

Der Einfluss räumlich selektiver Aufmerksamkeit auf die bewusste Wahrnehmung und kortikale Verarbeitung somatosensorischer Reize

DISSERTATION

zur Erlangung des akademischen Grades Doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.) im Fach
Psychologie

eingereicht an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät II der Humboldt-
Universität zu Berlin

von Dipl. Psych. Ruth Schubert

geboren am 25. Juli 1975 in Heidelberg

Präsident:

Prof. Dr. Christoph Markschies

Dekan:

Prof. Dr. Wolfgang Coy

Gutachter:

Prof. Dr. Werner Sommer

Prof. Dr. Gabriel Curio

Prof. Dr. Norbert Kathmann

Tag der Verteidigung: 14.12.2007

Zusammenfassung

Zahlreiche Untersuchungen belegen, dass räumlich selektive Aufmerksamkeit visuelle und auditive Reizverarbeitung beeinflusst. Bestehende Modellvorstellungen sind, aufgrund der geringen Kenntnisse vergleichbarer somatosensorischer Effekte, schwer zu einem allgemeinen Mechanismus generalisieren. Mittels zeitlich-räumlich hoch aufgelöster Messmethoden wurden in dieser Dissertation Effekte räumlich selektiver Aufmerksamkeit auf die bewusste Wahrnehmung und kortikale Verarbeitung somatosensorischer Reize untersucht. Im Einzelnen wurde gezeigt, dass die räumlich selektive Aufmerksamkeit die Maskierung eines überschwelligen Reizes an einer Hand durch einen starken Reiz an der anderen Hand moduliert. Mittels Elektroenzephalografie (EEG) wurde nachgewiesen, dass nach der Stimulation die Verarbeitung in einem fronto-parietalen Netzwerk den Zugang ins Bewusstsein signalisiert. Der Befund einer der bewussten Wahrnehmung zeitlich vorausgehenden neuronalen Desynchronisation im frontalen Kortex und in S1 erlaubt eine Erweiterung bestehender Modellvorstellungen. In einer simultanen EEG-funktionelle Magnetresonanztomografie (fMRT) - Studie wurde gezeigt, dass räumlich selektive Aufmerksamkeit die Signalverarbeitung während einer frühen sensorischen Phase der Reizverarbeitung beeinflusst (50 ms). Dieser Effekt korrelierte mit den Blutflußänderungen in S1. Zusammenfassend zeigen die Studien, dass räumlich selektive Aufmerksamkeit zwar frühe somatosensorische Aktivität in S1 sowie die Wahrnehmung somatosensorischer Reize moduliert, dies jedoch keine hinreichende Bedingung für die bewusste Wahrnehmung ist. Hingegen ist die attentional kontrollierte Desynchronisation somatosensorischer Rhythmen vor der Stimulation, die eine verstärkte fronto-parietale Reizverarbeitung nach sich zieht, hierfür entscheidend.

Schlagworte:

Räumlich selektive Aufmerksamkeit, bewusste Wahrnehmung, primärer somatosensorischer Kortex, EEG, fMRT

Abstract

Numerous studies have shown that selective orientation of attention to a stimulus location modulates visual and auditory stimulus processing. Due to the relatively little knowledge about comparable effects of attention in the somatosensory system, existing models can barely be assigned to general cortical mechanisms. The studies conducted in this dissertation should therefore contribute to this knowledge. Effects of spatial selective attention on conscious perception and cortical processing of somatosensory stimuli have been investigated by applying recording methods with high temporal and spatial resolutions. Specifically, it was shown that spatial selective attention modulates masking of supra-threshold stimulus on one hand by a strong stimulus applied to the other hand. Using electroencephalography (EEG), it was demonstrated that processing in a fronto-parietal network but not early S1-activation signals the entry into conscious perception. The finding of neuronal desynchronisation in the frontal cortex and S1 preceding conscious stimulus perception permits the extension of the existing models. With the aim of localizing the temporal effects of spatial selective attention, a simultaneous EEG-functional magnetic resonance imaging (fMRI)-study was conducted. In contrast to findings of visual attention, it was shown that orientation of attention enhances somatosensory processing at an early stage of stimulus processing (50 ms). This effect correlated with the changes of cortical blood flow in S1. Together, these studies show that spatial-selective attention modulates early activity in S1 as well as conscious perception of somatosensory stimuli. Nevertheless, this is not sufficient for an entrance into conscious perception. Instead, attentionally controlled pre-stimulus desynchronisation of somatosensory rhythmic activity, followed by an increased fronto-parietal stimulus processing are necessary prerequisites for conscious perception.

Keywords

Spatial-selective attention, conscious perception, primary somatosensory cortex, EEG, fMRI

“My experience is what I agree to attend to [...] without selective interest, experience is an utter chaos. [...] It varies in every creature, but without it the consciousness of every creature would be a gray chaotic indiscriminateness, impossible for us even to conceive.”

William James “The Principles of Psychology”, 1890

Danksagung

Ich möchte allen danken, die mich bei der vorliegenden Dissertation durch ihre Zusammenarbeit und ihren Rat unterstützt haben. Mein Dank gilt besonders Prof. Dr. Gabriel Curio für die kritische Auseinandersetzung mit den Daten und die Lehrstunden im Schreiben von Publikationen und nicht zuletzt für seine Bestätigung und seine Ermutigung auf meinem wissenschaftlichen Weg,

meinem Betreuer Prof. Dr. Werner Sommer für seine Unterstützung und wichtigen Anregungen bei der Planung der Studien, bei der Diskussion der Daten und beim Verfassen der Manuskripte,

meinen Kolleginnen, Ko-Autorinnen und Freundinnen Claudia Preuschhof, Christina Scheibe, Stefanie Kehrer und Christine Stelzel für die anregenden wissenschaftlichen Diskussionen und dafür, dass sie mir in dieser Zeit stets freundschaftlich zur Seite standen,

Torsten Wüstenberg, der bei der Analyse der fMRT-Daten eine große Hilfe war,
und meiner Familie und meinen Freunden, die mir in meiner Freizeit den Rücken stärkten.

Eingereichte Einzelarbeiten

Dissertationsprojekt

Originalarbeiten

- Schubert, R., Blankenburg, F., Lemm, S., Villringer, A., Curio, G. (2006). Now you feel it – now you don't: ERP correlates of somatosensory awareness. *Psychophysiology*, 43, 31-40.
- Schubert, R., Ritter, P., Wüstenberg, T., Preuschhof, C., Curio, G., Sommer, W., Villringer, A.. Effects of tactile spatial-selective attention in S1: Simultaneous EEG-fMRI reveals correlated modulations of the P50 SEP component and the BOLD signal. *Under revision in Cerebral Cortex since May 2007*.
- Schubert, R., Haufe, S., Blankenburg, F., Villringer, A., Curio, G.. Now you'll feel it – now you won't: EEG rhythms predict conscious perception. *Submitted to Nature Neuroscience June 2007*.
- Schubert, R., Wüstenberg, T., Sommer, W.. Spatial cuing modulates conscious perception of suprathreshold somatosensory stimuli. *In preparation*.

Kurzbeiträge

- Schubert, R., Blankenburg, F., Lemm, S., Curio, G., Villringer, A. (2004). Cortical Processing of Consciously and Non-Consciously Perceived Somatosensory Stimuli: Evidence from Event-Related Potentials (ERPs). *Presented at the "Cognitive Neuroscience Meeting", April 18-20, 2004, San Francisco. Abstract pp. 223, F156*.
- Schubert, R., Ritter, P., Wüstenberg, T., Sommer, W., Villringer, A. (2005). Cortical Activation Patterns of Tactile Spatial Attention. *Presented at the "Annual Meeting of the Organization for Human Brain Mapping", June 12-16, 2005, Toronto, ON. NeuroImage, 26, Supplement 1, Abstract 1243*.
- Schubert, R., Haufe, S., Curio, G. (2007). Now you'll feel it – now you won't: Pre-stimulus mu and beta rhythms predict extinction of suprathreshold somatosensory stimuli. *Presented at the "Cognitive Neuroscience Meeting", Mai 5-8, 2007, New York. Abstract pp. 187, E144*.

Vorträge

- Schubert, R., Blankenburg, F., Lemm, S., Curio, G., Villringer, A.. Now you feel it – now you don't: ERP correlates of somatosensory awareness. *Berlin Neuroscience Forum in Bad Liebenwalde, 8-10 Juni 2006*.

Weitere Projekte

Originalarbeiten

- Scheibe, C., Schubert, R., Sommer, W., Heekeren, H.R.. Integration of prior probability in the process of decision making at a central cognitive stage of response selection. *In preparation.*
- Schmidt E.A., Kincses, W.E., Schrauf, M., Haufe, S., Schubert, R., & Curio, G. (in press). Assessing Drivers' Vigilance State During Monotonous Driving. *Proceedings of the Fourth International Symposium on Human Factors in Driving Assessment, Training, and Vehicle Design, Stevenson, Washington, July 9-12, 2007.*

Kurzbeiträge

- Scheibe, C., Schubert, R., Jatzew, S., Sommer, W., Heekeren, H.R. (2006). Influence of prior probability on decision-making. Presented at the “Annual Meeting of the Organization for Human Brain Mapping”, June 12-15, 2006, Florenz, Italy. *NeuroImage*, 31, Supplement 1, Abstract 551 T-AM.
- Schmidt E.A., Kincses, W.E., Schrauf, M., Haufe, S., Schubert, R., & Curio, G.. Assessing Drivers' Vigilance State During Monotonous Driving. Poster Presented at of the Fourth International Symposium on Human Factors in Driving Assessment, Training, and Vehicle Design, Stevenson, Washington, July 9-12, 2007.

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	1
Abstract	2
Danksagung	1
Glossar	1
1 Theoretischer Hintergrund	2
1.1 Einleitung	2
1.2 Selektive Aufmerksamkeit und Bewusstsein	3
1.2.1 Definitionen	3
1.2.2 Historischer Rückblick der Aufmerksamkeits- und Bewusstseinsforschung	4
1.2.3 Die Theorie des „Global Workspace“ der bewussten Wahrnehmung	5
1.2.4 Räumlich selektive Aufmerksamkeit	6
1.3 Neuroanatomie des somatosensorischen Systems	7
1.3.1 Rezeptoren und afferente Bahnen	7
1.3.2 Der primäre somatosensorische Kortex (S1)	8
1.3.3 Der sekundäre somatosensorische Kortex (S2)	9
2 Stand der Forschung	11
2.1 Räumlich selektive Aufmerksamkeit und bewusste Wahrnehmung	11
2.1.1 Der Einfluss von Aufmerksamkeit auf die Wahrnehmung	11
2.1.2 Störungen der Aufmerksamkeit: Neglekt und Extinktion	14
2.2 Modulation der kortikalen Verarbeitung durch selektive Aufmerksamkeit	16
2.2.1 Ein fronto-parietales Netzwerk selektiver Aufmerksamkeit	16
2.2.2 Neuronale Synchronizität in sensorischen Arealen: Frequenzanalytische Befunde	17
2.2.3 Die Aktivität somatosensorischer Einzelneurone: Tierexperimentelle Befunde	18
2.2.4 Früher attentionaler Filter oder späte Feedback-Schleife? Konvergierende Evidenzen von EKP- und fMRT-Befunden	19
3 Messmethoden	22
3.1 Elektroenzephalografie (EEG)	22
3.1.1 Somatosensorisch evozierte Potentiale	22
3.1.2 Somatosensorische rhythmische Oszillationen	23
3.2 Funktionelle Magnetresonanztomografie (fMRT)	25
3.3 Simultane Messung von EEG und fMRT	26
4 Fragestellungen und durchgeführte Studien	28

4.1	SEP-Korrelate bewusster Wahrnehmung (Studie 1)	28
4.2	Prä-Stimulus Effekte bewusster Wahrnehmung (Studie 2)	30
4.3	Modulation der Wahrnehmung durch räumlich selektive Aufmerksamkeit (Studie 3)	32
4.4	Attentionale Modulation primär sensorischer Areale (Studie 4)	33
5	Zusammenfassung und Ausblick	35
	Literaturverzeichnis	38
5.1	Selbständigkeitserklärung	1

Glossar

BOLD: Blood Oxygenation Level Dependent

EEG: Elektroenzephalografie

EKP: Ereigniskorreliertes Potential

fMRT: funktionelle Magnetresonanztomografie

GW: Global Workspace

ISI: Interstimulus-Intervall

RZ: Reaktionszeit

SEP: Somatosensorisch Evoziertes Potential

S1: primärer somatosensorischer Kortex

S2: sekundärer somatosensorischer Kortex

1 Theoretischer Hintergrund

1.1 Einleitung

Bereits zu der Zeit, als sich im 19. Jahrhundert die Psychologie als eigenständige Wissenschaft etablierte, war die Ergründung des menschlichen Bewusstseins ein zentrales Thema. William James (1842-1910) und Wilhelm Wundt (1832-1920) definierten die Psychologie als das Streben nach dem Verständnis der bewussten Erfahrung. In seinem 1890 erschienenen Buch „*The Principles of Psychology*“, das noch heute eine Grundlage für viele Bereiche psychologischer Forschung darstellt, verdeutlichte James die Notwendigkeit der Aufmerksamkeit für das Bewusstsein: „*My experience is what I agree to attend to [...] without selective interest [...] the consciousness of every creature would be a gray chaotic indiscriminateness*“.

Eine große Menge von Reizen trifft permanent auf die Rezeptoren unserer Sinnesmodalitäten. Aufgrund der limitierten Verarbeitungskapazität des Gehirns muss zwischen relevanten und irrelevanten Informationen unterschieden werden. Dies geschieht durch Mechanismen der Aufmerksamkeit. Sie selektiert die relevante Information für die weitere Verarbeitung. Nur durch aufmerksamkeitsbasierte Selektion kann dadurch eine bewusste Erfahrung entstehen. Dieser Mechanismus soll an einem einfachen Beispiel veranschaulicht werden: Man sitzt an einem Sommerabend mit Freunden auf der Terrasse und unterhält sich angeregt. Erst als der Abend vorüber ist, bemerkt man einen juckenden Mückenstich am Arm. Die Aufmerksamkeit war den ganzen Abend auf das Gespräch gelenkt und die Information eines kurzen Schmerzes während des Stechens ist deshalb nicht bewusst geworden. Am nächsten Abend sitzt man alleine auf der Terrasse. Man hört den hohen Ton, mit dem sich eine Mücke nähert und sieht, wie sie sich auf den Arm setzt und sticht. Den Einstich nimmt man nun als somatosensorische Erfahrung deutlich wahr. An beiden Abenden hat die gleiche Information die Rezeptoren der Haut erreicht. Doch ab einer bestimmten Stufe gab es durch die Zuwendung der Aufmerksamkeit einen Unterschied in der weiteren neuronalen Verarbeitung. Dieser Unterschied war für einen Eintrag der Information ins Bewusstsein entscheidend.

Zu welchem Zeitpunkt und auf welcher kortikalen Ebene durch die selektive Aufmerksamkeit zwischen bewusster und unbewusster Wahrnehmung eines somatosensorischen Reizes entschieden wird und wann und wo im Gehirn sich der Einfluss der selektiven Aufmerksamkeit auf die Verarbeitung dieser Reize abzeichnet, ist Gegenstand der vorliegenden Dissertation.

1.2 Selektive Aufmerksamkeit und Bewusstsein

1.2.1 Definitionen

Aufgrund der beschränkten Kapazität unseres Informationsverarbeitungssystems erfolgt mittels der selektiven Aufmerksamkeit die Auswahl relevanter Informationen und die Vernachlässigung bzw. Unterdrückung unwichtiger Informationen und damit eine optimalen Ausnutzung kognitiver Ressourcen (Parasuraman et al., 00). Die Selektion kann sich auf sämtliche Eigenschaften einer Information beziehen und in allen sensorischen Modalitäten stattfinden. Sie kann aufgrund kognitiver Faktoren, unseres Wissens, Erwartungen oder aktueller Ziele getroffen werden (top-down) und wird als Prozess der endogenen Aufmerksamkeitszuwendung bezeichnet. Geschieht die Selektion ohne Vorinformation, nur durch inhärente Stimuluseigenschaften, wie beispielsweise seine Intensität (bottom-up), bezeichnet man den Prozess als exogene Aufmerksamkeitszuwendung (für eine Übersicht siehe Corbetta und Shulman, 02). Experimentalpsychologische Untersuchungen haben gezeigt, dass eine selektive Ausrichtung der Aufmerksamkeit auf die Lokalisation potentieller Reize deren Wahrnehmung maßgeblich beeinflusst (Posner et al., 78; Posner, 86; Posner et al., 87). Dies äußert sich in einer besseren Diskriminationsleistung, schnelleren Reaktionszeiten und einer erhöhten Reizdetektion. Die damit einhergehende neuronale Aktivität ist Gegenstand zahlreicher neurowissenschaftlicher Untersuchungen.

Um den Zusammenhang zwischen Aufmerksamkeit und bewusster Wahrnehmung zu erläutern, ist ebenfalls die begriffliche Klärung der bewussten Wahrnehmung notwendig. Der Begriff Bewusstsein (engl. *consciousness*) hat im Sprachgebrauch eine vielfältige Bedeutung und bedarf bei Verwendung in einem wissenschaftlichen Kontext stets zusätzlicher Definitionen und Eingrenzungen. In den Naturwissenschaften wird deshalb häufiger der Begriff der Bewusstheit (engl. *awareness*) verwendet, die den Prozess der inneren Gewährwerdung eines Reizes in einer bestimmten Sinnesmodalität bedeutet. Da die Bewusstheit in der deutschen Sprache einen ungebräuchlichen Ausdruck darstellt, wird in der vorliegenden Dissertation synonym der Begriff der bewussten Wahrnehmung verwendet. Er beschreibt die dem expliziten Bericht zur Verfügung stehende neuronale Repräsentation einer Information (Gallace und Spence, 07). Den begrifflichen Gegenpol bildet die unbewusste Wahrnehmung. Sie beschreibt die Einwirkung sensorischer Reize auf unser Nervensystem ohne eine damit einhergehende bewusste mentale Repräsentation des Reizes.

1.2.2 Historischer Rückblick der Aufmerksamkeits- und Bewusstseinsforschung

Nach William James und Wilhelm Wundt befassten sich zu Beginn des 20. Jahrhunderts auch Sigmund Freud und Pierre Janet mit den Themen Bewusstsein und Aufmerksamkeit. Allerdings führten Methoden wie Introspektion und Hypnose zu keinen wesentlichen Fortschritten in der Erforschung zugrunde liegender Mechanismen. Zwischen 1920 und 1950 kam es durch den vorherrschenden Behaviorismus, der die bewusste Erfahrung als ein wissenschaftliches Thema ablehnte, zu einem Stillstand in der Erforschung dieser Phänomene. 1925 schrieb John Watson, einer der führenden Behavioristen, dass das Bewusstsein nichts anderes als die Seele der Theologie sei (zitiert nach Baars, 95). In den 50er Jahren kam es wieder zu einer Hinwendung zur Aufmerksamkeitsforschung. Basierend auf Studien zum dichotischen Hören wurde die Idee der Aufmerksamkeit als ein früher informationslimitierender Filter entwickelt (Broadbent, 58). Man nahm an, dass durch die Aufmerksamkeit relevante Informationen zu einem frühen Zeitpunkt aufgrund physikalischer Merkmale selektiert würden und nicht ausgewählte Informationen verloren gingen. Gegen einen frühen Filter sprach allerdings der Befund, dass auch eine nicht attendierte Information mit der Verarbeitung einer attendierten Information interferieren kann. Daraus entstand die Theorie eines späten Filters, bei der davon ausgegangen wurde, dass auch die nicht attendierte Information semantisch analysiert wird, selbst wenn diese nicht bis zur bewussten Wahrnehmung vordringt (TREISMAN, 64). Die Frage, ob es sich um einen frühen oder späten Filterprozess handelt, ist bis heute nicht vollständig gelöst. 1972 lieferte Robert Wurtz erstmals den Nachweis, dass Aufmerksamkeitsprozesse die neuronale Aktivität modulieren (Wurtz und Goldberg, 72). Er leitete die Aktivität einzelner Neurone im Kortex trainierter Affen ab, die eine Aufmerksamkeitsaufgabe ausführten. Prägend für die neurowissenschaftliche Bewusstseinsforschung war eine Studie von Libet und Kollegen (67). Sie leiteten an der menschlichen Kortex-Oberfläche evozierte elektrische Potentiale auf somatosensorische Reize unterhalb der Wahrnehmungsschwelle ab. Sie fanden einen Unterschied zwischen bewusster und unbewusster Information auf späteren, nicht primär sensorischen Verarbeitungsstufen. Dennoch galt das Thema Bewusstsein, insbesondere die Untersuchung unbewusster Prozesse lange Zeit als unwissenschaftlich. Erst durch Studien von McCauley (80) und Marcel (83), gewann der Forschungszweig erneut an Akzeptanz. Sie untersuchten systematisch die Darbietungsdauer von Bildern oder Wörtern, die zwar nicht bewusst wahrgenommen wurden, deren unbewusster Informationsgehalt jedoch einen Einfluss auf die nachfolgende Verarbeitung hatte.

