speech perception: A functional magnetic resonance imaging study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *14* (6), 902-912
- Mathiak, K., Hertrich, I., Grodd, W., & Ackermann, H. (2004). Discrimination of temporal information at the cerebellum: functional magnetic resonance imaging of nonverbal auditory memory. *NeuroImage*, *21* (1), 154-162.
doi:10.1016/j.neuroimage.2003.09.036
- Middleton, F. A., & Strick, P. L. (2000). Basal ganglia and cerebellar loops: motor and cognitive circuits. *Brain research reviews*, *31*
- Miller, M. K. & Cohen, J. D. (2001). An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annual Review of Neuroscience*, *24*, 167–202
- Moelker A., & Pattynama, P. M. T. (2003). Acoustic noise concerns in functional magnetic resonance imaging, *Human Brain Mapping*, *20* (3), 123–141

- Näätänen, R., Paavilainen, P., Rinne, T., & Alho, K. (2007) The mismatch negativity (MMN) in basic research of central auditory processing: A review. *Clinical Neurophysiology*, 118, 2544- 2590
- Nenadic, I., Gaser, C., Volz, H., Rammsayer, T., Häger, F., & Sauer, H. (2003). Processing of temporal information and the basal ganglia: new evidence from fMRI. *Experimental brain research*, 148 (2). Doi 10.1007/s00221-002-1188-4
- Parrish, T., Deshpande, V., & Chen, Y. (2009). Silent sparse sampling for auditory fMRI. Proceedings 17th Scientific Meeting, *International Society for Magnetic Resonance in Medicine*, 3667
- Petacchi, A., Laird, A. R., Fox, P. T., & Bower, J. M. (2005). Cerebellum and auditory function: An ALE meta-analysis of functional neuroimaging studies. *Human Brain Mapping*, 25, 118 –128
- Petkov, C. I., Kayser, C., Augath M., & Logothetis, N. K. (2006). Functional imaging reveals numerous fields in the monkey auditory cortex. *Monkey Auditory Cortex. PLoS Biol*, 4 (7)
- Price, C., Wise, R., Ramsay, S., Friston, K., Howard, D., Patterson, K., & Frackowiak, R. S. J. (1992). Regional response differences within the human auditory cortex when listening to words. *Neuroscience Letters*, 146, 179–182.
- Pugh, K. R., Shaywitz, B. A., Shaywitz, S. A., Fulbright, R. K., Byrd, D. B., Skudlarski, P., Shankweiler, D. P.,...& Gore, J. C. (1996). Auditory selective attention: an fMRI investigation. *NeuroImage*, 4, 159-173
- Purves, D., Augustine, G., Fitzpatrick, D., Hall, W., LaMantia, A., McNamara, J., & Williams, S. (2004). *Neuroscience* (3th ed.)
- Ravizza, S. M. & Ivry, R. B. (2001). Comparison of the basal ganglia and cerebellum in shifting attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13 (3), 285–297
- Rees, G., Kreiman, G., & Koch, C. (2002). Neural correlates of consciousness in humans. *Nature Reviews*, 3

- Ross, J., Tervaniemi, M., & Näätänen, R. (1996). Neural mechanisms of the octave illusion: electrophysiological evidence for central origin. *NeuroReport*, 8, 303–306
- Sally, S. L., & Kelly, J. B. (1988). Organization of auditory cortex in the albino rat: sound frequency. *Journal of Neurophysiology*, 59 (5)
- Scarff, C. J., Dort, J. C., Eggermont, J. J., & Goodyear, B. (2004). The effect of MR scanner noise on auditory cortex activity using fMRI. *Human Brain Mapping*, 22, 341–349
- Shah, N. J., Jäncke, L., Grosse-Ruyken, M., & Müller-Gärtner, H. W. (1999). Influence of acoustic masking noise in fMRI of the auditory cortex during phonetic discrimination. *Journal of Magnetic Resonance Imaging* 9, 19–25
- Sharpe, M. H. (1992). Auditory attention in early Parkinson's disease: An impairment in focused attention. *Neuropsychologia*, 30 (1), 101-106
- Snyder, J. S., Alain, C., & Picton, T. W. (2006). Effects of attention on neuroelectric correlates of auditory stream segregation. *Journal of cognitive neuroscience*, 18 (1)
- Sonnadara, R. R., & Trainor, L. J. (2005). Perceived intensity effects in the octave illusion. *Perception & Psychophysics*, 67 (4), 648-658
- Striem-Amit, E., Hertz, U., & Amedi, A. (2011) Extensive cochleotopic mapping of human auditory cortical fields obtained with phase-encoding fMRI. *Plos ONE*, 6 (3)
- Talavage, T. M., Edmister, W. B., Ledden, P. J., & Weisskoff, R. M. (1998). Comparison of Impact of fMRI sequence acoustics on auditory cortex activation. I: *Proceedings of the 6th Annual meeting of the International Society for Magnetic Resonance in Medicine*, s. 1503
- Talavage, T. M., Edmister, W. B., Ledden, P. J., & Weisskoff, R. M. (1999). Quantitative assessment of auditory cortex responses induced by imager acoustic noise. *Human Brain Mapping*, 7, 79–88