Mit den immensen Fortschritten in der humanen Elektroenzephalografie (EEG) und in der funktionellen Bildgebung durch die Entwicklung der funktionellen Magnetresonanztomo-

grafie (fMRT) eröffneten sich in den letzten zwei Jahrzehnten neue Zugänge zur Erforschung der neuronalen Grundlage menschlicher Bewusstseins- und Aufmerksamkeitsprozesse.

1.2.3 Die Theorie des „Global Workspace“ der bewussten Wahrnehmung

1983 entwickelte Bernard Baars die Theorie eines „Global Workspace“ (GW) der bewussten Wahrnehmung (Baars, 95). Es basiert auf der Idee, dass die neuronale Verarbeitung im Gehirn auf einer Reihe von spezialisierten Modulen beruht, die Informationen parallel und automatisiert verarbeiten und deren Inhalte unbewusst bleiben. Damit eine Information bewusst wird, bedarf es eines zusätzlichen Systems, das er GW nennt. Die Vorstellung eines GWs, eines weit verteilten Verarbeitungssystems mit einem global zugänglichen Arbeitsspeicher, entstammt der Forschung zur künstlichen Intelligenz. Baars nimmt an, dass das GW die Kommunikation zwischen den einzelnen Modulen steuert und ihre Inhalte anderen Modulen zugänglich macht. Der Inhalt, der momentan das GW besetzt, wird bewusst wahrgenommen. Baars ging davon aus, dass sowohl die endogene wie auch die exogene Aufmerksamkeitszuwendung daran beteiligt sind, ob eine Information bewusst wird. Die endogene Aufmerksamkeit stellt dabei die bewusste Kontrolle des Zugangs zum Bewusstsein dar, um ein bestimmtes Ziel zu erreichen. Die Rekrutierung der notwendigen Prozesse zur Erreichung eines Zieles kann jedoch unterbrochen werden, wenn Ereignisse eintreten, die besonders relevant erscheinen (wie z.B. Reizintensität oder Schmerz) oder Handlungen erforderlich machen, die nicht automatisiert sind. Diese Ereignisse signalisieren dem System eine höhere Hierarchieebene als das zuvor verfolgte Ziel. Dadurch kommt es zu einer automatischen Aufmerksamkeitszuwendung auf diese Ereignisse. Ein Ereignis, das Ziele auf einer höheren Ebene auslöst, erhält eine höhere Priorität für den Zugang zum Bewusstsein.

Seit Baars hat die Vorstellung eines GW der bewussten Wahrnehmung große Bedeutung in den kognitiven Neurowissenschaften gefunden (z.B. Dehaene und Naccache, 01; Kanwisher, 01; Llinas et al., 98). Dehaene und Naccache widmeten sich verstärkt den neuronalen Grundlagen eines GW-Modells der bewussten Wahrnehmung. In ihrem Modell betonen sie den Ansatz der Aufmerksamkeit als eine Voraussetzung für die bewusste Wahrnehmung. Sie gehen davon aus, dass eine Information erst dann bewusst wird, wenn die neuronale Population, die sie repräsentiert durch eine attentionale Verstärkung (top-down) in einen Zustand kohärenter Aktivität versetzt wird, in den viele weit verteilte Neurone involviert sind (Posner und Dehaene, 94). Diese senden Signale an das GW zurück. Dieser Kreislauf benötigt eine minimale Dauer, bis die Information der bewussten Wahrnehmung zugänglich wird. Wird er zu früh unterbrochen, wenn beispielsweise die Information maskiert wird, bleibt sie unbe-

wusst. Den Autoren zufolge spielen der präfrontale Kortex und das anteriore Cingulum, aufgrund ihrer weit verteilten und über größere Distanzen bestehenden Verbindungen, eine Hauptrolle im GW.

Der von Deahene und Naccache Ansatz der Aufmerksamkeit als Voraussetzung für die bewusste Wahrnehmung wurde in der vorliegenden Dissertation eingehend untersucht. Zunächst soll jedoch das dem hier untersuchten Teilbereich der Aufmerksamkeit, der räumlich selektiven Aufmerksamkeit, zugrunde liegende Konzept erläutert werden.

1.2.4 Räumlich selektive Aufmerksamkeit

Die räumlich selektive Aufmerksamkeit kennzeichnet die Aufmerksamkeitszuwendung auf einen bestimmten Ort. Experimentalpsychologische Untersuchungen haben gezeigt, dass dadurch die Information, die an diesem Ort präsentiert wird, gegenüber einer Information an nicht mit Aufmerksamkeit versehenen Orten, bevorzugt verarbeitet wird (für eine Übersicht siehe Posner, 86). Ein Großteil des Wissens über die räumlich selektive Aufmerksamkeit stammt aus Untersuchungen des visuellen Systems. Frühe Beobachtungen machte bereits Hermann von Helmholtz (Helmholtz, 67). Er bat Probanden bestimmte Teile einer Tafel mit Buchstaben in den Fokus ihrer Aufmerksamkeit zu bringen. Dann leuchtete er unterschiedliche Abschnitte der Tafel aus. Die Probanden waren nur dann in der Lage die Buchstaben zu erkennen, wenn der Leuchtkegel innerhalb des Aufmerksamkeitsfokus lag. Hundert Jahre später erkannte Michael Posner, dass Reize im Fokus der Aufmerksamkeit nicht nur genauer wahrgenommen, sondern auch schneller auf diese reagiert wurde. Die von ihm daraufhin entwickelte Theorie des „Spotlights“ der Aufmerksamkeit geht davon aus, dass Informationen im Zentrum eines „Aufmerksamkeitsscheinwerfers“ in den Mittelpunkt der Wahrnehmung gerückt werden.

Eine wichtige Voraussetzung zur Untersuchung selektiver Aufmerksamkeitsmechanismen ist die zuverlässige Trennung von spezifischen und unspezifischen Effekten. Dazu bedarf es einer adäquaten sensorischen Kontrollbedingung (Naatanen, 92). Der Vergleich einer Stimulation unter Aufmerksamkeit (z.B. das Zählen bestimmter Stimuli) mit einer Stimulation unter einer anderen Aufgabe (z.B. lesen oder entspannen) beschreibt *nicht-selektive* Aufmerksamkeit. Da die nicht-attentionale Kontrollaufgabe einerseits zusätzliche kognitive Komponenten wie z.B. Sprachwahrnehmung enthält, kommt es zu einer nicht quantifizierbaren Menge unspezifischer Effekte. Eine optimale Kontrollbedingung für die räumlich selektive Aufmerksamkeit stellt deshalb die Stimulation mit derselben Reizart an einem nicht-attendierten Ort dar. Dabei ist der physikalische Charakter der Reizung identisch und nur der Parameter

Aufmerksamkeit wird moduliert. Die Differenzen der in beiden experimentellen Bedingungen gemessenen Verhaltens- und neurophysiologischen Größen hängen deshalb sehr wahrscheinlich mit der Modulation der Aufmerksamkeit zusammen.

Die Erforschung der Mechanismen räumlich selektiver Aufmerksamkeit ist jedoch nicht nur auf das visuelle System beschränkt. Da auch das somatosensorische System eine topische Organisation besitzt, verfügt es ebenfalls über räumliche Eigenschaften. Wie im visuellen System kann man auf der Körperoberfläche unterschiedliche Positionen abbilden, die im Gehirn punktgenau repräsentiert sind (Posner, 86). Unser Gehirn verfügt über ein Modell der Stellung der Gliedmaßen, das sich in den externalen Raum erstreckt und kontinuierlich aktualisiert wird (Haggard et al., 06). Die Position von Stimuli auf der Körperoberfläche wird in Positionen im externalen Raum umgerechnet (Bonda et al., 95). Folglich sind neuronale Repräsentationen räumlicher Informationen in der selektiven Ausrichtung der Aufmerksamkeit auf eine bestimmte Stelle am Körper involviert. Um die Einordnung des aktuellen Stands der Forschung sowie der hier durchgeführten Experimente zur somatosensorischen räumlich selektiven Aufmerksamkeit in einem allgemeinen Kontext zu ermöglichen, soll an dieser Stelle zunächst die funktionelle Neuroanatomie des somatosensorischen Systems erläutert werden.

1.3 Neuroanatomie des somatosensorischen Systems

1.3.1 Rezeptoren und afferente Bahnen

Die somatosensorischen Sinne lassen sich in vier verschiedene Modalitäten unterteilen: Berührung (Druck und Vibration), Temperatur, Schmerz und die Stellung der Gliedmaßen (Propriozeption). Die für die Wahrnehmung einer Stimulation auf der Haut verantwortlichen Rezeptoren, die Mechanorezeptoren, können schnell und langsam adaptierende Typen zugeordnet werden: Zu den langsam adaptierenden Rezeptoren gehören die Merkel'schen Tastscheiben, die sensitiv auf Druck reagieren sowie die Ruffini-Körperchen, die für die Spannung der Haut und Bewegung der Gelenke verantwortlich sind. Diese Rezeptoren bleiben über die gesamte Dauer einer Stimulation aktiv. Zu den schnell adaptierenden Rezeptoren zählen die Vater-Pacini-Lamellenkörperchen, die sensitiv für schnelle Vibrationsreize sind und Meissner'schen Tastkörperchen, die leichte Berührungen der Haut enkodieren. Bei der Stimulation des vorderen Zeigefingersegments werden je nach Art der Stimulation die Rezeptortypen in unterschiedlicher Art und Weise angesprochen. Während bei mechanischer Stimulation schnell und langsam adaptierende Berührungsrezeptoren feuern, löst eine elektrische Stimulation die si-

multane Aktivität aller Rezeptoren eines stimulierten Gebietes aus. Dies hat eine unterschiedliche Latenz und Stärke der Aktivität kortikaler Neurone zur Folge.

Abbildung 1 a zeigt den Verlauf eines Signals von den Rezeptoren am Finger bis zum somatosensorischen Kortex. Bei einer Stimulation der Mechanorezeptoren wird das Signal von den peripheren Nerven über die dorsale Ganglionwurzel in die Hinterstrangbahnen des Rückenmarks geleitet. Von dort steigt es zur Medulla oblongata auf und kreuzt auf die kontralaterale Seite und wird über den Lemniscus medialis im Mittelhirn in ventrale posterolaterale (VPL) und posteromediale (VPM) Thalamuskern projiziert. Diese Kerne sind direkt mit dem primären somatosensorischen Kortex (S1) und zu einem geringen Anteil auch mit dem sekundären somatosensorischen Kortex (S2) verbunden (Jones und POWELL, 70).

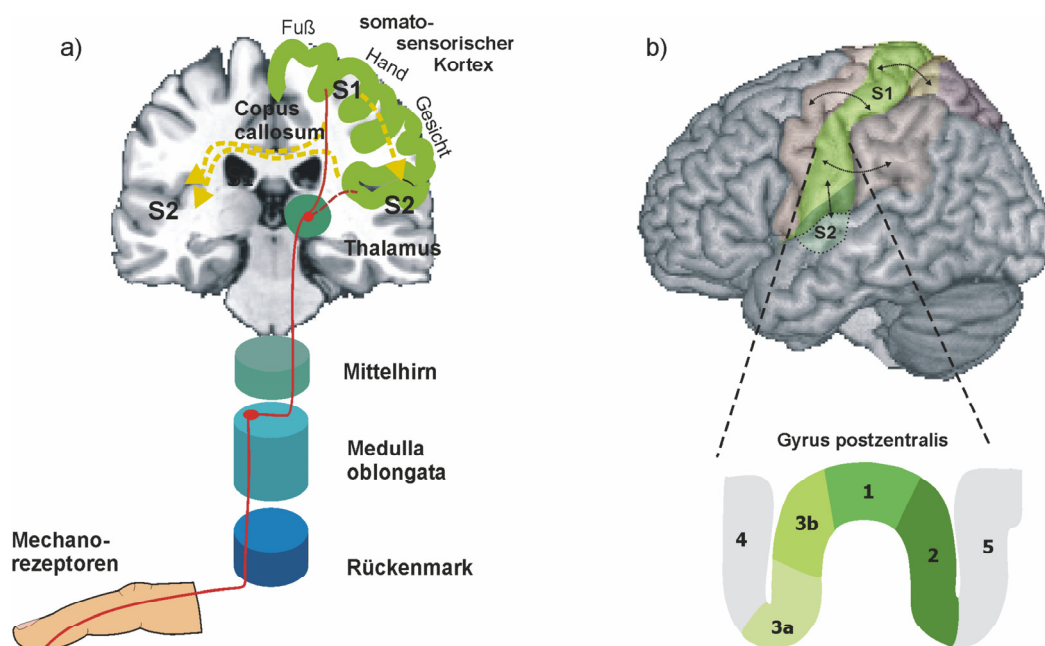


Abb. 1:

Das somatosensorische System. **a)** Der Verlauf eines Signals von den Mechanorezeptoren bis zum somatosensorischen Kortex. **b)** Der primäre somatosensorische Kortex umfasst den Gyrus postcentralis im anterioren Parietalkortex bestehend aus Brodmann Area (BA) 3a, 3b, 1 und 2, die von anterior nach posterior angeordnet sind. S1 ist reziprok mit dem präzentralen motorischen Kortex (BA 4), dem superioren und inferioren posterior parietalen Kortex (BA 5) sowie S2 verbunden.

1.3.2 Der primäre somatosensorische Kortex (S1)

Etwa 20 ms nach einer Stimulation der oberen Gliedmaßen erreicht das neuronale Signal S1 (Allison et al., 89a). Dieser umfasst den Gyrus postcentralis im anterioren Parietalkortex (Abb. 1 b), der eine vollständige somatotopische Repräsentation der Körperoberfläche, den so genannten somatosensorischen Homunkulus, enthält (Penfield und Rasmussen, 50). Darin sind die sen-

siblen Körperteile der haarlosen Haut (z.B. die Fingerspitzen oder die Lippen) besonders ausgedehnt repräsentiert.

Die Rinde von S1 lässt sich von anterior nach posterior in vier eng verbundene zytoarchitektonische Subareale untergliedern (Abb. 1 b): Brodmann Area (BA) 3a, 3b, 1 und 2 (Brodmann, 09). In jedem dieser Subareale ist die vollständige kontralaterale Körperoberfläche repräsentiert. Dies konnte zunächst durch Einzelzelleitungen an Affen (Merzenich et al., 78; Nelson et al., 80; Kaas, 83) und später mittels bildgebender Studien auch beim Menschen gezeigt werden (Burton et al., 97a; Kurth et al., 00; Francis et al., 00; Moore et al., 00). Die verschiedenen Subareale verarbeiten unterschiedliche somatosensorische Informationen: Neurone in BA 3a sind für propriozeptive Information zuständig, in BA 3b und 1 wird die mechanische Reizung der Haut verarbeitet und BA 2 reagiert auf Erregungen von Druck- und Gelenkrezeptoren (Zilles und Rehkämper, 98; POWELL und MOUNTCASTLE, 59; Iwamura et al., 93). Aus Untersuchungen an Affen wurde bekannt, dass in BA 3b die Repräsentation der Finger sowohl die weiteste Ausdehnung als auch die höchste Auflösung besitzt (Sur et al., 80; Merzenich et al., 78; Paul et al., 72).

S1 ist hauptsächlich für die Kodierung der physikalischen Reizeigenschaften, wie beispielsweise Intensität und Dauer der Stimulation, zuständig. Eine Schädigung von S1 führt typischerweise zu einer erhöhten somatosensorischen Wahrnehmungsschwelle, einem Unvermögen den Ort der Reizung zu lokalisieren, wenn er auf der Körperhälfte kontralateral zur Läsion präsentiert wurde oder einer fehlenden Wahrnehmung von Passivbewegungen der kontraläsionalen Gliedmaßen. Die Fingerbewegungen sind häufig schwerfällig und ungeschickt, da die Patienten keine Rückmeldung über die genaue Stellung der Finger bekommen (Kolb und Wishaw, 96).

S1 ist reziprok mit S2 verbunden. Weitere Verbindungen bestehen zwischen S1 und dem inferioren sowie dem superioren posterioren Parietallappen und dem primären motorischen Kortex (Abb. 1 a und b) (Nieuwenhuys et al., 91).

1.3.3 Der sekundäre somatosensorische Kortex (S2)

Die Entdeckung eines zweiten, kleineren somatosensorischen Kortex-Areals im Operculum parietale, genauer in und entlang der oberen Kante der sylvischen Fissur (Abb. 1 a), geht auf frühe tierexperimentelle Studien von Woolsey (1946) zurück. Auch diese Region enthält eine somatotopie Repräsentation der Körperoberfläche (Woolsey und Fairman, 46; Ruben et al., 01; Penfield und Rasmussen, 50). Allerdings sind die rezeptiven Felder größer als in S1 und repräsentieren nicht nur die kontralaterale, sondern auch die ipsilaterale Körperoberfläche (Burton

et al., 95; Krubitzer et al., 95). Folglich löst eine unilaterale Stimulation eine bilaterale Aktivierung in S2 aus.

Zusätzlich zu einer reziproken Verbindung mit S1 der gleichen Hemisphäre ist S2 über das Corpus callosum mit dem kontralateralen S1 und S2 verbunden und erhält zu einem geringeren Teil auch thalamischen Input vom VPL (Abb. 1 a). Durch intrakortikale und MEG-Ableitungen wurde nachgewiesen, dass eine Aktivierung des kontralateralen S2 etwa 60 - 90 ms nach Stimulation der oberen Gliedmaßen erfolgt und dass der ipsilaterale S2 ungefähr 15 ms später aktiv wird (Frot und Mauguiere, 99; Disbrow et al., 01; Hari et al., 84; Allison et al., 89b). Dies spricht für eine serielle Informationsübertragung von S1 nach S2. Allerdings deuten Untersuchungen mit hirnerkrankten Patienten auch auf eine teilweise parallele Prozessierung hin (Forss et al., 99; Taskin et al., 05). In zwei Studien konnte mittels intrakortikaler Ableitung (Barba et al., 02) und MEG (Karhu und Tesche, 99) eine Aktivität von S2 bereits 20 – 40 ms nach Stimulation gefunden werden.

Die weniger fein aufgelösten rezeptiven Felder in S2 dienen der Integration sensomotorischer Abläufe (Huttunen et al., 96) und sind an kognitiven Funktionen, wie beispielsweise taktilem Lernen, Gedächtnis und Aufmerksamkeit, beteiligt (Burton und Sinclair, 00a; Johansen-Berg und Lloyd, 00). Eine Schädigung von S2 hat somit auch ein komplexeres Störungsbild zur Folge. Bekannt ist die Astereognosie, die Unfähigkeit ein Objekt durch reines Tasten zu erkennen. Die in Kap. 2.1.2 beschriebene Extinktion kann ebenfalls die Folge einer Läsion von S2 sein.

2 Stand der Forschung

2.1 Räumlich selektive Aufmerksamkeit und bewusste Wahrnehmung

2.1.1 Der Einfluss von Aufmerksamkeit auf die Wahrnehmung

Ein zentrales Thema der vorliegenden Dissertation ist der Zusammenhang zwischen bewusster Wahrnehmung somatosensorischer Reize und räumlichen Aufmerksamkeitsmechanismen. Im Folgenden sollen nun der Forschungsstand auf Verhaltens- und neuronaler Basis erläutert werden, um die Einordnung der in Studien 1-3 gefundenen Effekte zu ermöglichen.

Untersuchungen im visuellen System

Der Einfluss räumlich selektiver Aufmerksamkeit auf die Wahrnehmung visueller Reize ist eingehend von Michael Posner untersucht worden (Posner et al., 78; Posner, 86; Posner et al., 87). In dem nach ihm benannten Posner-Paradigma sollen Probanden visuelle Reize an einer bestimmten Stelle eines Bildschirms erkennen und so schnell wie möglich darauf reagieren. Vor der Präsentation dieser Zielreize wird ein Hinweisreiz (engl. *Cue*) präsentiert, der mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit den Ort des nachfolgenden Reizes anzeigt. Neben validen Cues (meist 80 %) werden auch invalide Cues (meist 20 %) präsentiert, in denen die falsche räumliche Information enthalten ist. Resultate dieses Paradigmas zeigen, dass valide gegenüber invaliden und neutralen Cues sowohl die Detektionsrate als auch die Reaktionszeit (RZ) auf den Zielreiz verbessern. Das Posner-Paradigma ist ein etabliertes Paradigma in der experimentellen Psychologie. Auch in den Neurowissenschaften wird es häufig in elektrophysiologischen und bildgebenden Studien verwendet, um den neuronalen Zusammenhang von Aufmerksamkeit und Wahrnehmung aufzudecken. Eine aktuelle EEG-Studie von Thut und Kollegen (Thut et al., 06) zeigte, dass ein valider Cue die bewusste Wahrnehmung schwellen-naher visueller Reize verbesserte. Die Probanden detektierten mehr Reize und reagierten schneller. Im EEG ging der Reduktion der RZ eine Zunahme der Aktivität im okzipitalen Kortex kontralateral zum Aufmerksamkeitsfokus voraus, die durch die Reduktion des Alpha-Rhythmus gekennzeichnet wurde.

Auch in anderen Paradigmen, wie beispielsweise der visuellen Suche, ist der Ort des Aufmerksamkeitsfokus relevant dafür, ob ein bestimmtes Objekt in einer Gruppe umgebender Objekte bewusst wahrgenommen wird oder nicht (TREISMAN und Gelade, 80). In Studien zur so genannten durch Unaufmerksamkeit verursachten Blindheit (engl. *inattentional blindness*) (Rock et al., 92) haben Probanden eine komplexe visuelle Diskriminationsaufgabe an einer

spezifischen Stelle ihres visuellen Feldes durchgeführt. Erschien ein unerwarteter Reiz an einem nicht attendierten Ort, wurde dieser nicht bewusst wahrgenommen, obwohl er in einer nicht-attentionalen Kontrollaufgabe immer detektiert wurde. Ähnliche Beobachtungen wurden bei Studien zum attentionalen Blink und der Blindheit für Veränderungen (engl. *change blindness*) (Luck et al., 96; Vogel et al., 98) gemacht. Auch hier entstand keine bewusste Wahrnehmung für Reize außerhalb des Fokus der räumlichen Aufmerksamkeit.

Untersuchungen im somatosensorischen System

Auch im somatosensorischen System wurde der Einfluss räumlicher Aufmerksamkeit auf die Wahrnehmung untersucht (Posner, 86; Butter et al., 89; Bradshaw et al., 92). In einer Verhaltensstudie präsentierte Posner (1986) einen symbolischen Cue in der Mitte des Bildschirms, der eine Berührung des rechten oder linken Zeigefingers ankündigte. Dabei zeigte die Validität des Cues keinen Effekt auf die RZ. Posner nimmt an, dass die endogene visuelle Orientierung auf einen taktilen Reiz zu langsam gewesen sei, um seiner Detektion voranzugehen. Diese Hypothese wird durch eine Studie gestützt, in der ohne Cue die Detektionszeit auf visuelle und taktile Reize verglichen wurde, die eine exogene Aufmerksamkeitszuwendung darstellt. Dabei war die Zeit auf einen taktilen Reiz deutlich kürzer (Klein und Posner, 74). Er vermutet, dass taktile im Gegensatz zu visuellen Reizen einen automatisch alarmierenden Effekt besäßen. Anders als Posner (1986) fanden Butter und Kollegen (Butter et al., 89) und Bradshaw und Kollegen (Bradshaw et al., 92) in Abhängigkeit der Validität des Cues einen deutlichen RZ-Effekt auf taktile Reize. Eine mögliche Ursache für diesen Unterschied sehen die Autoren darin, dass sie keine zentralen, symbolischen Cues präsentierten¹. Sie nehmen an, dass bei visuellen, zentral präsentierten symbolischen Cues zur Ausrichtung der taktilen Aufmerksamkeit keine Verbindung zwischen visuellen und taktilen Aufmerksamkeitsprozessen hergestellt wird. Andererseits haben cross-modale Studien zur selektiven Aufmerksamkeit, bei denen gleichzeitig visuell oder taktil stimuliert und die Aufmerksamkeit selektiv auf die eine oder andere Modalität gerichtet wurde, gezeigt, dass die Richtung der Aufmerksamkeit auf die visuelle Modalität einen beträchtlichen Einfluss auf die Reaktionszeit und die Diskrimination unterschiedlicher taktiler Oberflächenstrukturen hat (Post und Chapman, 91; Zompa und Chapman, 95).

Die bewusste Wahrnehmung somatosensorischer Reize wurde auf der Verhaltensebene auch mit dem Paradigma der bilateralen Rückwärtsmaskierung untersucht (Meador et al., 98). Dieses Paradigma liegt den drei ersten, im Rahmen dieser Dissertation durchgeführten Studien

¹ Die Autoren verwendeten lateral angebrachte Lampen, die sie direkt über den nachfolgend stimulierten Fingern aufleuchten ließen.

zugrunde und soll daher eingehend erläutert werden. Meador und Kollegen stimulierten dabei den Zeigefinger einer Hand mit einem schwachen, jedoch deutlich oberhalb der sensorischen Wahrnehmungsschwelle befindlichen elektrischen Reiz. Dieser stellte den zu detektierenden Reiz (Zielreiz) dar. Wurde dieser nach 50-100 ms von einem starken elektrischen Reiz am Zeigefinger der anderen Hand gefolgt (Maskierungsreiz), kam es in 80 % der Fälle nicht zu einer bewussten Wahrnehmung des Zielreizes. Dieses Phänomen weist eine hohe Ähnlichkeit mit dem Phänomen der Extinktion bei hirnerkrankten Patienten auf, dem eine Störung der räumlichen Aufmerksamkeitsverteilung zugrunde gelegt wird. Diese Patienten nehmen Reize im kontraläsionalen Halbfeld bei einer unilateralen Stimulation bewusst wahr. Werden sie jedoch zusätzlich im ipsiläsionalen Halbfeld stimuliert, verschwindet der kontraläsionale Reiz aus der bewussten Wahrnehmung (eine ausführliche Beschreibung des Extinktions-Phänomens und dessen Ursachen befinden sich im nächsten Abschnitt, Kap. 2.1.2). Aufgrund der hohen Ähnlichkeit mit diesem Phänomen bezeichneten Meador und Kollegen das beschriebene Paradigma der bilateralen Rückwärtsmaskierung als Extinktions-Paradigma. Diese Ähnlichkeit lässt die Frage aufkommen, ob eine Extinktion bei gesunden Probanden ebenfalls durch eine Ablenkung der räumlichen Aufmerksamkeit ausgelöst wird. Meador und Kollegen nehmen an, dass es zwar zu einer initialen Verarbeitung des Zielreizes in S1 kommt, danach jedoch die thalamo-kortikale Informationsübertragung mit der Verarbeitung des Maskierungsreizes interferiert. Um zu überprüfen, bis zu welcher kortikalen Ebene der extinguierte Zielreiz verarbeitet wird und welche Prozesse notwendig für einen Eintrag ins Bewusstsein sind, wurde in der vorliegenden Dissertation das somatosensorische Extinktions-Paradigma bei gesunden Probanden mittels EEG untersucht (Studie 1 und 2). Um zu überprüfen, ob der Extinktion tatsächlich räumliche Aufmerksamkeitsprozesse zugrunde liegen, wie bei dem neurologischen Defizit angenommen, wurde in einer weiteren Studie die Extinktion mit einem variierenden Aufmerksamkeitsfokus, im Sinne des Posner-Paradigmas, untersucht (Studie 3).

Die Frage nach der Beteiligung von S1 für die bewusste Wahrnehmung wurde auf elektrophysiologischer Ebene bislang in Studien untersucht, bei denen die evozierte neuronale Aktivität intrakraniell in S1 am menschlichen Kortex (Libet et al., 67; Ray et al., 99) und am Affenkortex (de Lafuente und Romo, 05) abgeleitet wurde. Sie haben gezeigt, dass die frühe neuronale Antwort nicht hinreichend für die bewusste Wahrnehmung somatosensorischer Reize ist, die nahe oder unterhalb der sensorischen Schwelle liegen. Palva und Kollegen (Palva et al., 05) fanden hingegen im MEG auf schwelennahe detektierte elektrische Reize größere evozierte Potentiale in S1 als auf nicht detektierte Reize. Problematisch bei schwelennahen Reizen ist, dass die neuronale Antwort möglicherweise stark mit Vigilanzeffekten konfundiert

ist, da die Probanden über lange Strecken des Versuches den Eindruck haben können, dass keinerlei Stimulation erfolgt. Zudem werden in unserem täglichen Leben ebenfalls eine Vielzahl von Reizen, die deutlich oberhalb der sensorischen Schwelle liegen, nicht bewusst wahrgenommen. Die Rolle der Reizverarbeitung in S1 für die bewusste Wahrnehmung deutlich überschwelliger somatosensorischer Reize war daher die grundlegende Fragestellung in Studie 1.

Die experimentalpsychologischen und neurowissenschaftlichen Untersuchungen mit gesunden Probanden weisen auf einen engen Zusammenhang zwischen bewusster Wahrnehmung und räumlicher Aufmerksamkeit hin. Die Rolle der primären sensorischen Verarbeitung konnte bislang lediglich an unterschwelligen oder schwelennahen Reizen untersucht werden. Der Zusammenhang zwischen bewusster Wahrnehmung und räumlicher Aufmerksamkeit sowie die Rolle der primären sensorischen Verarbeitung für die bewusste Wahrnehmung werden zusätzlich durch Studien gestützt, die Wahrnehmungseffekte bei Patienten mit kortikalen Läsionen untersucht haben.

2.1.2 Störungen der Aufmerksamkeit: Neglekt und Extinktion

Der Zusammenhang zwischen räumlicher Aufmerksamkeit und bewusster Wahrnehmung wird deutlich, wenn man Neglekt-Patienten und Patienten, die an einer Extinktion leiden, betrachtet. In beiden Fällen handelt es sich um eine Störung der räumlichen Aufmerksamkeit, die nach einer Schädigung, zumeist des rechten inferioren Parietallappens oder des rechten superioren temporalen Gyrus sowie des rechten prämotorischen Kortex als auch der subkortikalen Areale, auftreten kann (Karnath, 88; Karnath et al., 05; Mort et al., 03; Driver und Vuilleumier, 01; Vallar, 01). Sie äußert sich im Fehlen der bewussten Wahrnehmung sensorischer Ereignisse im kontraläsionalen Halbfeld. Die beschriebenen Läsionen führen darüber hinaus zu fehlendem Orientierungsverhalten sowie Defiziten in der explorativen Suche und anderen Handlungen, die diese Seite betreffen. Die Extinktion stellt eine Form des Neglekts dar, bei der es nur bei bilateraler Stimulation zu einem kontraläsionalen Wahrnehmungsverlust kommt. Beiden Phänomenen wird eine Störung der räumlichen Aufmerksamkeit zugrunde gelegt, die sich in einem attentionalen Ungleichgewicht zugunsten der gesunden Halbseite äußert (Mesulam, 99). Neglekt und Extinktion können nahezu alle sensorischen Modalitäten betreffen (Bellus et al., 88; Vallar, 01; Mattingley et al., 97). Die Tatsache, dass diese Störungen bei zumeist vollständig intakten primären sensorischen Regionen auftreten, legt die Vermutung nahe, dass in diesen Arealen ein beträchtlicher Teil der sensorischen Information unbewusst verarbeitet wird (für eine Übersicht siehe Driver und Vuilleumier, 01).

Eine Beeinträchtigung in der bewussten Wahrnehmung taktiler Reize lässt sich bei Patienten beobachten, die an einer taktilen Extinktion leiden (Sarri et al., 06; Gallace und Spence, 07; Eimer et al., 02; Oliveri et al., 02; Guerrini et al., 03; Berti et al., 99; Mattingley et al., 97). Diese Patienten haben zumeist eine Läsion der oben beschriebenen Areale erlitten, wobei der somatosensorische Kortex nur selten betroffen ist. Sie können Reize, die an ihrer kontraläsionalen Hand appliziert werden, unverändert und bewusst wahrnehmen. Wird allerdings zusätzlich die ipsiläsionale Hand stimuliert, entzieht sich der kontraläsionale Reiz der bewussten Wahrnehmung. Der Einfluss des ipsiläsionalen Reizes auf die Detektion des kontraläsionalen Reizes wurde im Sinne der Signal-Entdeckungstheorie anhand der Maße für Sensitivität und Antworttendenz nachgewiesen (Olson et al., 03; Ricci und Chatterjee, 04; Vaishnavi et al., 00). Die Ursache für die Extinktion ist vermutlich ein attentionales Ungleichgewicht in Richtung des Stimulus, der auf der Körperhälfte kontralateral zur gesunden Hemisphäre appliziert wird (Driver und Vuilleumier, 01; Mesulam, 99; Oliveri et al., 02). Die Wahrnehmung kontraläsionaler Reize verbesserte sich, wenn die Patienten in die Richtung der stimulierten Körperseite blickten (Vaishnavi et al., 00). Die somatosensorische Extinktion ließ sich ebenfalls durch eine Stimulation der Nackenmuskulatur (Karnath et al., 93) und mittels Prismenadaptation (Girardi et al., 04) modulieren. Diesen Untersuchungen ist gemein, dass sie die Information manipulierten, die für die Repräsentation des Raumes notwendig ist (Gallace und Spence, 07). Dabei scheint die somatosensorische Extinktion unterschiedliche räumliche Repräsentationssysteme betreffen zu können: In einer Studie mit einem Patienten, der an einer Extinktion litt, wurde eine stabile Extinktionsrate beobachtet, auch wenn der stimulierte kontraläsionale Arm auf der gesunden Halbseite lag (Berti et al., 99). In einer anderen Studie konnte durch die Umlagerung des Armes eine Verbesserung der Wahrnehmung erzielt werden (Aglioti et al., 99). Eine Studie von di Pellegrino und Kollegen (di Pellegrino et al., 97) zeigte eine Verschlechterung der haptischen Objekterkennung, wenn sich der ipsiläsionale Arm im kontraläsionalen Halbfeld befand. Die somatosensorische Extinktion scheint sowohl die Repräsentationen der Gliedmaßen im Raum wie auch die externalen Raumrepräsentationen betreffen zu können.

Untersuchungen an Patienten mit somatosensorischer Extinktion haben gezeigt, dass trotz eines Fehlens der bewussten Wahrnehmung eine unbewusste (implizite) Verarbeitung der Reize stattfindet (Maravita, 97; Berti et al., 99)². Elektrophysiologische und bildgebende

² In einer Verhaltensstudie wurde ein Patient, der an einer taktilen Extinktion litt, gebeten, die Größe verschiedener Quader einzuschätzen, von denen jeweils einer gleichzeitig in seine linke und rechte Hand gelegt wurde (Berti et al., 99). Obwohl der Patient den linken Quader nicht wahrnahm, beeinflusste seine Größe unbewusst die Größeneinschätzung des bewusst wahrgenommenen rechten Quaders. In einer anderen Studie waren Patienten, die

Studien mit Patienten, die an einer Extinktion leiden, weisen darauf hin, dass die frühe Verarbeitung in S1 unabhängig davon stattfindet, ob der Reiz ins Bewusstsein vordringt oder nicht. Eimer und Kollegen (02) untersuchten einen Patienten mit taktiler Extinktion mittels EEG. Der Patient wurde in zufälliger Reihenfolge am linken, rechten oder beiden Zeigefingern stimuliert und sollte die Seite der Stimulation benennen. Nach einer bilateralen Stimulation gab er in 75 % der Fälle an, eine rein rechtsseitige Stimulation gespürt zu haben. Trotzdem waren nach rechter und linker unilateraler Stimulation SEP-Komponenten früher (P60) und mittlerer Latenz (N110) über beiden Hemisphären deutlich nachweisbar. Die Amplituden über der rechten Hemisphäre waren jedoch geringfügig kleiner. Interessanterweise löste selbst eine bilaterale Stimulation diese Komponenten über der rechten Hemisphäre aus, auch wenn keine linksseitige Stimulation berichtet wurde. Eine kürzlich veröffentlichte fMRT-Studie von Sarri und Kollegen (06) beschreibt einen Patienten mit einer cross-modalen, visuell-taktilen Extinktion. Bei diesem Patienten führte eine gleichzeitig visuelle und taktile Stimulation in 50 % der Fälle zu einer Extinktion der taktilen Reize. Dennoch zeigte sich im fMRT bei bi-modaler Stimulation eine Aktivierung von S1, auch wenn der Patient nur eine visuelle Stimulation berichtet hatte.

Die Studien mit Patienten, die an einer somatosensorischen Extinktion leiden, verdeutlichen die Relevanz der räumlichen Aufmerksamkeit für die bewusste Wahrnehmung somatosensorischer Reize sowie die Unabhängigkeit der bewussten Wahrnehmung von einer frühen Reizverarbeitung in S1. Im nächsten Abschnitt sollen anhand aktueller Befunde die neuronalen Mechanismen räumlich selektiver Aufmerksamkeit und insbesondere ihr Einfluss auf die sensorische Reizverarbeitung erläutert werden.

2.2 Modulation der kortikalen Verarbeitung durch selektive Aufmerksamkeit

2.2.1 Ein fronto-parietales Netzwerk selektiver Aufmerksamkeit

Im visuellen System weisen zahlreiche Befunde darauf hin, dass die Aufmerksamkeit durch die kortikale Aktivität in einem fronto-parietalen Netzwerk repräsentiert wird. Der intraparietale Kortex, der temporo-parietale Kortex, der superiore und inferiore Frontalkortex sind hierbei wichtige Hirnregionen (Corbetta, 98; Corbetta et al., 00; Hopfinger et al., 00; Corbetta et al., 93; Nobre et al., 97; Posner et al., 87; Mountcastle, 78). Corbetta und Shulman (02) unter-

gleichzeitig Objekte in beide Hände gelegt bekamen, zwar nicht in der Lage das Objekt in ihrer kontraläsionalen Hand zu benennen, konnten jedoch überzufällig häufig richtig beurteilen, ob es sich um das gleiche oder ein anderes Objekt handelte als in der ipsiläsionalen Hand.

scheiden zwischen einem dorsalen endogenen Aufmerksamkeitsnetzwerk, das aus dem intraparietalen und superioren Frontalkortex besteht und durch top-down Kontrolle die Auswahl von Reizen und Reaktionen moduliert. Das endogene Aufmerksamkeitsnetzwerk übt eine Kontrolle auf sensorische Areale aus (top-down). Durch die Verstärkung der Aktivität auf die relevante Eigenschaften der ausgewählten Ereignisse bestimmt es über die Selektion der relevanten Informationen (Desimone und Duncan, 95; Kastner und Ungerleider, 00; Treue, 01). Die Aktivität dieses Systems kann jedoch durch ein ventrales exogenes Aufmerksamkeitsnetzwerk unterbrochen werden. Der temporo-parietale und inferiore Frontalkortex, insbesondere der rechten Hemisphäre, sind demnach auf die Selektion salienter und unerwarteter Reize spezialisiert. Die Autoren nehmen außerdem an, dass die Aktivität des endogenen Aufmerksamkeitsnetzwerks durch die Detektion eines Reizes moduliert wird.

Untersuchungen zur somatosensorischen Aufmerksamkeit, in denen die Aufmerksamkeit selektiv auf die haptischen Eigenschaften eines Objektes oder vibrotaktile Reize gerichtet war, zeigen ebenfalls Aktivierungen des posterior parietalen und superior frontalen Kortex (für eine Übersicht siehe Burton und Sinclair, 00a). Eine fMRT-Studie zur taktilen räumlich selektiven Aufmerksamkeit, in der Probanden Buchstaben auf dem Rücken einer Hand erkennen sollten, die auf beide Handrücken gleichzeitig geschrieben wurden, zeigte die Aktivierung eines bilateralen Netzwerkes, bestehend aus dem superioren parietalen und inferior temporalen Kortex sowie dem superioren frontalen Gyrus (Meador et al., 02a). In welcher Weise dieses System höherer kortikaler Areale die Aktivität sensorischer Areale zu modulieren vermag und zu welchem Zeitpunkt dies geschieht, ist Inhalt der in dieser Arbeit durchgeführten Studien. Die folgenden Abschnitte sollen nun den aktuellen Kenntnisstand zur attentionalen Modulation sensorischer Areale erläutern.

2.2.2 Neuronale Synchronizität in sensorischen Arealen: Frequenzanalytische Befunde

Es gibt zunehmend Hinweise darauf, dass die selektive Aufmerksamkeit die zeitliche Struktur der neuronalen Antworten in den sensorischen Regionen verändert. Das bedeutet, dass die Repräsentation eines attendierten Stimulus in einer Modifikation der Synchronizität der stimulusbezogenen neuronalen Aktivität besteht. Zahlreiche Studien haben unter visueller Aufmerksamkeit eine Zunahme der Aktivität im okzipitalen Kortex durch eine erhöhte Synchronizität im Gamma-Frequenzband (~ 40 Hz) gezeigt (Niebur et al., 93; Makeig und Jung, 96; Roelfsema et al., 97; Fries et al., 97; Gruber et al., 99). In einer Studie zur somatosensorischen räumlich selektiven Aufmerksamkeit konnte kürzlich ebenfalls eine Zunahme der Synchroni-

tät somatosensorischer Gamma-Frequenzen unter Aufmerksamkeit bestätigt werden (Bauer et al., 06).