- Talavage, T. M., Ledden, P. J., Benson, R. R., Rosen, B. R., & Melcher, J. R. (2000). Frequency-dependent responses exhibited by multiple regions in human auditory cortex. *Hearing Research, 150*, 225-244
- Talavage, T. M., Sereno, M. I., Melcher, J. R., Ledden, P. J., Rosen, B. R., & Dale, A. M. (2004). Tonotopic organization in human auditory cortex revealed by progressions of frequency sensitivity. *Journal of Neurophysiology, 91* (3), 1282-1296
- Teki, S., Grube, M., Kumar, S., & Griffiths, T. D. (2011). Distinct neural substrates of duration-based and beat-based auditory timing. *The Journal of Neuroscience, 31* (10), 3805-3812
- Tervaniemi, M., & Hugdahl, K. (2003). Lateralization of auditory-cortex functions. *Brain Research Reviews, 43*, 231– 246. doi:10.1016/j.brainresrev.2003.08.004
- Thomsen, T., Rimol, L. M., Ersland, L., & Hugdahl, K. (2004). Dichotic listening reveals functional specificity in prefrontal cortex: an fMRI study. *NeuroImage, 21* (1), 211-218
- Vater, M., Foeller, E., Mora, E. C., Coro, F., Russell, I. J., & Kössl, M. (2010). Postnatal Maturation of Primary Auditory Cortex in the Mustached Bat, *Pteronotus parnellii*. *Journal of Neurophysiology, 103* (5), 2339-2354
- Vieregge ,P., Verleger, R., Wascher, E., Stüven, F., & Kömpf, D. (1994). Auditory selective attention is impaired in Parkinson's disease — event-related evidence from EEG potentials. *Cognitive Brain Research, 2* (2), 117-129
- Wallesch, C. (1985). Two syndromes of aphasia occurring with ischemic lesions involving the left basal ganglia. *Brain and Language, 25* (2) , 357-361
- Wegener, D., Galashan, F. O., Markowski, D. N., & Kreiter, A. (2006). Selective visual attention ensures constancy of sensory representations: Testing the influence of perceptual load and spatial competition. *Vision Research, 46*, 3563–3574
- Wessinger, C. M., Buonocore, M. H., Kussmaul, C. L., & Mangun, G. R. (1997). Tonotopy in human auditory cortex examined with functional magnetic resonance imaging. *Human Brain Mapping, 5*, 18–25

- Wessinger, C. M., VanMeter, J., Tian, B., Van Lare, J., Pekar, J., & Rauschecker, J. P. (2001). Hierarchical organization of the human auditory cortex revealed by functional magnetic resonance imaging. *Journal of Cognitive Neuroscience, 13* (1), 1-7
- Westerhausen R, & Hugdahl K. (2008). The corpus callosum in dichotic listening studies on hemispheric asymmetry: a review of clinical and experimental evidence. *Neuroscience Biobehavior Review, 32*, 44-54
- Yang, Y., Engelen, A., Engelen, W., Xu, S., Stern, E., & Silbersweig, D. A. (2000). A silent event-related functional MRI technique for brain activation studies without interference of scanner acoustic noise. *Magnetic Resonance in Medicine, 43* (2), 185-190

Vedlegg

Individuell plotting av prosentvis signalendring ved de ulike betingelsene. Merk at Mimic står for illusjonsetterligning, mens random tilsvarer stimulusetterligning.