Auch die neuronale rhythmische Aktivität im Alpha-Frequenzband (8-14 Hz) sensorischer Areale scheint durch Aufmerksamkeitsprozesse moduliert zu werden. Der Alpha-Rhythmus signalisiert überwiegend in einem Zustand verringerter Signalübertragung, wie beispielsweise beim Schlaf (Lopes da Silva et al., 80) und wird deshalb häufig als Ruhe-Rhythmus bezeichnet. Durch die selektive Ausrichtung der Aufmerksamkeit kann es zu einer Unterbrechung des Ruhe-Modus in den involvierten Hirnregionen kommen. In EEG-Studien zur visuellen selektiven Aufmerksamkeit fand man eine Abnahme des Alpha-Rhythmus in den sensorischen Arealen, die den attendierten Stimulus verarbeiteten und wurde teilweise sogar vor Eintreten des Stimulus beobachtet (Thut et al., 06; Babiloni et al., 06; Sauseng et al., 05). Einige Befunde weisen sogar auf eine Zunahme des Alpha-Rhythmus in sensorischen Arealen hin, die irrelevante Informationen verarbeiten (Kelly et al., 06; Fu et al., 01; Worden et al., 00; Yamagishi et al., 03). Diese Befunde wurden im Sinne einer erhöhten kortikalen Antwortbereitschaft interpretiert, die die Verarbeitung visueller Reize im Fokus der Aufmerksamkeit erleichtern soll. Eine Modulation des somatosensorischen Ruhe-Rhythmus (Rolandischer Mu- und Beta-Rhythmus) durch die räumliche Aufmerksamkeitsausrichtung konnte bislang nicht nachgewiesen werden (Bauer et al., 06). Allerdings führte die Antizipation einer schmerzhaften somatosensorischen Stimulation gegenüber einer nicht-schmerzhaften Stimulation zu einer stärkeren Unterdrückung des Mu-Rhythmus (Babiloni et al., 04). Dies ist ein Hinweis darauf, dass möglicherweise die somatosensorischen Ruhe-Rhythmen ebenfalls durch attentionale Mechanismen moduliert werden. Dieser Frage und wie eine attentionale Modulation der Rhythmen mit der bewussten Wahrnehmung zusammenhängt, wurde in Studie 2 nachgegangen.

2.2.3 Die Aktivität somatosensorischer Einzelneurone: Tierexperimentelle Befunde

Es wird vermutet, dass sich die attentionale Modulation in einer erhöhten neuronalen Antwortbereitschaft auf attendierte Stimuli widerspiegelt (Motter, 93; Moran und Desimone, 85; McAdams und Maunsell, 99; Hsiao et al., 93; Chapman und Meftah, 05; Meftah et al., 02). Im Vergleich zur Erforschung der neuronalen Korrelate visueller Aufmerksamkeit ist das Wissen über attentionale Effekte im somatosensorischen System noch jung und relativ uneindeutig. Weitgehende Einigkeit besteht jedoch darüber, dass selektive Aufmerksamkeit die neuronale Aktivität auf taktile Reize sowohl in S1 als auch in S2 beeinflusst. Dazu haben Einzelzellableitungen am somatosensorischen Kortex von Affen einen bedeutenden Beitrag geleistet. In

einer Reihe von Studien zur cross-modalen Aufmerksamkeit wurden Affen gleichzeitig vibrotaktil und visuell stimuliert und sollten sich der einen oder anderen Modalität zur Lösung einer Diskriminationsaufgabe zuwenden. Es zeigte sich, dass die selektive Hinwendung zu einer taktilen Stimulation im Vergleich zur Hinwendung zur visuellen oder einer passiven Stimulation zu einer erhöhten Feuerrate von Neuronen in S1 und S2 führte (Meftah et al., 02; Chapman und Meftah, 05; Burton und Sinclair, 00c; Burton et al., 97b; Hsiao et al., 93). Der Anteil der durch die Aufmerksamkeit modulierten S1-Neurone variierte zwischen 24 % (Meftah et al., 02; Chapman und Meftah, 05), 40 % (Hsiao et al., 93) und 50 % (Burton und Sinclair, 00c). Übereinstimmend fanden die Autoren stets stärkere Effekte in S2 als in S1. Taktile räumlich selektive Aufmerksamkeit wurde in einer Studie von Burton (00b) untersucht. Hier wurde mittels eines Cues die Aufmerksamkeit der Affen entweder auf eine visuelle oder auf eine taktile Stimulation auf eine der beiden simultan stimulierten Hände gerichtet. Die Ergebnisse zeigen, dass die Ausrichtung der Aufmerksamkeit auf eine Hand die Feuerrate von Neuronen nur im kontralateralen S1, nicht jedoch im ipsilateralen S1 erhöhte. Im somatosensorischen System scheint, ähnlich wie im visuellen System, ebenfalls die neuronale Synchronizität eine Rolle bei der attentionalen Selektion zu spielen. Dies zeigt eine Studie von Steinmetz (Steinmetz et al., 00). Während die Autoren die elektrische Aktivität von Neuronen von S2 ableiteten, sollten Affen ihre Aufmerksamkeit entweder auf eine visuelle oder eine taktile Stimulation lenken, die simultan präsentiert wurden. Bei der Lösung einer Diskriminationsaufgabe zeigten 35% der untersuchten S2-Neuronenpaare eine Veränderung ihrer Synchronizität mit dem Wechsel der attendierten Modalität. Interessanterweise zeigten davon 80 % eine Zunahme an Synchronizität, wenn die Aufmerksamkeit auf die taktile Stimulation gerichtet war. Um welchen Frequenzbereich es sich dabei handelte, wurde nicht erläutert. Insgesamt zeigen die tierexperimentellen Untersuchungen des somatosensorischen Kortex, dass die neuronale Aktivität in S2 und zu einem geringeren Maße auch in S1 durch Aufmerksamkeitsprozesse moduliert wird.

2.2.4 Früher attentionaler Filter oder späte Feedback-Schleife? Konvergierende Evidenzen von EKP- und fMRT-Befunden

Trotz des regen Interesses der kognitiven Neurowissenschaften an Mechanismen der Aufmerksamkeit ist die Frage, zu welchem Zeitpunkt genau die Aufmerksamkeit die eingehende Information moduliert, noch nicht vollständig geklärt. Beeinflusst die selektive Aufmerksamkeit die Antwortbereitschaft sensorischer Areale bereits bei Eintritt des Signals in die primären

sensorischen Areale oder entsteht die Veränderung in der Aktivität erst durch das Feedback aus der attentionalen Modulation sekundärer und höherer Assoziationsareale?

Elektrophysiologische und bildgebende Studien der letzten 15 Jahre haben gezeigt, dass die visuelle und auditorische räumliche Aufmerksamkeit die Aktivität in den primären sensorischen Arealen moduliert (Alho et al., 99; Brefczynski und DeYoe, 99; Hashimoto et al., 00; Martinez et al., 99; Noesselt et al., 02; Roelfsema et al., 98; Somers et al., 99; Vidyasagar, 98; Woldorff und Hillyard, 91; Woldorff et al., 93). Mittels ereigniskorrelierter Potentiale (EKPs) lässt sich die zeitliche Charakteristik des Einflusses der räumlich selektiven Aufmerksamkeit auf die Reizverarbeitung untersuchen. Hierzu vergleicht man die EKPs auf Reize an einem attendierten Ort mit denen auf Reize an einem nicht attendierten Ort. Auf diese Weise konnte ein Effekt der visuellen räumlich selektiven Aufmerksamkeit auf die sensorische extrastriäre P1-Komponente (nach 60 – 100 ms) nachgewiesen werden (Hillyard und Munte, 84; Mangun und Hillyard, 88; Neville und Lawson, 87; Eimer, 94). Einzelzelleitungen an Affen haben Effekte selektiver Aufmerksamkeit nach 60 ms in der extrastriären Area V4 nachweisen können (Luck et al., 97). In den zeitlich gering aufgelösten fMRT-Studien fand man eine aufmerksamkeitsbedingte Modulation auf den striären, primären visuellen Kortex (V1) (Somers et al., 99; Gandhi et al., 99). Dies steht anscheinend im Widerspruch zu den EKP-Befunden und Einzelzelleitungen, die Effekte auf die striär generierte Komponente C1 (nach 50 – 55 ms) nicht nachweisen konnten. Zur Lösung dieser Unstimmigkeit bediente man sich der sequentiellen EEG-fMRT-Aufzeichnung (Martinez et al., 99; Noesselt et al., 02). Die Ergebnisse zeigen zwar eine durch Aufmerksamkeit verstärkte Aktivität in V1, die C1 Komponente war jedoch nicht moduliert. Die Autoren vermuten, dass eine verzögerte Aktivität in V1 durch höhere kortikale Areale vermittelt wird. Diese könnten entweder ein zeitlich verzögertes Feedback-Signal an die primären Regionen senden oder dort einen länger anhaltenden Anstieg neuronaler Aktivität hervorrufen.

In der somatosensorischen selektiven Aufmerksamkeit sprechen bildgebende Studien ebenfalls für eine Modulation von S1 (Johansen-Berg et al., 00; Meador et al., 02a; Roland, 81; Arthurs et al., 04). Die EKP-Befunde im Bereich der somatosensorischen Aufmerksamkeit sind jedoch inkonsistent. In einigen Studien wird die Modulation der S1 generierten N80-Komponente nachgewiesen (Desmedt und Robertson, 77; Eimer und Forster, 03; Michie et al., 87). Andere hingegen konnten keine Aufmerksamkeitseffekte auf SEPs finden, die Generatoren in S1 zuzuordnen sind (Eimer und Driver, 00; Michie, 84; Zopf et al., 04). Möglicherweise sind diese widersprüchlichen Befunde durch unterschiedliche Stimulationsarten (elektrisch versus taktil), unterschiedliche Reizintensitäten und Paradigmen verursacht. Die Ansätze

in den Studien von Eimer und Kollegen (Eimer und Forster, 03) und Zopf und Kollegen (Zopf et al., 04) sind jedoch stark überlappend: Beide untersuchten die räumlich selektive Aufmerksamkeit bei taktiler Stimulation beider Hände. Dennoch wurden keine übereinstimmenden Ergebnisse gefunden. Mittels bilateraler taktiler Stimulation sollte dieser Divergenz in Studie 4 nachgegangen werden. Zudem liefern die gefunden Effekte im BOLD-Signal des S1 keinen Hinweis darauf, ob die Aktivität bei einer intialen Phase der Verarbeitung in diesem Areal moduliert wird oder ob sie durch ein verzögertes Feedback-Signal aus höheren kortikalen Arealen entsteht. Die Frage, ab welchem Zeitpunkt mögliche frühe SEP-Effekte einen Beitrag zu den metabolischen Aufmerksamkeitseffekten in S1 leisten, wurde hier mittels simultaner EEG- fMRT- Aufzeichnung untersucht.

3 Messmethoden

3.1 Elektroenzephalografie (EEG)

Beim EEG werden über Elektroden Veränderungen der elektrischen Spannung an der Kopfoberfläche aufgezeichnet. Die Spannungsschwankungen entstehen durch die synchronisierte neuronale Aktivität, die sich in einem Stromfluss der senkrecht zur Kortexoberfläche angeordneten Pyramidenzellen äußert. Das EEG spiegelt den Stromfluss summierter excitatorischer und inhibitorischer postsynaptischer Potentiale wider.

3.1.1 Somatosensorisch evozierte Potentiale

Die somatosensorisch evozierten Potentiale (SEPs) zählen allgemein zu den sensorischen EKPs, die in ihrer Latenz und Amplitude von den physikalischen und psychologischen Reizeigenschaften abhängig sind. Die EKPs unterscheiden sich von der spontanen Hirnaktivität dadurch, dass sie eine zeitlich fest gekoppelte Reaktion auf einen bestimmten Reiz widerspiegeln. Da sie normalerweise kleiner sind als die spontane Hintergrundaktivität und um reizunabhängiges Hintergrundrauschen zu verringern, werden sie meist als Mittelwert vieler Einzelreizungen dargestellt.

SEPs, erstmals beschrieben von Dawson (1947, 1954), zeigen sich vorwiegend über S1, kontralateral zur Seite der Stimulation. Diese in der klinischen Neurologie häufig zur Funktionsprüfung des somatosensorischen Systems eingesetzten Potentiale sind im 10-20 EEG-System (Jasper, 58) am deutlichsten an den Elektroden C3/4 und CP3/4 zu sehen. Die früheste unter normalen Messbedingungen ableitbare Komponente über S1 stellt die N20 dar. Positive (P) und negative (N) Vorwellen sowie die aus dem Thalamus entspringende P15 sind in der Regel nur schwer erkennbar. Die Quellen der SEP-Komponenten wurden mittels intrakortikaler Ableitungen und dem Vergleich von SEPs, die an der Kopfoberfläche gemessen wurden, bestimmt (Allison et al., 89a; Lipton et al., 06; Allison et al., 92). Der N20 folgt die P25, die P30 und die N35. Der N20 und P30 wurden in ihrem Ursprung BA 3b des S1 zugeordnet. Die P25 und N35 werden beide in BA 1 generiert. Allison (1989) bezeichnet diese Komponenten auch als frühe SEPs. Komponenten mit Latenzen zwischen 40 und 250 ms repräsentieren nach Allison die späte Aktivität. In BA 1 fand er mittels intrakortikaler Ableitung die Generatoren für die späten Komponenten P45, N60 und P100. Die N80 ist BA 3b zuzuordnen (Mauguiere et al., 97). Die nachfolgende P120 wird vermutlich bilateral in S2 und die N140 bilateral im Frontallappen generiert (Allison et al., 1992; Allison, McCarthy, Wood,

Williamson, & Spencer, 1989; Forss et al., 1994, 1996). Je nach Stimulationsort (z.B. Medianusnerv, Finger oder Fuß), Reizart (z.B. elektrisch oder taktil) oder Platzierung der Elektrode kann es zu Schwankungen in den Latenzen und der Größe der Amplituden kommen. So werden in EEG-Studien, die eine taktile Stimulation verwenden, selten SEP-Komponenten mit Latenzen unter 50 ms berichtet. Frühere Komponenten sind bei taktiler Stimulation nur schwer zu erkennen, da dort die Stimulusintensität meist geringer (Hamalainen et al., 1990; Arthurs et al., 2004) und der Beginn einer taktilen Stimulation eher graduell ist. Im Gegensatz dazu erfolgt bei der elektrischen Stimulation eine exakt gleichzeitige Rezeptorreizung mehrerer Rezeptortypen. Basierend auf einer Studie, in der intrakortikale und an der Kopfoberfläche gemessene SEPs verglichen wurden, postulieren Allison und Kollegen (1992), dass SEPs mit Latenzen kleiner als 100 ms dem S1 zuzuordnen sind. Ein weiteres Indiz, dass diese Komponenten S1 entspringen, ist ihre ausschließlich kontralaterale Ausprägung. Komponenten, die in S2 generiert werden, sind eher bilateral zu finden (Eimer, 2003). Die in Studie 1 und 4 berichteten Effekte auf die SEPs werden, entsprechend der hier vorgestellten Befunde über zugrundeliegende Generatoren, umschriebenen Kortexarealen zugeordnet.

3.1.2 Somatosensorische rhythmische Oszillationen

Allgemeiner Hintergrund

Als rhythmische Oszillationen bezeichnet man regelmäßig wiederkehrende Wellen gleicher Phase und Frequenz. Diese entstehen durch reziproke Interaktionen zwischen exzitatorischen und inhibitorischen Mechanismen entweder innerhalb eines Neurons oder in neuronalen Netzwerken mittels Feedbackverbindungen (Singer, 93). Diese können sowohl thalamokortikaler wie auch kortiko-kortikaler Natur sein und durch allgemeine oder lokale Neurotransmittersysteme moduliert werden (Pfurtscheller, 1999).

Auch die rhythmische Aktivität lässt sich durch eine experimentelle Manipulation modulieren, wobei der zeitliche Bezug zu einem Ereignis weniger fix ist als bei den EKPs.

Die Frequenz und die Amplitude eines Rhythmus hängen eng zusammen: Je höher die Frequenz, desto kleiner die Amplituden. Die niedrigen Frequenzen, die Delta- (0,5 – 4 Hz), Theta- (6 - 7 Hz) und Alpha- (bzw. Mu-) (8 - 14 Hz) Rhythmen, findet man, solange sich das Gehirn in einem entspannten Zustand befindet bis hin zum Schlaf oder Koma (Neuper und Pfurtscheller, 01; Niedermeyer, 97; Pfurtscheller, 92). Im Gegensatz dazu entstehen hohe Frequenzen, die Beta- (15 - 30 Hz) und Gamma- (30 - 60 Hz) Rhythmen, in Zuständen fokussierter Aufmerksamkeit (Gruber et al., 99; Niebur, 02; Ward, 03), bei sensorischer Informationsverarbeitung (Basar et al., 87; Demiralp et al., 06; Kisley und Cornwell, 06; Senkowski et al.,

06) und komplexen motorischen Handlungsabläufen (Baker et al., 97; Sanes und Donoghue, 93). Unterschiedliche Niveaus der Spontanaktivität spielen eine wichtige Rolle bei der Aufnahme von Reizen in die neuronale Verarbeitung und sind möglicherweise relevante Mechanismen bei der attentionalen Selektion und bewussten Wahrnehmung (Niebur, 02; Crick und Koch, 03; Meador et al., 02b).

Oszillationen im Mu- und Beta-Frequenzband

In der vorliegenden Dissertation sind die Oszillationen in den Frequenzbändern um 10 und 20 Hz mit einer maximalen Ausprägung über dem sensomotorischen Kortex von besonderer Bedeutung. Der 10 Hz Rhythmus wird gemeinhin als Mu- und des 20 Hz Rhythmus als Beta-Rhythmus bezeichnet. Beide Rhythmen besitzen folgende grundlegende Eigenschaften: (i) Sie treten hauptsächlich in zentralen Regionen auf, (ii) sie werden kaum oder gar nicht durch das Öffnen oder Schließen der Augen moduliert und (iii) sie besitzen einen bogenförmigen Kurvenverlauf (Pfurtscheller und Lopes da Silva, 99). Schon Jasper und Penfield (1949) beschrieben sie als funktional unabhängig vom okzipitalen Alpha-Rhythmus. Die Synchronizität der Oszillationen im Mu- und Beta-Band nimmt typischerweise bei somatosensorischer Stimulation oder während einer Bewegung der Hand oder der Finger ab (Klimesch, 99; Pfurtscheller, 89). Dabei ist die Abnahme der oszillatorischen Synchronizität (Desynchronisation) über dem kontralateralen sensomotorischen Kortex stets stärker als ipsilateral (GASTAUT, 52; Pfurtscheller, 89). Es konnte ebenfalls gezeigt werden, dass auch die reine Antizipation einer Stimulation oder Bewegung zu einer Desynchronisation der Mu- und Beta-Rhythmen führt (Salmelin und Hari, 94; Leocani et al., 97; Crone et al., 98). Im Sinne eines Systems, das sensorische Informationen weder erhält noch verarbeitet, wurden Oszillationen im Mu- und Beta-Frequenzband als Ruhezustand des sensomotorischen Systems betrachtet (Kuhlman, 78). Die Desynchronisation dieser Bänder kann deshalb als ein elektrophysiologisches Korrelat sensorischer Aktivität verstanden werden (Pfurtscheller, 92).

Die genaue kortikale Lokalisation der beiden Rhythmen ist noch nicht vollständig aufgedeckt. In EEG-Studien wurden Quellen des Mu- und Beta-Rhythmus im prä- und postzentralen Gyrus gefunden (Arroyo et al., 93; Crone et al., 98). MEG-Studien zeigten jedoch, dass der Mu-Rhythmus in S1, nahe der Quelle für die N20 und der Beta-Rhythmus weiter anterior, vermutlich im motorischen Kortex entsteht (Tiihonen et al., 89; Salmelin und Hari, 94).

3.2 Funktionelle Magnetresonanztomografie (fMRT)

Während das EEG zwar die neuronale Aktivität mit einer hohen zeitlichen Auflösung wiedergibt, lässt sich der kortikale Ursprung der elektrischen Quellen mit dieser Methode jedoch nur relativ ungenau bestimmen. Neben dem EEG hat seit den 90er Jahren die fMRT als ebenfalls nicht-invasives Verfahren vermehrte Anwendung in der funktionellen Bildgebung gefunden (Belliveau et al., 91; Ogawa et al., 92; Kwong et al., 92; Frahm et al., 92; für eine Übersicht siehe Moseley und Glover, 95; Ogawa et al., 90).

Beim fMRT handelt es sich um eine indirekte Messung der neuronalen Aktivität, da man sich die damit einhergehende Veränderung des Sauerstoffgehaltes im Blut zu Nutze macht. Wird eine bestimmte Neuronenpopulation aktiv, erhöht sich die lokale Metabolismusrate und die damit verbundene Sauerstoffextraktion aus dem Blut. Im Zusammenhang damit kommt es zu einer Erweiterung der Gefäße. Dies bewirkt eine starke Zunahme des lokalen Blutflusses. Dadurch steigt die Menge oxygenierten (sauerstoffreichen) Hämoglobins, während die Menge deoxygenierten (sauerstoffarmen) Hämoglobins sinkt (Abb. 2). Da sauerstoffreiches und sauerstoffarmes Blut unterschiedliche magnetische Eigenschaften besitzen, kann diese Veränderung im MR-Signal abgebildet werden. Durch die Abnahme der signalsuppressiven Wirkung des paramagnetischen Deoxyhämoglobins wird das MR-Signal in aktiven Arealen stärker. Diesen Zusammenhang bezeichnet man als BOLD-Effekt („blood oxygenation level dependent“) (Boynton et al., 96)(Abb. 2).

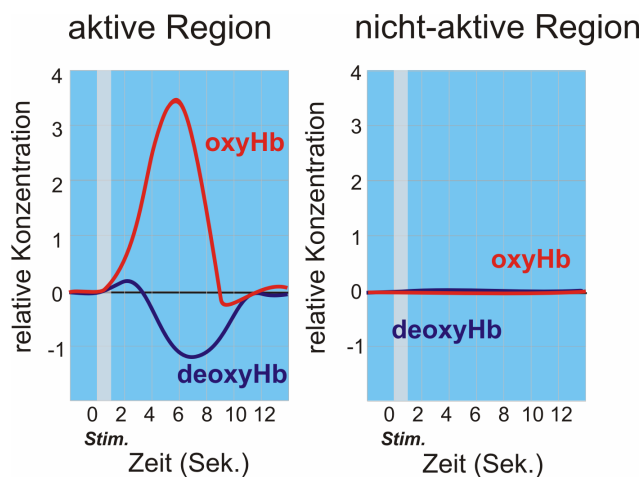


Abb. 2:

BOLD-Effekt: Nach einer kurzen Stimulation kommt es in einer aktiven Hirnregion zu einem Zuwachs der Menge an oxygeniertem Hämoglobin bis ca. 6 Sek. nach der Stimulation, während der Anteil deoxygenierten Hämoglobins abnimmt. Nach einer kurzen Unterschwingung des oxygenierten Hämoglobins geht die Konzentration wieder auf ihr Ausgangsniveau zurück. Eine nicht-aktive Region zeigt keine Veränderungen in der Konzentration von Oxy- und Deoxyhämoglobin auf eine Stimulation.

Das Maximum der mit dem BOLD-Effekt verbundenen Signaländerung ist nach 5 - 6 Sekunden erreicht (Cohen, 97; Friston et al., 95). Dabei hat die Intensität und die Länge der Stimulation einen Einfluss sowohl auf die Größe der Amplitude als auch die Dauer mit der sie auf einem erhöhten Niveau verweilt. Danach fällt sie wieder zurück auf ihr Ausgangsniveau, meist mit einer leichten Unterschwingung.

Um Veränderungen in der metabolischen Aktivität zu messen, werden wiederholt mehrere hundert BOLD-Effekt sensitive MR-Bilder des Gehirns aufgezeichnet. Für die Messung des gesamten Hirns werden dabei bei einer räumlichen Auflösung von etwa 4 mm x 4 mm x 4 mm ca. 2 – 3 Sekunden benötigt. Während der anschließenden Analyse in jedem gemessenen Raumpunkt (Voxel) wird nach reizkorrelierten hämodynamischen Antworten gesucht. Das Ergebnis dieser Analyse sind so genannte statistische Karten, welche für jedes Voxel z.B. das Parametergewicht eines Allgemeinen Linearen Modells oder einen Kreuzkorrelationskoeffizienten enthalten. Um die gefundenen funktionellen Effekte den korrespondierenden anatomischen Strukturen zuordnen zu können, werden diese statistischen Karten auf räumlich hochaufgelöste anatomische MR-Bilder projiziert. Zur Durchführung von Gruppenanalysen und zur Vergleichbarkeit mit anderen Studien werden diese Bilder dann in einen standardisierten Raum übertragen (Talairach & Tournoux, 1988).

Der direkte Zusammenhang zwischen neuronaler Erregung und metabolischer Aktivität (neurovaskuläre Kopplung) ist Gegenstand der aktuellen Forschung. Es gilt als gesichert, dass der metabolische Bedarf an die synaptische Aktivität gekoppelt ist (Logothetis, 2001) und das BOLD-Signal mit der glutamatergen synaptischen Aktivität korreliert (Haydon & Carnignoto, 2006).

3.3 Simultane Messung von EEG und fMRT

Trotz der kontinuierlichen Fortschritte des humanen EEGs in den vergangenen 70 Jahren und der Etablierung der fMRT in den letzten zwei Jahrzehnten, hat die kombinierte Messung beider Methoden erst in kürzester Zeit Einzug in die kognitiven Neurowissenschaften gehalten. Hauptursache hierfür sind die technischen Herausforderungen, die an die simultane EEG-fMRT-Messung gestellt werden. Das größte Problem stellten dabei die Einbußen in der Qualität der EEG-Daten aufgrund sich verändernder elektromagnetischer Felder während einer MR-Messung dar (Ritter und Villringer, 06). Doch durch technische Verbesserungen der EEG-Verstärker und neue Möglichkeiten der Artefaktkorrektur kann man mittlerweile eine gute EEG-Datenqualität erlangen (Debener et al., 07).

Durch die simultane EEG-fMRT-Messung gelingt es, die Einschränkungen der jeweiligen Messmethode zu überwinden: Während beim EEG die räumliche Lokalisation zugrunde liegender neuronaler Quellen mäßig ist, gelingt sie im fMRT mit millimetergenauer Auflösung. Der Nachteil letzterer Methode besteht jedoch in der geringen zeitlichen Auflösung im Sekundenbereich. Dagegen kann man im EEG eine millisekundengenaue Auflösung erlangen. Weitere Vorteile der simultanen Messung mit beiden Methoden lassen sich nach Debener und Kollegen (Debener et al., 06) wie folgt zusammenfassen:

1. Die Verwendung der identischen sensorischen Stimulation. In zwei Umgebungen, die so verschieden wie EEG- und fMRT-Labore ist dies nahezu unmöglich.
2. Die Messung identischer kognitiver Prozesse. Bei getrennten Messungen kann eine Wiederholung der Stimuli zu anderen kognitiven Prozessen führen.
3. Der gleiche Zustand der Probanden bezüglich Motivation, Vigilanz und Compliance. Aufgrund unterschiedlicher Vorbereitungszeiten, Aufgabenerfahrung und Aufzeichnungsumgebung bei getrennten Messungen kann dieser Zustand beträchtlich variieren.
4. Vermeidung unterschiedlicher Einflüsse momentaner Fluktuationen in der Gehirnaktivität, die mit der Verarbeitung sensorischer Ereignisse interagieren.

Eine grundlegende Annahme bei der Integration dieser beiden nicht-invasiven Verfahren ist, dass den Signalen beider Methoden zumindest teilweise dieselben neuronalen Generatoren zugrunde liegen. In der vorliegenden Dissertation wurden simultan erhobene ereigniskorrelierte MRT und EEG-Signale kombiniert. Da die hämodynamische Antwortfunktion auch transiente Veränderungen des BOLD-Signals in bestimmten Arealen durch einen kurzzeitigen Stimulus abbildet, lassen sich standardmäßige EKP-Protokolle in einer MRT-Messung replizieren. Durch die experimentelle Manipulation lassen sich aus den simultan erhobenen Daten die Hirnregionen identifizieren, in denen die EKP-Amplituden und das BOLD-Signal kovariieren (Gore et al., 06). Dieser Zusammenhang lässt dadurch Rückschlüsse über die zeitliche Einordnung räumlich hoch aufgelöster Signale zu. Diese Methode wurde in Studie 4 angewendet, um eine zeitlich-räumliche Einordnung der Effekte somatosensorischer räumlich selektiver Aufmerksamkeit zu ermöglichen.

4 Fragestellungen und durchgeführte Studien

Nachdem in den vorangegangenen Kapiteln der aktuelle Stand der Forschung und die in dieser Arbeit verwendeten Messmethoden eingehend dargestellt wurden, sollen nun die im Rahmen der Dissertation durchgeführten Studien zusammengefasst werden. Die vollständigen Originalarbeiten folgen in Kapitel 6. Die Abschnitte 4.1, 4.2 und 4.3 beschreiben Studien, in denen der Einfluss der räumlich selektiven Aufmerksamkeit auf die bewusste Wahrnehmung überschwelliger somatosensorischer Reize mittels EEG und Verhaltensmessungen untersucht wurde. Hierzu wurde ein bilaterales Extinktionsparadigma verwendet. Die spezifischen Fragestellungen waren:

1. Zu welchem Zeitpunkt spiegelt sich in den EKPs die bewusste Wahrnehmung wider (frühe sensorische oder späte Potentiale höherer kortikaler Verarbeitung)?
2. Welcher neuronale Zustand vor der Stimulation gewährleistet die bewusste Wahrnehmung (Synchronisation / Desynchronisation oszillatorischer Rhythmen und involvierte Hirnregionen)?
3. Hat eine Modulation des Aufmerksamkeitsfokus einen Einfluss auf die bewusste Wahrnehmung und die RZs?

Abschnitt 4.4 befasst sich mit der Frage des Einflusses räumlich selektiver Aufmerksamkeit auf die frühe sensorische Verarbeitung taktiler Stimuli. Hierzu wurden in einem Oddball-Paradigma bilateral beide Zeigefinger durch ein Braille-Muster stimuliert, während parallel dazu eine simultane EEG-fMRT Aufzeichnung erfolgte. Die spezifischen Fragestellungen lauteten:

1. Werden durch Aufmerksamkeit bereits frühe sensorische SEPs moduliert?
2. Verstärkt die Aufmerksamkeitszuwendung die BOLD-Antwort in S1?
3. Korreliert die BOLD-Antwort in S1 mit den Effekten auf frühe SEPs (was räumlich-zeitliche Einordnung der Effekte attentionaler Selektion erlaubt)?

4.1 SEP-Korrelate bewusster Wahrnehmung (Studie 1)

Schubert et al. (2006). Now you feel it – now you don't: ERP correlates of somatosensory awareness. *Psychophysiology*, 43, 31-40.

Einleitung und Fragestellung

Untersuchungen mit Patienten, die an einer somatosensorischen Extinktion litten (Sarri et al., 06; Eimer et al., 02) und Studien mit schwelennahen elektrischen Reizen, bei denen die evozierte neuronale Aktivität intrakraniell in S1 am menschlichen Kortex (Libet et al., 67; Ray et al., 99) und dem eines Affen (de Lafuente und Romo, 05) abgeleitet wurden, weisen darauf hin, dass die frühe neuronale Antwort nicht hinreichend für die bewusste Wahrnehmung ist. Palva und Kollegen (05) fanden hingegen im MEG auf schwelennahe detektierte elektrische Reize größere evozierte Potentiale in S1 als auf nicht detektierte Reize. Problematisch bei schwelennahen Reizen sind jedoch die Konfundierung mit Vigilanzeffekten und die Auslöschung deutlich überschwelliger Reize aus der bewussten Wahrnehmung als alltägliches Phänomen.

Zur Untersuchung der Prozesse der bewussten und unbewussten Wahrnehmung überschwelliger Reize bei gesunden Probanden eignet sich das „Extinktionsparadigma“ (Meador et al., 98). Im Sinne einer bilateralen Rückwärtsmaskierung erlaubt es eine Verarbeitung des Zielreizes in S1, bevor 70 ms später der Maskierungsreiz appliziert wird (siehe Kap. 2.1.1 für eine ausführlichere Beschreibung). Zur Untersuchung der zeitlichen Charakteristika der Unterschiede in der Verarbeitung bewusst und unbewusst wahrgenommener Zielreize wurden während eines Extinktionsparadigmas SEPs mittels eines 64 Kanal EEGs an 12 gesunden Probanden abgeleitet.

Ergebnisse und Diskussion

Die Probanden detektierten bei einer Maskierung nur 31.5 % der Zielreize (im Vergleich zu 71 %, wenn der Zielreiz alleine präsentiert wurde), indem sie angaben, eine Einzelstimulation durch den Maskierungsreiz erfahren zu haben. Der Vergleich detektierter und extingierter Zielreize ergab für die parietale P100 und die frontale N140 einen Haupteffekt der Detektion (P100: $p < .05$; N140: $p < .01$). Frühere SEP-Komponenten (P60, N80) zeigten keine signifikanten Unterschiede zwischen bewusst wahrgenommenen und unbewusst gebliebenen Reizen.

Die Amplituden früher SEPs (P60, N80), die im kontralateralen S1 generiert werden, wurden durch die bewusste Wahrnehmung nicht moduliert. Die Ergebnisse sprechen dafür, dass eine frühe Verarbeitung in S1 auch für deutlich überschwellige Reize bei gesunden Probanden nicht hinreichend für die bewusste Wahrnehmung ist. Sie entsprechen Befunden somatosensorischer schwelennaher Stimulation und Untersuchungen mit Patienten, die an einer taktilen Extinktion leiden. Die Amplituden der SEP-Komponenten mittlerer Latenz (P100, N140) waren signifikant erhöht, wenn der Zielreiz detektiert wurde. Das Ergebnis unterstreicht die Relevanz höherer kortikaler Verarbeitung für die bewusste Reizwahrnehmung. Die

Modulation der Amplituden der parietalen P100 und frontalen N140 wurde häufig in Studien somatosensorischer räumlicher Aufmerksamkeit beobachtet. Eine Vielzahl von Untersuchungen lassen eine enge Verknüpfung bewusster Wahrnehmung und Aufmerksamkeit vermuten (siehe Kap. 2.1). Im Sinne des Global Workspace Modells (Baars, 95; Dehaene und Naccache, 01) kann folgende Ursache für die „Extinktion“ beim gesunden Probanden angenommen werden: Die bewusste Wahrnehmung hängt von der Fähigkeit der Probanden ab, ihren attentionalen Fokus auf ihrem linken Zeigefinger zu halten und der Ablenkung durch den starken Reiz am rechten Zeigefinger zu widerstehen. Gelingt dies nicht, fängt der rechte Maskierungsreiz die Aufmerksamkeit ein, bevor das Signal auf den Zielreiz in höheren kortikalen Arealen verarbeitet werden konnte. Durch seine Intensität vermag der Maskierungsreiz einen Prozess exogener Aufmerksamkeitszuwendung in Gang zu setzen (bottom-up) und damit top-down gesteuerte Prozesse zu unterbrechen (Corbetta und Shulman, 02). Dadurch entfällt die für die bewusste Wahrnehmung unerlässliche Verstärkung der Aktivität auf den linken Zielreiz durch top-down Mechanismen (Dehaene und Naccache, 01). In der folgenden Studie wurde die Hypothese eines vor der Stimulation wirkenden top-down Mechanismus auf sensorische Areale und dessen Einfluss auf die bewusste Wahrnehmung überprüft. Ob eine direkte Modulation der räumlichen Aufmerksamkeit die Unterbrechung eines bereits laufenden sensorischen Verarbeitungsprozess durch das bottom-up Signal beeinflussen kann und es damit zu einer veränderten Wahrnehmung kommt, wurde in Studie 3 untersucht.

4.2 Prä-Stimulus Effekte bewusster Wahrnehmung (Studie 2)

Schubert et al.. Now you'll feel it – now you won't: EEG rhythms predict conscious perception. *Submitted to Nature Neuroscience*, 6.2007.

Einleitung und Fragestellung

In dieser Studie wurde sich der Frage gewidmet, welche neuronalen Prozesse *vor* der Stimulation mit überschwelligen Reizen in einem Extinktionsparadigma dazu beitragen, ob ein Reiz wahrgenommen wird oder nicht. Welche Gehirnzustände der Detektion somatosensorischer Reize vorausgehen, ist bislang nur für schwelennahe Einzelreize untersucht worden. Im visuellen System ging der Detektion schwellenaher Reize eine Abnahme des okzipitalen Alpha-Rhythmus voraus (Thut et al., 06; Babiloni et al., 06). Untersuchungen der somatosensorischen Wahrnehmung im MEG weisen zum einen auf eine Zunahme der Phasenkopplung im Rolandischen Mu-Band über dem kontralateralen somatosensorischen Kortex (Palva et al., 05) und zum anderen auf einen umgekehrt u-förmigen Zusammenhang in der Stärke der Mu-

Rhythmen und der Stimulusdetektion hin (Linkenkaer-Hansen et al., 04). Diese Studien lassen vermuten, dass eine Modulation der Synchronizität des somatosensorischen Ruhe-Rhythmus eng mit der bewussten Wahrnehmung schwelldnaher somatosensorischer Reize zusammenhängt. Die Frage, ob eine Modulation der somatosensorischen Rhythmen einer Veränderung der bewussten Wahrnehmung überschwelliger Reize vorausgeht, war deshalb Inhalt dieser Studie. Dazu wurden die aus Studie 1 gewonnenen Daten im Hinblick auf die Oszillationen im Mu- und Beta-Frequenzband vor Beginn der Stimulation analysiert.

Ergebnisse und Diskussion

Vor der Extinktion der Zielreize wurde eine zunehmende Synchronizität der Mu- und Beta-Rhythmen beobachtet ($p < .01$). Der Effekt war auf das dem Zielreiz kontralateral gelegene somatosensorische Handareal beschränkt. Der Unterschied in diesem Areal war signifikant ab einem Zeitpunkt von ca. 400 ms vor der Stimulation. Im Hinblick auf die Befunde aus dem visuellen System mit schwelldnahen Reizen lässt dieses Ergebnis die Unterdrückung von Ruhe-Rhythmen als einen allgemeinen sensorischen Effekt für die bewusste Wahrnehmung annehmen.

Interessanterweise wurde auch ein Effekt im Beta-Band über dem frontalen Kortex ipsilateral zum Zielreiz gefunden. Dieser zeigte sich bereits 500 ms vor der Stimulation durch eine Desynchronisation bei nachfolgend detektierten Zielreizen. In einer EEG-Studie wurde kürzlich gezeigt, dass die Stärke der visuellen Aufmerksamkeitsausrichtung nach einem Warnreiz mit einer Desynchronisation im Beta-Band in inferioren und mittleren frontalen Arealen einhergeht (Gomez et al., 06). Das Ergebnis einer fMRT-Studie lässt vermuten, dass die Aktivität des linken präfrontalen Kortex in der Vorbereitung auf die Stimulation eine top-down Kontrolle der aufgabenrelevanten Stimulusverarbeitung repräsentiert, die dazu dient, die attentionalen Anforderungen der Aufgabe aufrecht zu erhalten (MacDonald, III et al., 00).

In Bezug auf das hier untersuchte bilaterale Extinktionsparadigma wird vermutet, dass eine starke attentionale Kontrolle die Unterdrückung somatosensorischer Synchronizität in zielreizrelevanten sensorischen Arealen, welche die Antizipation eines salienten Reizes signalisiert, die Ablenkung durch den Maskierungsreiz erschwert und schließlich eine höhere Wahrscheinlichkeit für eine bewusste Wahrnehmung des Zielreizes zur Folge hat.

4.3 Modulation der Wahrnehmung durch räumlich selektive Aufmerksamkeit (Studie 3)

Schubert et al.. Spatial cuing modulates conscious perception of supra-threshold somatosensory stimuli. *In preparation*

Einleitung und Fragestellung

In dieser Studie wurde untersucht, inwieweit eine direkte Modulation der räumlich selektiven Aufmerksamkeit einen Einfluss auf die bewusste Wahrnehmung bei der somatosensorischen Extinktion ausübt. Posner (86) fand bei der Manipulation der Richtung der Aufmerksamkeit durch einen zentral präsentierten visuellen Cue keinen Effekt auf die RZ auf taktile Reize an der rechten oder linken Hand. Ein Effekt dieser Art konnte bislang nur nach lateralen, nicht symbolischen Cues nachgewiesen werden (Bradshaw et al., 92; Butter et al., 89). Der Einfluss eines zentralen Cues auf die bewusste Wahrnehmung taktiler Reize in einem bilateralen Extinktionsparadigma ist bislang unbekannt. Die Befunde der Untersuchungen mit Patienten, die an einer Extinktion leiden sowie die Ergebnisse von Studie 1 und 2 lassen einen Zusammenhang der somatosensorischen Extinktion und der räumlichen Aufmerksamkeit vermuten. Um dies zu prüfen, wurde bei 23 Probanden in einem somatosensorischen Extinktionsparadigma der Fokus der Aufmerksamkeit vor der Stimulation durch valide, invalide oder neutrale Cues (Posner-Paradigma) manipuliert.

Ergebnisse und Diskussion

Die Ausrichtung der Aufmerksamkeit auf den linken Zeigefinger (durch einen validen Cue) führte dazu, dass sich die Sensitivität ($p(A)$) ($p < .05$) und die Detektionsrate ($p < .005$) des Zielreizes im Vergleich zu einem invaliden oder neutralen Cue erhöhte. Ein Effekt auf die RZ wurde nur für extinguierte Zielreize gefunden, wenn die Probanden angaben, nur den Maskierungsreiz wahrgenommen zu haben. Im Vergleich zu einer Einzelstimulation mit dem Maskierungsreiz reagierten die Probanden hier signifikant langsamer ($p < .001$).

In Übereinstimmung mit den Befunden von Posner (1986) wurde kein Effekt der Richtungsvorinformation auf die RZ des Zielreizes gefunden. Posner vermutet, dass dieser Unterschied zu Befunden aus dem visuellen System daran liegt, dass die exogene Aufmerksamkeitsausrichtung auf einen taktilen Reiz schneller sei, als wenn sie durch einen endogenen visuellen Cue an die Lokalisation des Reizes gelenkt würde (Klein und Posner, 74). Taktile im Gegensatz zu visuellen Reizen hätten einen automatisch alarmierenden Effekt. Diese Erklärung trifft jedoch auf unsere Befunde nicht zu, da in Abhängigkeit von der Cue-Validität signifikante

Unterschiede in den RZ gefunden wurden, wenn die Probanden durch einen schwachen oder starken Einzelreiz stimuliert wurden oder sie den Zielreiz extingierten.

Die Ergebnisse der Verhaltensstudie belegen den Einfluss räumlich selektiver Aufmerksamkeit auf die Stimuluswahrnehmung bei der somatosensorischen Extinktion. Diese Befunde bestätigen die in Studie 1 formulierte Modellannahme für die „Extinktion“ beim gesunden Probanden: Die bewusste Wahrnehmung hängt von der Fähigkeit der Probanden ab, ihren endogenen attentionalen Fokus auf der Hand des Zielreizes zu halten und der exogenen Ablenkung durch den starken Reiz am rechten Zeigfinger zu widerstehen.

4.4 Attentionale Modulation primär sensorischer Areale (Studie 4)

Schubert et al.. Effects of tactile spatial-selective attention in S1: Simultaneous EEG-fMRI reveals correlated modulations of the P50 SEP component and the BOLD signal. *Under revision in Cerebral Cortex since May 2007*

Einleitung und Fragestellung

Über die somatosensorische räumlich selektive Aufmerksamkeit ist im Vergleich zum visuellen System relativ wenig bekannt. Zwei bildgebende Studien, die sich mit genau diesem Phänomen befassten, zeigten, dass auch hier eine Modulation der Aktivität in S1 in Abhängigkeit vom räumlichen Fokus der Aufmerksamkeit besteht (Roland, 81; Meador et al., 02a). Aufgrund der geringen zeitlichen Auflösung des BOLD-Signals lässt sich dadurch jedoch nicht sagen, ob eine Modulation der S1 Aktivität zu einem frühen Zeitpunkt geschieht, also bevor das Signal an höhere Areale übertragen wird. Möglich wäre auch, dass diese höheren Areale durch ihren top-down Einfluss eine Veränderung der Aktivität in S1 bewirken.

Die Ergebnisse der EEG-Studien, die sich mit diesem Thema befasst haben, sind uneindeutig. Während Eimer und Kollegen (03) einen Effekt auf eine frühe, in S1 generierte, Komponente (N80) fanden, konnte ein Effekt der räumlich selektiven Aufmerksamkeit während der frühen Verarbeitung des Signals in S1 nicht bestätigt werden (Zopf et al., 04).

Die hier durchgeführte simultane Messung von fMRT und EEG soll eine räumlich zeitliche Einordnung früher Effekte der räumlich selektiven Aufmerksamkeit erlauben. 15 Probanden wurden dazu zufällig alternierend am rechten und linken Zeigfinger mit einem Braille-Muster stimuliert, während sie zur Lösung einer Oddball-Aufgabe blockweise die Aufmerksamkeit auf jeweils nur einen Finger richten sollten.

Ergebnisse und Diskussion

Der Vergleich der elektrophysiologischen Antworten auf die Stimulation durch einen Standardreiz an einem Finger im und außerhalb des Fokus der Aufmerksamkeit ergab signifikante Effekte auf die in S1 generierte SEP-Komponente P50 ($p < .05$). Eine Modulation der somatosensorischen Verarbeitung bereits nach 50 ms ist bislang noch nicht berichtet worden. Die Analyse des simultan aufgezeichneten BOLD-Signals zeigte eine stärkere Aktivität im kontralateralen S1-Handareal für attendierte im Vergleich zu nicht attendierten Reizen. Die Korrelationsanalyse der Effekte auf die P50 mit den aufmerksamkeitsbedingten Effekten des BOLD-Signals in S1 über alle Probanden ergab eine positive Korrelation mit S1 kontralateral zum Aufmerksamkeitsfokus und eine negative Korrelation ipsilateral. Die Ergebnisse zeigen, dass räumlich selektive Aufmerksamkeit die frühen elektrophysiologischen und die langsamen metabolischen Antworten auf vergleichbare Weise moduliert. Dieses Ergebnis weist darauf hin, dass die aufmerksamkeitsbedingte Modulation der hämodynamischen Antwort in S1 nicht allein durch eine spätere Feedback-Schleife aus höheren Arealen entsteht, sondern bereits bei der initialen Passage des Signals. Diese Studie liefert erstmals einen Hinweis darauf, dass attentionale Effekte bereits zu einem frühen Zeitpunkt in der Reizverarbeitung zu einer Modulation der hämodynamischen Antwort in S1 beitragen.

5 Zusammenfassung und Ausblick

Im Rahmen dieser Dissertation wurden mithilfe experimentalpsychologischer, elektrophysiologischer und bildgebender Verfahren der Einfluss räumlich selektiver Aufmerksamkeit auf die bewusste Wahrnehmung und kortikale Verarbeitung somatosensorischer Reize untersucht. Dabei standen die zeitlichen und räumlichen Aspekte kortikaler Informationsverarbeitung von Aufmerksamkeits- und Wahrnehmungsprozessen im Mittelpunkt, die durch verschiedene und teilweise simultan erhobene Messmethoden gewonnen wurden. Im Einzelnen wurde gezeigt:

1. Die initiale Verarbeitung somatosensorischer Reize oberhalb der Wahrnehmungsschwelle in S1 ist keine hinreichende Bedingung für deren bewusste Wahrnehmung. Durch die bewusste Wahrnehmung werden erst elektrische Potentiale höherer kortikaler Verarbeitung moduliert, die mit der Einordnung der Reize in ein räumliches Netzwerk in Zusammenhang stehen (Studie 1).
2. Die bewusste Wahrnehmung wird durch die top-down gerichtete attentionale Kontrolle vor der Stimulation beeinflusst: Eine Desynchronisation der Beta-Rhythmen im linken Frontalkortex, der eine Unterdrückung der Synchronisation Rolandischer Mu- und Beta-Rhythmen folgt, ermöglicht die bewusste Wahrnehmung eines nachfolgenden Stimulus (Studie 2).
3. Die Manipulation des räumlichen Aufmerksamkeitsfokus vor der Stimulation moduliert die bewusste Wahrnehmung somatosensorischer Reize (Studie 3).
4. Räumlich selektive Aufmerksamkeit moduliert die somatosensorische Verarbeitung bereits nach 50 ms bei der initialen Passage des Signals in S1. Der attentionale Effekt auf die frühe elektrophysiologische Antwort korreliert mit dem Effekt auf das BOLD-Signal in S1. Dies weist darauf hin, dass der hämodynamische Effekt in S1 zumindest teilweise einen Beitrag aus einer frühen neuronalen Modulation erhält (Studie 4).

Die Studien zur somatosensorischen Extinktion lassen sich in das Modell des Global Workspace der bewussten Wahrnehmung (Baars, 95) integrieren. Insbesondere die von Dehaene und Naccache (01) betonte Abhängigkeit der bewussten Wahrnehmung von der Aufmerksamkeit konnte hier eindeutig belegt werden: durch attentionale top-down Effekte vor der Stimulation, durch die verstärkte Verarbeitung in einem attentionalen fronto-parietalen Netzwerk nach der Stimulation sowie durch die verringerte Störbarkeit der bewussten Wahrnehmung durch einen salienten Reiz bei gezielter Fokussierung auf den Zielreiz. Damit können die Modelle, das sich überwiegend auf Befunde aus dem visuellen System stützen, auf die

somatosensorische Modalität erweitert werden. Der Einfluss der räumlich selektiven Aufmerksamkeit auf die bewusste Wahrnehmung steht im Einklang mit Untersuchungen von Patienten, die an einer Extinktion leiden (für eine Übersicht siehe Driver und Vuilleumier, 01), bei denen ebenfalls eine Störung der räumlichen Aufmerksamkeit angenommen wird.

Obwohl die Ergebnisse zeigen, dass durch die frühe sensorische Verarbeitung nicht durch bewusste Wahrnehmung moduliert wird, wurden in der simultanen EEG-fMRT-Studie Effekte der räumlich selektiven Aufmerksamkeit auf frühe SEPs und das BOLD-Signal in S1 gefunden, die hoch miteinander korreliert waren. Ein Effekt auf die P50 Komponente ist die früheste Modulation, die in diesem Kontext bislang gefunden wurde. Die simultane EEG-fMRT Messung ist in den kognitiven Neurowissenschaften ein noch relativ unerprobtes Verfahren und zur Untersuchung kognitiver Prozesse im somatosensorischen System erstmals angewendet worden. Die Ergebnisse können im Sinne eines frühen attentionalen Filters auf die somatosensorische Reizverarbeitung interpretiert werden. Studien im visuellen System haben gezeigt, dass die räumliche Ausrichtung der Aufmerksamkeit den okzipitalen Alpha-Rhythmus im kontralateralen visuellen Kortex moduliert. In zwei Studien konnte mittels simultaner EEG-fMRT-Aufzeichnungen ein Zusammenhang zwischen dem okzipitalen Alpha-Rhythmus und dem BOLD-Signal nachgewiesen werden (Laufs et al., 06; Moosmann et al., 03). Ob die räumlich selektive Aufmerksamkeit auch die somatosensorischen Mu- und Beta-Rhythmen moduliert, wurde bislang noch nicht nachgewiesen. Dies soll in einer weiteren Analyse der Daten überprüft werden. Anschließend soll die aufmerksamkeitsbedingten Modulation somatosensorischer Rhythmen und deren Zusammenhang mit dem BOLD-Signal in S1 analysiert werden.

Die Integration der Ergebnisse in ein einziges Modell somatosensorischer räumlich selektiver Aufmerksamkeit und ihr Einfluss auf die Wahrnehmung ist aus verschiedenen Gründen schwierig: Während in Studie 4 im Sinne von Näätänen (1992) spezifische Effekte räumlich selektiver Aufmerksamkeit explizit kontrolliert wurden, kann in Studie 1 und 2 nur vermutet werden, dass die räumlich selektive Aufmerksamkeit der zugrunde liegende Mechanismus war. Dies lies sich zwar in Studie 3 eindeutig nachweisen, dennoch hatte in Studie 1 und 2 keine explizite Kontrolle der Aufmerksamkeit stattgefunden. Im Vergleich dazu wurde in Studie 4 der Fokus der Aufmerksamkeit über einen ganzen Stimulationsblock konstant auf einer Hand gehalten. Da die Probanden in Studie 1 nur einmal und nur zu Beginn des Experiments instruiert wurden, ihren Aufmerksamkeitsfokus dauerhaft auf den Finger des Zielreizes zu halten, ist es auch vorstellbar, dass sie ihren Aufmerksamkeitsfokus auf die Hand verschoben, an der sie zuvor einen Reiz wahrgenommen hatten. Dafür sprechen Befunde einer EEG-Studie,

die den Unterschied zwischen über einen Block gehaltener und vor jedem Durchgang wechselnder Aufmerksamkeit untersuchte (Eimer und Forster, 03). Nur bei gehaltener Aufmerksamkeit kam es zu einem Effekt auf die in S1 generierte N80-Komponente. Dem Effekt des wechselnden Aufmerksamkeitsfokus auf frühe SEPs und die bewusste Wahrnehmung soll in einem Folgeexperiment nachgegangen werden. Dabei soll ein EEG in einem Paradigma analog zu Studie 3 mit einem wechselnden Aufmerksamkeitsfokus abgeleitet werden.

Ferner ist zu beachten, dass für Studie 1, 2 und 3 elektrische Reize verwendet wurden, während bei Studie 4 taktile Braille-Muster appliziert wurden. Dies kann zu Unterschieden in den frühen SEPs führen (für eine ausführliche Diskussion siehe Studie 4).

Dennoch liegen den Studien einige Gemeinsamkeiten zugrunde: Es handelte sich um eine Manipulation der räumlich selektiven Aufmerksamkeit auf den rechten oder linken Zeigefinger. Dort sollten bestimmte Zielreize detektiert werden und die Probanden reagierten darauf mit einer Fußtaste. Dies lässt zumindest teilweise eine Verknüpfung der Ergebnisse in ein hypothetisches Modell zu: Die Fokussierung der Aufmerksamkeit auf den Finger, an dem man einen Zielreiz erwartet, wird vor der Stimulation durch die Desynchronisation frontaler Areale angezeigt, die auf die neuronale Antwort in S1 modulierend einwirken. Sie führt dort zu einer Unterdrückung des Ruhe-Rhythmus (Mu und Beta) und signalisiert so die Antizipation eines relevanten Ereignisses. Obwohl die räumlich selektive Aufmerksamkeit die in S1 generierten evozierten Potentiale zu modulieren vermag, ist die reine Stimulusverarbeitung in diesem Areal nicht hinreichend für einen Zugang ins Bewusstsein. Für die bewusste Wahrnehmung ist neben einer attentional kontrollierten Vorbereitung des S1 durch frontale Areale die Übertragung des Signals an S2 sowie an ein fronto-parietales, attentionales Netzwerk notwendig. Nur dann kann eine bewusste Wahrnehmung erfolgen.

Die Ergebnisse lassen eine Integration der somatosensorischen Aufmerksamkeits- und Wahrnehmungsprozesse in Modelle, die für das visuelle System entwickelt wurden, zu (Dehaene und Naccache, 01; Baars, 95; Corbetta und Shulman, 02). Dennoch sind systeminhärente Unterschiede, wie die attentionale Modulation von S1 in einer initialen Phase der Signalverarbeitung, die in dieser Weise im visuellen System nicht nachgewiesen werden konnte, zu beachten. Außerdem verdeutlichen die hier gewonnen Erkenntnisse die Relevanz der Prozesse vor einer Stimulation. Die Ergebnisse legen die Erweiterung der Modelle um diese Phase nahe.

Literaturverzeichnis

- Aglioti, S.; Smania, N. und Peru, A. (1999): Frames of reference for mapping tactile stimuli in brain-damaged patients, *J.Cogn Neurosci.* (volume 11), issue 1, pp. 67-79. URL: PM:9950715
- Alho, K.; Medvedev, S. V.; Pakhomov, S. V.; Roudas, M. S.; Tervaniemi, M.; Reinikainen, K.; Zeffiro, T. und Naatanen, R. (1999): Selective tuning of the left and right auditory cortices during spatially directed attention, *Brain Res.Cogn Brain Res.* (volume 7), issue 3, pp. 335-341.
- Allison, T.; McCarthy, G. und Wood, C. C. (1992): The relationship between human long-latency somatosensory evoked potentials recorded from the cortical surface and from the scalp, *Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol.* (volume 84), issue 4, pp. 301-314.
- Allison, T.; McCarthy, G.; Wood, C. C.; Darcey, T. M.; Spencer, D. D. und Williamson, P. D. (1989a): Human cortical potentials evoked by stimulation of the median nerve. II. Cytoarchitectonic areas generating short-latency activity, *J.Neurophysiol.* (volume 62), issue 3, pp. 694-710.
- Allison, T.; McCarthy, G.; Wood, C. C.; Williamson, P. D. und Spencer, D. D. (1989b): Human cortical potentials evoked by stimulation of the median nerve. II. Cytoarchitectonic areas generating long-latency activity, *J.Neurophysiol.* (volume 62), issue 3, pp. 711-722.
- Arroyo, S.; Lesser, R. P.; Gordon, B.; Uematsu, S.; Jackson, D. und Webber, R. (1993): Functional significance of the mu rhythm of human cortex: an electrophysiologic study with subdural electrodes, *Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol.* (volume 87), issue 3, pp. 76-87. URL: PM:7691544
- Arthurs, O. J.; Johansen-Berg, H.; Matthews, P. M. und Boniface, S. J. (2004): Attention differentially modulates the coupling of fMRI BOLD and evoked potential signal amplitudes in the human somatosensory cortex, *Exp.Brain Res.* (volume 157), issue 3, pp. 269-274.
- Baars, B. J. (1995): *A cognitive theory of consciousness*, Cambridge University Press.
- Babiloni, C.; Brancucci, A.; rendt-Nielsen, L.; Babiloni, F.; Capotosto, P.; Carducci, F.; Cincotti, F.; Del Percio C.; Petrini, L.; Rossini, P. M. und Chen, A. C. (2004): Attentional processes and cognitive performance during expectancy of painful galvanic stimulations: a

- high-resolution EEG study, *Behav.Brain Res.* (volume 152), issue 1, pp. 137-147. URL: PM:15135977
- Babiloni, C.; Vecchio, F.; Bultrini, A.; Luca, Romani G. und Rossini, P. M. (2006): Pre- and poststimulus alpha rhythms are related to conscious visual perception: a high-resolution EEG study, *Cereb.Cortex.* (volume 16), issue 12, pp. 1690-1700.
- Baker, S. N.; Olivier, E. und Lemon, R. N. (1997): Coherent oscillations in monkey motor cortex and hand muscle EMG show task-dependent modulation, *J Physiol.* (volume 501), issue Pt 1, pp. 225-241.
- Barba, C.; Frot, M. und Mauguiere, F. (2002): Early secondary somatosensory area (SII) SEPs. Data from intracerebral recordings in humans, *Clin.Neurophysiol.* (volume 113), issue 11, pp. 1778-1786.
- Basar, E.; Rosen, B.; Basar-Eroglu, C. und Greitschus, F. (1987): The associations between 40 Hz-EEG and the middle latency response of the auditory evoked potential, *Int J Neurosci.* (volume 33), issue 1-2, pp. 103-117.
- Bauer, M.; Oostenveld, R.; Peeters, M. und Fries, P. (2006): Tactile spatial attention enhances gamma-band activity in somatosensory cortex and reduces low-frequency activity in parieto-occipital areas, *J Neurosci.* (volume 26), issue 2, pp. 490-501.
- Bellas, D. N.; Novelly, R. A.; Eskenazi, B. und Wasserstein, J. (1988): The nature of unilateral neglect in the olfactory sensory system, *Neuropsychologia* (volume 26), issue 1, pp. 45-52. URL: PM:3362344
- Belliveau, J. W.; Kennedy, D. N., Jr.; McKinstry, R. C.; Buchbinder, B. R.; Weisskoff, R. M.; Cohen, M. S.; Vevea, J. M.; Brady, T. J. und Rosen, B. R. (1991): Functional mapping of the human visual cortex by magnetic resonance imaging, *Science.* (volume 254), issue 5032, pp. 716-719.
- Berti, A.; Oxbury, S.; Oxbury, J.; Affanni, P.; Umiltà, C. und Orlandi, L. (1999): Somatosensory extinction for meaningful objects in a patient with right hemispheric stroke, *Neuropsychologia* (volume 37), issue 3, pp. 333-343. URL: PM:10199646
- Bonda, E.; Petrides, M.; Frey, S. und Evans, A. (1995): Neural correlates of mental transformations of the body-in-space, *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A* (volume 92), issue 24, pp. 11180-11184. URL: PM:7479961

- Boynton, G. M.; Engel, S. A.; Glover, G. H. und Heeger, D. J. (1996): Linear systems analysis of functional magnetic resonance imaging in human V1, *J Neurosci.* (volume 16), issue 13, pp. 4207-4221.
- Bradshaw, J. L.; Howard, M. J.; Pierson, J. M.; Phillips, J. und Bradshaw, J. A. (1992): Effects of expectancy and attention in vibrotactile choice reaction time tasks, *Q.J.Exp.Psychology* (volume 44), issue A, pp. 509-528.
- Brefczynski, J. A. und DeYoe, E. A. (1999): A physiological correlate of the 'spotlight' of visual attention, *Nat.Neurosci.* (volume 2), issue 4, pp. 370-374.
- Broadbent, D. E. (1958): *Perception and Communication*, Pergamon, London.
- Brodmann, K. (1909): *Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues*, V. edition, Leipzig.
- Burton, H.; Fabri, M. und Alloway, K. (1995): Cortical areas within the lateral sulcus connected to cutaneous representations in areas 3b and 1: a revised interpretation of the second somatosensory area in macaque monkeys, *J Comp Neurol.* (volume 355), issue 4, pp. 539-562.
- Burton, H.; MacLeod, A. M.; Videen, T. O. und Raichle, M. E. (1997a): Multiple foci in parietal and frontal cortex activated by rubbing embossed grating patterns across fingerpads: a positron emission tomography study in humans, *Cereb.Cortex.* (volume 7), issue 1, pp. 3-17.
- Burton, H. und Sinclair, R. J. (2000a): Attending to and remembering tactile stimuli: a review of brain imaging data and single-neuron responses, *J.Clin.Neurophysiol.* (volume 17), issue 6, pp. 575-591.
- Burton, H. und Sinclair, R. J. (2000b): Tactile-spatial and cross-modal attention effects in the primary somatosensory cortical areas 3b and 1-2 of rhesus monkeys, *Somatosens.Mot.Res.* (volume 17), issue 3, pp. 213-228. URL: PM:10994592
- Burton, H.; Sinclair, R. J.; Hong, S. Y.; Pruett, J. R., Jr. und Whang, K. C. (1997b): Tactile-spatial and cross-modal attention effects in the second somatosensory and 7b cortical areas of rhesus monkeys, *Somatosens.Mot.Res.* (volume 14), issue 4, pp. 237-267.
- Butter, C. M.; Buchtel, H. A. und Santucci, R. (1989): Spatial attentional shifts: further evidence for the role of polysensory mechanisms using visual and tactile stimuli, *Neuropsychologia* (volume 27), issue 10, pp. 1231-1240. URL: PM:2594169

- Chapman, C. E. und Meftah, el (2005): Independent controls of attentional influences in primary and secondary somatosensory cortex, *J.Neurophysiol.* (volume 94), issue 6, pp. 4094-4107. URL: PM:16148278
- Cohen, M. S. (1997): Parametric analysis of fMRI data using linear systems methods, *Neuroimage.* (volume 6), issue 2, pp. 93-103.
- Corbetta, M. (1998): Frontoparietal cortical networks for directing attention and the eye to visual locations: identical, independent, or overlapping neural systems?, *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A* (volume 95), issue 3, pp. 831-838.
- Corbetta, M.; Kincade, J. M.; Ollinger, J. M.; McAvoy, M. P. und Shulman, G. L. (2000): Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex, *Nat.Neurosci.* (volume 3), issue 3, pp. 292-297. URL: PM:10700263
- Corbetta, M.; Miezin, F. M.; Shulman, G. L. und Petersen, S. E. (1993): A PET study of visuospatial attention, *J.Neurosci.* (volume 13), issue 3, pp. 1202-1226.
- Corbetta, M. und Shulman, G. L. (2002): Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain, *Nat.Rev.Neurosci.* (volume 3), issue 3, pp. 201-215.
- Crick, F. und Koch, C. (2003): A framework for consciousness, *Nat.Neurosci.* (volume 6), issue 2, pp. 119-126.
- Crone, N. E.; Miglioretti, D. L.; Gordon, B.; Sieracki, J. M.; Wilson, M. T.; Uematsu, S. und Lesser, R. P. (1998): Functional mapping of human sensorimotor cortex with electrocorticographic spectral analysis. I. Alpha and beta event-related desynchronization, *Brain* (volume 121 (Pt 12)), pp. 2271-2299. URL: PM:9874480
- de Lafuente, V und Romo, R. (2005): Neuronal correlates of subjective sensory experience, *Nat.Neurosci.* (volume 8), issue 12, pp. 1698-1703.
- Debener, S.; Strobel, A.; Sorger, B.; Peters, J.; Kranczioch, C.; Engel, A. K. und Goebel, R. (2007): Improved quality of auditory event-related potentials recorded simultaneously with 3-T fMRI: removal of the ballistocardiogram artefact, *Neuroimage.* (volume 34), issue 2, pp. 587-597. URL: PM:17112746
- Debener, S.; Ullsperger, M.; Siegel, M. und Engel, A. K. (2006): Single-trial EEG-fMRI reveals the dynamics of cognitive function, *Trends Cogn Sci.* (volume 10), issue 12, pp. 558-563. URL: PM:17074530

- Dehaene, S. und Naccache, L. (2001): Towards a cognitive neuroscience of consciousness: basic evidence and a workspace framework, *Cognition* (volume 79), issue 1-2, pp. 1-37.
- Demiralp, T.; Bayraktaroglu, Z.; Lenz, D.; Junge, S.; Busch, N. A.; Maess, B.; Ergen, M. und Herrmann, C. S. (2006): Gamma amplitudes are coupled to theta phase in human EEG during visual perception, *Int J Psychophysiol.* (volume .).
- Desimone, R. und Duncan, J. (1995): Neural mechanisms of selective visual attention, *Annu.Rev.Neurosci.* (volume 18), pp. 193-222.
- Desmedt, J. E. und Robertson, D. (1977): Differential enhancement of early and late components of the cerebral somatosensory evoked potentials during forced-paced cognitive tasks in man, *J.Physiol.* (volume 271), issue 3, pp. 761-782.
- di Pellegrino, G.; Ladavas, E. und Farne, A. (1997): Seeing where your hands are, *Nature* (volume 388), issue 6644, pp. 730. URL: PM:9285584
- Disbrow, E.; Roberts, T.; Poeppel, D. und Krubitzer, L. (2001): Evidence for interhemispheric processing of inputs from the hands in human S2 and PV, *J.Neurophysiol.* (volume 85), issue 5, pp. 2236-2244.
- Driver, J. und Vuilleumier, P. (2001): Perceptual awareness and its loss in unilateral neglect and extinction, *Cognition* (volume 79), issue 1-2, pp. 39-88.
- Eimer, M. (1994): "Sensory gating" as a mechanism for visuospatial orienting: electrophysiological evidence from trial-by-trial cuing experiments, *Percept.Psychophys.* (volume 55), issue 6, pp. 667-675. URL: PM:8058454
- Eimer, M. und Driver, J. (2000): An event-related brain potential study of cross-modal links in spatial attention between vision and touch, *Psychophysiology* (volume 37), issue 5, pp. 697-705.
- Eimer, M. und Forster, B. (2003): Modulations of early somatosensory ERP components by transient and sustained spatial attention, *Exp.Brain Res.* (volume 151), issue 1, pp. 24-31.
- Eimer, M.; Maravita, A.; Van Velzen, J.; Husain, M. und Driver, J. (2002): The electrophysiology of tactile extinction: ERP correlates of unconscious somatosensory processing, *Neuropsychologia* (volume 40), issue 13, pp. 2438-2447.

- Forss, N.; Hietanen, M.; Salonen, O. und Hari, R. (1999): Modified activation of somatosensory cortical network in patients with right-hemisphere stroke, *Brain*. (volume 122), issue Pt 10, pp. 1889-1899.
- Frahm, J.; Bruhn, H.; Merboldt, K. D. und Hanicke, W. (1992): Dynamic MR imaging of human brain oxygenation during rest and photic stimulation, *J Magn Reson.Imaging*. (volume 2), issue 5, pp. 501-505.
- Francis, S. T.; Kelly, E. F.; Bowtell, R.; Dunseath, W. J.; Folger, S. E. und McGlone, F. (2000): fMRI of the responses to vibratory stimulation of digit tips, *Neuroimage*. (volume 11), issue 3, pp. 188-202.
- Fries, P.; Roelfsema, P. R.; Engel, A. K.; Konig, P. und Singer, W. (1997): Synchronization of oscillatory responses in visual cortex correlates with perception in interocular rivalry, *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A* (volume 94), issue 23, pp. 12699-12704. URL: PM:9356513
- Friston, K. J.; Frith, C. D.; Turner, R. und Frackowiak, R. S. (1995): Characterizing evoked hemodynamics with fMRI, *Neuroimage*. (volume 2), issue 2, pp. 157-165.
- Frot, M. und Mauguiere, F. (1999): Timing and spatial distribution of somatosensory responses recorded in the upper bank of the sylvian fissure (SII area) in humans, *Cereb.Cortex* (volume 9), issue 8, pp. 854-863.
- Fu, K. M.; Foxe, J. J.; Murray, M. M.; Higgins, B. A.; Javitt, D. C. und Schroeder, C. E. (2001): Attention-dependent suppression of distracter visual input can be cross-modally cued as indexed by anticipatory parieto-occipital alpha-band oscillations, *Brain Res.Cogn Brain Res*. (volume 12), issue 1, pp. 145-152. URL: PM:11489617
- Gallace, A. und Spence, C. (2007): The cognitive and neural correlates of "tactile consciousness": A multisensory perspective, *Conscious.Cogn*. URL: PM:17398116
- Gandhi, S. P.; Heeger, D. J. und Boynton, G. M. (1999): Spatial attention affects brain activity in human primary visual cortex, *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A* (volume 96), issue 6, pp. 3314-3319. URL: PM:10077681
- GASTAUT, H. (1952): [Electrocorticographic study of the reactivity of rolandic rhythm.] Etude electrocorticographique de la reactivite des rythmes rolandiques, *Rev.Neurol.(Paris)* (volume 87), issue 2, pp. 176-182.
- Girardi, M.; McIntosh, R. D.; Michel, C.; Vallar, G. und Rossetti, Y. (2004): Sensorimotor effects on central space representation: prism adaptation influences haptic and visual re-

- presentations in normal subjects, *Neuropsychologia* (volume 42), issue 11, pp. 1477-1487. URL: PM:15246285
- Gomez, C. M.; Marco-Pallares, J. und Grau, C. (2006): Location of brain rhythms and their modulation by preparatory attention estimated by current density, *Brain Res.* (volume 1107), issue 1, pp. 151-160.
- Gore, J. C.; Horovitz, S. G.; Cannistraci, C. J. und Skudlarski, P. (2006): Integration of fMRI, NIROT and ERP for studies of human brain function, *Magn Reson.Imaging* (volume 24), issue 4, pp. 507-513. URL: PM:16677957
- Gruber, T.; Muller, M. M.; Keil, A. und Elbert, T. (1999): Selective visual-spatial attention alters induced gamma band responses in the human EEG, *Clin.Neurophysiol.* (volume 110), issue 12, pp. 2074-2085.
- Guerrini, C.; Berlucchi, G.; Bricolo, E. und Aglioti, S. M. (2003): Temporal modulation of spatial tactile extinction in right-brain-damaged patients, *J.Cogn Neurosci.* (volume 15), issue 4, pp. 523-536.
- Haggard, P.; Kitadono, K.; Press, C. und Taylor-Clarke, M. (2006): The brain's fingers and hands, *Exp.Brain Res.* (volume 172), issue 1, pp. 94-102. URL: PM:16369787
- Hari, R.; Reinikainen, K.; Kaukoranta, E.; Hamalainen, M.; Ilmoniemi, R.; Penttinen, A.; Salminen, J. und Teszner, D. (1984): Somatosensory evoked cerebral magnetic fields from SI and SII in man, *Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol.* (volume 57), issue 3, pp. 254-263.
- Hashimoto, R.; Homae, F.; Nakajima, K.; Miyashita, Y. und Sakai, K. L. (2000): Functional differentiation in the human auditory and language areas revealed by a dichotic listening task, *Neuroimage.* (volume 12), issue 2, pp. 147-158.
- Helmholtz, S. A. (1867): *Handbuch der physiologischen Optik*, Voss, Leipzig.
- Hillyard, S. A. und Munte, T. F. (1984): Selective attention to color and location: an analysis with event-related brain potentials, *Percept.Psychophys.* (volume 36), issue 2, pp. 185-198. URL: PM:6514528
- Hopfinger, J. B.; Buonocore, M. H. und Mangun, G. R. (2000): The neural mechanisms of top-down attentional control, *Nat.Neurosci.* (volume 3), issue 3, pp. 284-291.

- Hsiao, S. S.; O'Shaughnessy, D. M. und Johnson, K. O. (1993): Effects of selective attention on spatial form processing in monkey primary and secondary somatosensory cortex, *J.Neurophysiol.* (volume 70), issue 1, pp. 444-447. URL: PM:8360721
- Huttunen, J.; Wikstrom, H.; Korvenoja, A.; Seppalainen, A. M.; Aronen, H. und Ilmoniemi, R. J. (1996): Significance of the second somatosensory cortex in sensorimotor integration: enhancement of sensory responses during finger movements, *Neuroreport.* (volume 7), issue 5, pp. 1009-1012.
- Iwamura, Y.; Tanaka, M.; Sakamoto, M. und Hikosaka, O. (1993): Rostrocaudal gradients in the neuronal receptive field complexity in the finger region of the alert monkey's postcentral gyrus, *Exp.Brain Res.* (volume 92), issue 3, pp. 360-368.
- Jasper, H. H. (1958): The ten-twenty electrode system of the International Federation, *Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol.* (volume 10), pp. 371-375.
- Johansen-Berg, H.; Christensen, V.; Woolrich, M. und Matthews, P. M. (2000): Attention to touch modulates activity in both primary and secondary somatosensory areas, *Neuroreport* (volume 11), issue 6, pp. 1237-1241.
- Johansen-Berg, H. und Lloyd, D. M. (2000): The physiology and psychology of selective attention to touch, *Front Biosci.* (volume 5), pp. D894-D904.
- Jones, E. G. und POWELL, T. P. (1970): An anatomical study of converging sensory pathways within the cerebral cortex of the monkey, *Brain.* (volume 93), issue 4, pp. 793-820.
- Kaas, J. H. (1983): What, if anything, is SI? Organization of first somatosensory area of cortex, *Physiol Rev.* (volume 63), issue 1, pp. 206-231.
- Kanwisher, N. (2001): Neural events and perceptual awareness, *Cognition* (volume 79), issue 1-2, pp. 89-113.
- Karhu, J. und Tesche, C. D. (1999): Simultaneous early processing of sensory input in human primary (SI) and secondary (SII) somatosensory cortices, *J.Neurophysiol.* (volume 81), issue 5, pp. 2017-2025.
- Karnath, H. O. (1988): Deficits of attention in acute and recovered visual hemi-neglect, *Neuropsychologia* (volume 26), issue 1, pp. 27-43. URL: PM:3362343
- Karnath, H. O.; Christ, K. und Hartje, W. (1993): Decrease of contralateral neglect by neck muscle vibration and spatial orientation of trunk midline, *Brain* (volume 116 (Pt 2)), pp. 383-396. URL: PM:8461972

- Karnath, H. O.; Zopf, R.; Johannsen, L.; Fruhmann, Berger M.; Nagele, T. und Klose, U. (2005): Normalized perfusion MRI to identify common areas of dysfunction: patients with basal ganglia neglect, *Brain*. (volume 128), issue Pt 10, pp. 2462-2469.
- Kastner, S. und Ungerleider, L. G. (2000): Mechanisms of visual attention in the human cortex, *Annu.Rev.Neurosci.* (volume 23), pp. 315-341. URL: PM:10845067
- Kelly, S. P.; Lalor, E. C.; Reilly, R. B. und Foxe, J. J. (2006): Increases in alpha oscillatory power reflect an active retinotopic mechanism for distracter suppression during sustained visuospatial attention, *J Neurophysiol.* (volume 95), issue 6, pp. 3844-3851.
- Kisley, M. A. und Cornwell, Z. M. (2006): Gamma and beta neural activity evoked during a sensory gating paradigm: Effects of auditory, somatosensory and cross-modal stimulation, *Clin.Neurophysiol.* (volume .).
- Klein, R. M. und Posner, M. I. (1974): Attention to visual and kinesthetic components of skills, *Brain Res.* (volume 71), issue 2-3, pp. 401-411. URL: PM:4468067
- Klimesch, W. (1999): EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis, *Brain Res.Brain Res.Rev.* (volume 29), issue 2-3, pp. 169-195.
- Kolb, B. und Wishaw, I. Q. (1996): *Der Parietallappen*, Kolb, B. und Wishaw, I. Q., *Neuropsychologie*, 2. edition, pp. 223-240, Springer, Heidelberg.
- Krubitzer, L.; Clarey, J.; Tweedale, R.; Elston, G. und Calford, M. (1995): A redefinition of somatosensory areas in the lateral sulcus of macaque monkeys, *J Neurosci.* (volume 15), issue 5 Pt 2, pp. 3821-3839.
- Kuhlman, W. N. (1978): Functional topography of the human mu rhythm, *Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol.* (volume 44), issue 1, pp. 83-93.
- Kurth, R.; Villringer, K.; Curio, G.; Wolf, K. J.; Krause, T.; Repenthin, J.; Schwiemann, J.; Deuchert, M. und Villringer, A. (2000): fMRI shows multiple somatotopic digit representations in human primary somatosensory cortex, *Neuroreport.* (volume 11), issue 7, pp. 1487-1491.
- Kwong, K. K.; Belliveau, J. W.; Chesler, D. A.; Goldberg, I. E.; Weisskoff, R. M.; Poncelet, B. P.; Kennedy, D. N.; Hoppel, B. E.; Cohen, M. S.; Turner, R. und . (1992): Dynamic magnetic resonance imaging of human brain activity during primary sensory stimulation, *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A.* (volume 89), issue 12, pp. 5675-5679.

- Laufs, H.; Holt, J. L.; Elfont, R.; Krams, M.; Paul, J. S.; Krakow, K. und Kleinschmidt, A. (2006): Where the BOLD signal goes when alpha EEG leaves, *Neuroimage*. (volume 31), issue 4, pp. 1408-1418.
- Leocani, L.; Toro, C.; Mangano, P.; Zhuang, P. und Hallett, M. (1997): Event-related coherence and event-related desynchronization/synchronization in the 10 Hz and 20 Hz EEG during self-paced movements, *Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol.* (volume 104), issue 3, pp. 199-206. URL: PM:9186234
- Libet, B.; Alberts, W. W.; Wright, E. W., Jr. und Feinstein, B. (1967): Responses of human somatosensory cortex to stimuli below threshold for conscious sensation, *Science* (volume 158), issue 808, pp. 1597-1600.
- Linkenkaer-Hansen, K.; Nikulin, V. V.; Palva, S.; Ilmoniemi, R. J. und Palva, J. M. (2004): Pre-stimulus oscillations enhance psychophysical performance in humans, *J Neurosci.* (volume 24), issue 45, pp. 10186-10190.
- Lipton, M. L.; Fu, K. M.; Branch, C. A. und Schroeder, C. E. (2006): Ipsilateral hand input to area 3b revealed by converging hemodynamic and electrophysiological analyses in macaque monkeys, *J Neurosci.* (volume 26), issue 1, pp. 180-185.
- Llinas, R.; Ribary, U.; Contreras, D. und Pedroarena, C. (1998): The neuronal basis for consciousness, *Philos.Trans.R.Soc.Lond B Biol.Sci* (volume 353), issue 1377, pp. 1841-1849.
- Lopes da Silva, F. H.; Vos, J. E.; Mooibroek, J. und Van, Rotterdam A. (1980): Relative contributions of intracortical and thalamo-cortical processes in the generation of alpha rhythms, revealed by partial coherence analysis, *Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol.* (volume 50), issue 5-6, pp. 449-456. URL: PM:6160987
- Luck, S. J.; Chelazzi, L.; Hillyard, S. A. und Desimone, R. (1997): Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex, *J Neurophysiol.* (volume 77), issue 1, pp. 24-42.
- Luck, S. J.; Vogel, E. K. und Shapiro, K. L. (1996): Word meanings can be accessed but not reported during the attentional blink, *Nature* (volume 383), issue 6601, pp. 616-618. URL: PM:8857535
- MacDonald, A. W., III; Cohen, J. D.; Stenger, V. A. und Carter, C. S. (2000): Dissociating the role of the dorsolateral prefrontal and anterior cingulate cortex in cognitive control, *Science*. (volume 288), issue 5472, pp. 1835-1838.

- Makeig, S. und Jung, T. P. (1996): Tonic, phasic, and transient EEG correlates of auditory awareness in drowsiness, *Brain Res.Cogn Brain Res.* (volume 4), issue 1, pp. 15-25. URL: PM:8813409
- Mangun, G. R. und Hillyard, S. A. (1988): Spatial gradients of visual attention: behavioral and electrophysiological evidence, *Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol.* (volume 70), issue 5, pp. 417-428. URL: PM:2460315
- Maravita, A. (1997): Implicit processing of somatosensory stimuli disclosed by a perceptual after-effect, *Neuroreport* (volume 8), issue 7, pp. 1671-1674. URL: PM:9189912
- Marcel, A. J. (1983): Conscious and unconscious perception: experiments on visual masking and word recognition, *Cognit.Psychol.* (volume 15), issue 2, pp. 197-237. URL: PM:6617135
- Martinez, A.; Anllo-Vento, L.; Sereno, M. I.; Frank, L. R.; Buxton, R. B.; Dubowitz, D. J.; Wong, E. C.; Hinrichs, H.; Heinze, H. J. und Hillyard, S. A. (1999): Involvement of striate and extrastriate visual cortical areas in spatial attention, *Nat.Neurosci.* (volume 2), issue 4, pp. 364-369.
- Mattingley, J. B.; Driver, J.; Beschin, N. und Robertson, I. H. (1997): Attentional competition between modalities: extinction between touch and vision after right hemisphere damage, *Neuropsychologia* (volume 35), issue 6, pp. 867-880. URL: PM:9204491
- Mauguiere, F.; Merlet, I.; Forss, N.; Vanni, S.; Jousmaki, V.; Adeleine, P. und Hari, R. (1997): Activation of a distributed somatosensory cortical network in the human brain. A dipole modelling study of magnetic fields evoked by median nerve stimulation. Part I: Location and activation timing of SEF sources, *Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol.* (volume 104), issue 4, pp. 281-289.
- McAdams, C. J. und Maunsell, J. H. (1999): Effects of attention on the reliability of individual neurons in monkey visual cortex, *Neuron* (volume 23), issue 4, pp. 765-773. URL: PM:10482242
- McCaughey, C.; Parmelee, C. M.; Sperber, R. D. und Carr, T. H. (1980): Early extraction of meaning from pictures and its relation to conscious identification, *J.Exp.Psychol.Hum.Percept.Perform.* (volume 6), issue 2, pp. 265-276. URL: PM:6445936

- Meador, K. J.; Allison, J. D.; Loring, D. W.; Lavin, T. B. und Pillai, J. J. (2002a): Topography of somatosensory processing: cerebral lateralization and focused attention, *J.Int.Neuropsychol.Soc.* (volume 8), issue 3, pp. 349-359.
- Meador, K. J.; Ray, P. G.; Day, L.; Ghelani, H. und Loring, D. W. (1998): Physiology of somatosensory perception: cerebral lateralization and extinction, *Neurology* (volume 51), issue 3, pp. 721-727.
- Meador, K. J.; Ray, P. G.; Echauz, J. R.; Loring, D. W. und Vachtsevanos, G. J. (2002b): Gamma coherence and conscious perception, *Neurology* (volume 59), issue 6, pp. 847-854.
- Meftah, el; Shenasa, J. und Chapman, C. E. (2002): Effects of a cross-modal manipulation of attention on somatosensory cortical neuronal responses to tactile stimuli in the monkey, *J Neurophysiol.* (volume 88), issue 6, pp. 3133-3149.
- Merzenich, M. M.; Kaas, J. H.; Sur, M. und Lin, C. S. (1978): Double representation of the body surface within cytoarchitectonic areas 3b and 1 in "SI" in the owl monkey (*Aotus trivirgatus*), *J Comp Neurol.* (volume 181), issue 1, pp. 41-73.
- Mesulam, M. M. (1999): Spatial attention and neglect: parietal, frontal and cingulate contributions to the mental representation and attentional targeting of salient extrapersonal events, *Philos.Trans.R.Soc.Lond B Biol.Sci* (volume 354), issue 1387, pp. 1325-1346.
- Michie, P. T. (1984): Selective attention effects on somatosensory event-related potentials, *Ann.N.Y.Acad.Sci* (volume 425), pp. 250-255.
- Michie, P. T.; Bearpark, H. M.; Crawford, J. M. und Glue, L. C. (1987): The effects of spatial selective attention on the somatosensory event-related potential, *Psychophysiology* (volume 24), issue 4, pp. 449-463.
- Moore, C. I.; Stern, C. E.; Corkin, S.; Fischl, B.; Gray, A. C.; Rosen, B. R. und Dale, A. M. (2000): Segregation of somatosensory activation in the human rolandic cortex using fMRI, *J Neurophysiol.* (volume 84), issue 1, pp. 558-569.
- Moosmann, M.; Ritter, P.; Krastel, I.; Brink, A.; Thees, S.; Blankenburg, F.; Taskin, B.; Obrig, H. und Villringer, A. (2003): Correlates of alpha rhythm in functional magnetic resonance imaging and near infrared spectroscopy, *Neuroimage.* (volume 20), issue 1, pp. 145-158.
- Moran, J. und Desimone, R. (1985): Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex, *Science* (volume 229), issue 4715, pp. 782-784. URL: PM:4023713

- Mort, D. J.; Malhotra, P.; Mannan, S. K.; Rorden, C.; Pambakian, A.; Kennard, C. und Husain, M. (2003): The anatomy of visual neglect, *Brain*. (volume 126), issue Pt 9, pp. 1986-1997.
- Moseley, M. E. und Glover, G. H. (1995): Functional MR imaging. Capabilities and limitations, *Neuroimaging Clin.N.Am.* (volume 5), issue 2, pp. 161-191.
- Motter, B. C. (1993): Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli, *J.Neurophysiol.* (volume 70), issue 3, pp. 909-919. URL: PM:8229178
- Mountcastle, V. B. (1978): Brain mechanisms for directed attention, *J.R.Soc.Med.* (volume 71), issue 1, pp. 14-28. URL: PM:416210
- Naatanen, R. (1992): *Attention and brain function*, Lawrence Erlbaum, Hillsdale, NJ.
- Nelson, R. J.; Sur, M.; Felleman, D. J. und Kaas, J. H. (1980): Representations of the body surface in postcentral parietal cortex of *Macaca fascicularis*, *J Comp Neurol.* (volume 192), issue 4, pp. 611-643.
- Neuper, C. und Pfurtscheller, G. (2001): Event-related dynamics of cortical rhythms: frequency-specific features and functional correlates, *Int.J.Psychophysiol.* (volume 43), issue 1, pp. 41-58.
- Neville, H. J. und Lawson, D. (1987): Attention to central and peripheral visual space in a movement detection task: an event-related potential and behavioral study. I. Normal hearing adults, *Brain Res.* (volume 405), issue 2, pp. 253-267. URL: PM:3567604
- Niebur, E. (2002): Electrophysiological correlates of synchronous neural activity and attention: a short review, *Biosystems.* (volume 67), issue 1-3, pp. 157-166.
- Niebur, E.; Koch, C. und Rosin, C. (1993): An oscillation-based model for the neuronal basis of attention, *Vision Res.* (volume 33), issue 18, pp. 2789-2802. URL: PM:8296473
- Niedermeyer, E. (1997): Alpha rhythms as physiological and abnormal phenomena, *Int J Psychophysiol.* (volume 26), issue 1-3, pp. 31-49.
- Nieuwenhuys, R.; Voogd, J. und van Huijzen, C. (1991): *Lange Assoziationsbahnen und kommissurale Verbindungen*, Nieuwenhuys, R.; Voogd, J. und van Huijzen, C., *Das Zentralnervensystem des Menschen*, 2. edition, pp. 381-391, Springer Verlag, Berlin Heidelberg.

- Nobre, A. C.; Sebestyen, G. N.; Gitelman, D. R.; Mesulam, M. M.; Frackowiak, R. S. und Frith, C. D. (1997): Functional localization of the system for visuospatial attention using positron emission tomography, *Brain* (volume 120 (Pt 3)), pp. 515-533. URL: PM:9126062
- Noesselt, T.; Hillyard, S. A.; Woldorff, M. G.; Schoenfeld, A.; Hagner, T.; Jancke, L.; Tempelmann, C.; Hinrichs, H. und Heinze, H. J. (2002): Delayed striate cortical activation during spatial attention, *Neuron*. (volume 35), issue 3, pp. 575-587.
- Ogawa, S.; Lee, T. M.; Kay, A. R. und Tank, D. W. (1990): Brain magnetic resonance imaging with contrast dependent on blood oxygenation, *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A.* (volume 87), issue 24, pp. 9868-9872.
- Ogawa, S.; Tank, D. W.; Menon, R.; Ellermann, J. M.; Kim, S. G.; Merkle, H. und Ugurbil, K. (1992): Intrinsic signal changes accompanying sensory stimulation: functional brain mapping with magnetic resonance imaging, *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A.* (volume 89), issue 13, pp. 5951-5955.
- Oliveri, M.; Rossini, P. M.; Filippi, M. M.; Traversa, R.; Cicinelli, P. und Caltagirone, C. (2002): Specific forms of neural activity associated with tactile space awareness, *Neuroreport* (volume 13), issue 8, pp. 997-1001.
- Olson, E.; Stark, M. und Chatterjee, A. (2003): Evidence for a unimodal somatosensory attention system, *Exp.Brain Res.* (volume 151), issue 1, pp. 15-23.
- Palva, S.; Linkenkaer-Hansen, K.; Naatanen, R. und Palva, J. M. (2005): Early neural correlates of conscious somatosensory perception, *J.Neurosci.* (volume 25), issue 21, pp. 5248-5258.
- Parasuraman, R.; Warm, J. S. und See, J. E. (2000): *Brain System of Vigilance*, Parasuraman, R., *The Attentive Brain* , pp. 221-256, MIT, Cambridge, Massachusetts.
- Paul, R. L.; Merzenich, M. und Goodman, H. (1972): Representation of slowly and rapidly adapting cutaneous mechanoreceptors of the hand in Brodmann's areas 3 and 1 of *Macaca mulatta*, *Brain Res.* (volume 36), issue 2, pp. 229-249.
- Penfield, W. und Rasmussen, T. (1950): *The Cerebral Cortex of Man. A Clinical Study of Localization of Function.*, The Macmillan Comp., New York.
- Pfurtscheller, G. (1989): Functional topography during sensorimotor activation studied with event-related desynchronization mapping, *J.Clin.Neurophysiol.* (volume 6), issue 1, pp. 75-84.

- Pfurtscheller, G. (1992): Event-related synchronization (ERS): an electrophysiological correlate of cortical areas at rest, *Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol.* (volume 83), issue 1, pp. 62-69.
- Pfurtscheller, G. und Lopes da Silva, F. H. (1999): Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles, *Clin.Neurophysiol.* (volume 110), issue 11, pp. 1842-1857.
- Posner, M. I. (1986): *Chronometric Explorations of Mind*, Oxford University Press, New York Oxford.
- Posner, M. I. und Dehaene, S. (1994): Attentional networks, *Trends Neurosci.* (volume 17), issue 2, pp. 75-79. URL: PM:7512772
- Posner, M. I.; Nissen, M. J. und Ogden, W. C. (1978): Attended and unattended processing modes: The role of set to spatial location, Pick, H. L. Jr. und Saltzman, I. J., *Modes of perceiving and processing information*, Erlbaum, Hillsdale,NJ.
- Posner, M. I.; Walker, J. A.; Friedrich, F. A. und Rafal, R. D. (1987): How do the parietal lobes direct covert attention?, *Neuropsychologia* (volume 25), issue 1A, pp. 135-145. URL: PM:3574646
- Post, L. J. und Chapman, C. E. (1991): The effects of cross-modal manipulations of attention on the detection of vibrotactile stimuli in humans, *Somatosens.Mot.Res.* (volume 8), issue 2, pp. 149-157. URL: PM:1887725
- POWELL, T. P. und MOUNTCASTLE, V. B. (1959): Some aspects of the functional organization of the cortex of the postcentral gyrus of the monkey: a correlation of findings obtained in a single unit analysis with cytoarchitecture, *Bull.Johns.Hopkins.Hosp.* (volume 105), pp. 133-162.
- Ray, P. G.; Meador, K. J.; Smith, J. R.; Wheless, J. W.; Sittenfeld, M. und Clifton, G. L. (1999): Physiology of perception: cortical stimulation and recording in humans, *Neurology* (volume 52), issue 5, pp. 1044-1049.
- Ricci, R. und Chatterjee, A. (2004): Sensory and response contributions to visual awareness in extinction, *Exp.Brain Res.* (volume 157), issue 1, pp. 85-93. URL: PM:14968280
- Ritter, P. und Villringer, A. (2006): Simultaneous EEG-fMRI, *Neurosci.Biobehav.Rev.* (volume 30), issue 6, pp. 823-838. URL: PM:16911826

- Rock, I.; Linnett, C. M.; Grant, P. und Mack, A. (1992): Perception without attention: results of a new method, *Cognit.Psychol.* (volume 24), issue 4, pp. 502-534. URL: PM:1473333
- Roelfsema, P. R.; Engel, A. K.; Konig, P. und Singer, W. (1997): Visuomotor integration is associated with zero time-lag synchronization among cortical areas, *Nature* (volume 385), issue 6612, pp. 157-161. URL: PM:8990118
- Roelfsema, P. R.; Lamme, V. A. und Spekreijse, H. (1998): Object-based attention in the primary visual cortex of the macaque monkey, *Nature*. (volume 395), issue 6700, pp. 376-381.
- Roland, P. E. (1981): Somatotopical tuning of postcentral gyrus during focal attention in man. A regional cerebral blood flow study, *J Neurophysiol.* (volume 46), issue 4, pp. 744-754.
- Ruben, J.; Schwiemann, J.; Deuchert, M.; Meyer, R.; Krause, T.; Curio, G.; Villringer, K.; Kurth, R. und Villringer, A. (2001): Somatotopic organization of human secondary somatosensory cortex, *Cereb.Cortex* (volume 11), issue 5, pp. 463-473.
- Salmelin, R. und Hari, R. (1994): Spatiotemporal characteristics of sensorimotor neuromagnetic rhythms related to thumb movement, *Neuroscience*. (volume 60), issue 2, pp. 537-550.
- Sanes, J. N. und Donoghue, J. P. (1993): Oscillations in local field potentials of the primate motor cortex during voluntary movement, *Proc Natl.Acad.Sci.U.S.A.* (volume 90), issue 10, pp. 4470-4474.
- Sarri, M.; Blankenburg, F. und Driver, J. (2006): Neural correlates of crossmodal visual-tactile extinction and of tactile awareness revealed by fMRI in a right-hemisphere stroke patient, *Neuropsychologia* (volume 44), issue 12, pp. 2398-2410. URL: PM:16765998
- Sauseng, P.; Klimesch, W.; Stadler, W.; Schabus, M.; Doppelmayr, M.; Hanslmayr, S.; Gruber, W. R. und Birbaumer, N. (2005): A shift of visual spatial attention is selectively associated with human EEG alpha activity, *Eur.J Neurosci.* (volume 22), issue 11, pp. 2917-2926.
- Senkowski, D.; Talsma, D.; Grigutsch, M.; Herrmann, C. S. und Woldorff, M. G. (2006): Good times for multisensory integration: Effects of the precision of temporal synchrony as revealed by gamma-band oscillations, *Neuropsychologia*. (volume .).

- Singer, W. (1993): Synchronization of cortical activity and its putative role in information processing and learning, *Annu.Rev.Physiol.* (volume 55), pp. 349-374.
- Somers, D. C.; Dale, A. M.; Seiffert, A. E. und Tootell, R. B. (1999): Functional MRI reveals spatially specific attentional modulation in human primary visual cortex, *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A.* (volume 96), issue 4, pp. 1663-1668.
- Steinmetz, P. N.; Roy, A.; Fitzgerald, P. J.; Hsiao, S. S.; Johnson, K. O. und Niebur, E. (2000): Attention modulates synchronized neuronal firing in primate somatosensory cortex, *Nature* (volume 404), issue 6774, pp. 187-190. URL: PM:10724171
- Sur, M.; Merzenich, M. M. und Kaas, J. H. (1980): Magnification, receptive-field area, and "hypercolumn" size in areas 3b and 1 of somatosensory cortex in owl monkeys, *J Neurophysiol.* (volume 44), issue 2, pp. 295-311.
- Taskin, B.; Jungehulsing, G. J.; Ruben, J.; Brunecker, P.; Krause, T.; Blankenburg, F. und Vilringer, A. (2005): Preserved Responsiveness of Secondary Somatosensory Cortex in Patients with Thalamic Stroke, *Cereb.Cortex.* (volume .).
- Thut, G.; Nietzel, A.; Brandt, S. A. und Pascual-Leone, A. (2006): Alpha-band electroencephalographic activity over occipital cortex indexes visuospatial attention bias and predicts visual target detection, *J Neurosci.* (volume 26), issue 37, pp. 9494-9502.
- Tiihonen, J.; Hari, R. und Hamalainen, M. (1989): Early deflections of cerebral magnetic responses to median nerve stimulation, *Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol.* (volume 74), issue 4, pp. 290-296. URL: PM:2471630
- TREISMAN, A. M. (1964): The effect of irrelevant material on the efficiency of selective listening, *Am.J Psychol.* (volume 77), pp. 533-546.
- TREISMAN, A. M. und Gelade, G. (1980): A feature-integration theory of attention, *Cognit.Psychol.* (volume 12), issue 1, pp. 97-136. URL: PM:7351125
- Treue, S. (2001): Neural correlates of attention in primate visual cortex, *Trends Neurosci.* (volume 24), issue 5, pp. 295-300. URL: PM:11311383
- Vaishnavi, S.; Calhoun, J.; Southwood, M. H. und Chatterjee, A. (2000): Sensory and response interference by ipsilesional stimuli in tactile extinction, *Cortex.* (volume 36), issue 1, pp. 81-92.
- Vallar, G. (2001): Extrapersonal visual unilateral spatial neglect and its neuroanatomy, *Neuroimage.* (volume 14), issue 1 Pt 2, pp. S52-S58.

- Vidyasagar, T. R. (1998): Gating of neuronal responses in macaque primary visual cortex by an attentional spotlight, *Neuroreport*. (volume 9), issue 9, pp. 1947-1952.
- Vogel, E. K.; Luck, S. J. und Shapiro, K. L. (1998): Electrophysiological evidence for a postperceptual locus of suppression during the attentional blink, *J.Exp.Psychol.Hum.Percept.Perform.* (volume 24), issue 6, pp. 1656-1674. URL: PM:9861716
- Ward, L. M. (2003): Synchronous neural oscillations and cognitive processes, *Trends Cogn Sci.* (volume 7), issue 12, pp. 553-559.
- Woldorff, M. G.; Gallen, C. C.; Hampson, S. A.; Hillyard, S. A.; Pantev, C.; Sobel, D. und Bloom, F. E. (1993): Modulation of early sensory processing in human auditory cortex during auditory selective attention, *Proc Natl.Acad.Sci.U.S.A.* (volume 90), issue 18, pp. 8722-8726.
- Woldorff, M. G. und Hillyard, S. A. (1991): Modulation of early auditory processing during selective listening to rapidly presented tones, *Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol.* (volume 79), issue 3, pp. 170-191.
- Woolsey, C. N. und Fairman, D. (1946): Contralateral, ipsilateral, and bilateral representation of cutaneous receptors in somatic areas I and II of the cerebral cortex of pig, sheep, and other mammals, *Surgery* (volume 19), pp. 684-702.
- Worden, M. S.; Foxe, J. J.; Wang, N. und Simpson, G. V. (2000): Anticipatory biasing of visuo-spatial attention indexed by retinotopically specific alpha-band electroencephalography increases over occipital cortex, *J Neurosci.* (volume 20), issue 6, pp. RC63.
- Wurtz, R. H. und Goldberg, M. E. (1972): The primate superior colliculus and the shift of visual attention, *Invest Ophthalmol.* (volume 11), issue 6, pp. 441-450. URL: PM:4624290
- Yamagishi, N.; Callan, D. E.; Goda, N.; Anderson, S. J.; Yoshida, Y. und Kawato, M. (2003): Attentional modulation of oscillatory activity in human visual cortex, *Neuroimage.* (volume 20), issue 1, pp. 98-113.
- Zilles, K. und Rehkämper, G. (1998): *Mechanorezeption*, Zilles, K. und Rehkämper, G., Funktionelle Neuroanatomie , 3. edition, pp. 208-230, Springer, Berlin.
- Zompa, I. C. und Chapman, C. E. (1995): Effects of cross-modal manipulations of attention on the ability of human subjects to discriminate changes in texture, *Somatosens.Mot.Res.* (volume 12), issue 2, pp. 87-102. URL: PM:7502607

Zopf, R.; Giabbiconi, C. M.; Gruber, T. und Muller, M. M. (2004): Attentional modulation of the human somatosensory evoked potential in a trial-by-trial spatial cueing and sustained spatial attention task measured with high density 128 channels EEG, Brain Res.Cogn Brain Res. (volume 20), issue 3, pp. 491-509.

5.1 Selbständigkeitserklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Arbeit ohne unzulässige Hilfe und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe. Die aus fremden Quellen direkt oder indirekt übernommenen Gedanken habe ich als solche kenntlich gemacht.

Ort, Datum

Ruth Schubert