

NEURONALE GRUNDLAGEN UND ZEITLICHE DYNAMIKEN

AUDIO-TAKTILER INTERAKTIONEN

DISSERTATION

ZUR ERLANGUNG DES AKADEMISCHEN GRADES

DOCTOR RERUM NATURALIUM

(DR. RER. NAT.)

GENEHMIGT DURCH DIE FAKULTÄT FÜR NATURWISSENSCHAFTEN

DER OTTO-VON-GUERICKE-UNIVERSITÄT MAGDEBURG

VON DIPL.-BIOL. MARIA HÖFER

GEB. AM. 31.10.1984 IN ERFURT

Gutachter: Prof. Dr. Tömme Nösselt

PD Marcus J. Naumer

EINGEREICHTE AM: 25.06.2013

VERTEIDIGT AM: 19.11.2013

1 Danksagung

Zuerst möchte ich mich bei meinem Doktorvater, Prof. Dr. Tömme Nösselt für seine Betreuung, Unterstützung, die umfangreiche Vermittlung von fachlichem Wissen und methodischen Kenntnissen danken. Außerdem möchte ich ihm und PD Marcus J. Naumer für die Begutachtung dieser Arbeit danken.

Besonderer Dank gilt meinen lieben Kolleginnen, Sandra Dittrich und Tanja Pohl, die mir stets eine große Hilfe waren und für kreative Pausen sorgten. Außerdem möchte ich mich beim MRT-Team (besonders Renate Blobel und Denis Scheermann) und den studentischen Hilfskräften der Biologischen Psychologie (besonders Ulrike Hielscher und Sophie Lehnert) bedanken.

Ein ganz besonderes Dankeschön geht an meine lieben Freunde, die mir mit Rat und Tat, Motivation und Kraft, Ablenkung und Anregung zur Seite standen.

Zum Schluss danke ich meinen Eltern, die mich seit meiner Schulzeit unterstützt haben.

2 Inhaltsverzeichnis

1	Danksagung	2
2	Abbildungsverzeichnis	6
3	Tabellenverzeichnis	8
4	Abkürzungsverzeichnis	10
5	Zusammenfassung	12
6	Abstract	13
7	Einleitung	14
7.1	Das auditorische System	15
7.2	Das Somatosensorische System.....	17
7.3	Grundlagen der Multisensorischen Interaktion.....	19
7.4	Die grundlegenden Regeln der multisensorischen Interaktion	21
7.5	Die Moderat-interaktive Theorie.....	23
7.6	Audio-taktile multisensorische Interaktion	31
7.7	Fragestellungen	34
8	Allgemeine Methoden	38
8.1	Versuchspersonen.....	38
8.2	Verwendetes Stimulusmaterial	38
8.3	Allgemeiner Ablauf der Versuche.....	40
8.4	Analyse der Verhaltensdaten	41
9	Experiment 1 – Verhalten.....	43
9.1	Einleitung	43
9.2	Methoden	44
9.2.1	Versuchspersonen	44
9.2.2	Versuchsdesign, Stimuli, Versuchsaufbau und Aufgabe.....	44
9.3	Ergebnisse	47
9.4	Diskussion	48

10	Experiment 2 – Verhalten	50
10.1	Einleitung	50
10.2	Methoden	51
10.2.1	Versuchspersonen.....	51
10.2.2	Versuchsdesign, Stimuli, Versuchsaufbau und Aufgabe	51
10.3	Ergebnisse	51
10.4	Diskussion	55
11	Experiment 3 – fMRT.....	58
11.1	Einleitung	58
11.2	Methoden.....	59
11.2.1	Versuchspersonen.....	59
11.2.2	Versuchsdesign, Stimuli, Versuchsaufbau und Aufgabe	60
11.2.3	fMRT-Akquisition und Auswertung	60
11.3	Ergebnisse	64
11.3.1	Verhalten	64
11.3.2	Bildgebende Daten.....	65
11.3.3	Zusammenfassung der Ergebnisse	73
11.4	Diskussion.....	75
11.4.1	Effekte taktiler Stimulation auf regionsspezifische fMRT-Signale	75
11.4.2	Effektive Konnektivität.....	78
12	Experiment 4 – EEG.....	81
12.1	Einleitung.....	81
12.2	Methoden.....	83
12.2.1	Versuchspersonen.....	83
12.2.2	Versuchsdesign, Stimuli, Versuchsaufbau und Aufgabe	83
12.2.3	EEG-Akquisition und Auswertung	85
12.3	Ergebnisse	87
12.3.1	Verhalten	87
12.3.2	Ereignis-korrelierte Potentiale	90
12.4	Diskussion.....	102
12.4.1	Verhalten	102

12.4.2	EKPs.....	103
13	Experiment 5 – SJ.....	108
13.1	Einleitung.....	108
13.2	Methoden.....	109
13.2.1	Versuchspersonen.....	109
13.2.2	Versuchsdesign, Stimuli, Versuchsaufbau und Aufgabe.....	109
13.2.3	Ergebnisse.....	110
13.3	Diskussion.....	111
14	Allgemeine Diskussion.....	114
14.1	Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.....	114
14.2	Einordnung der Ergebnisse in die Literatur.....	115
14.3	Zusammenspiel sensorisch-spezifischer und heteromodaler Areale bei MSI.....	117
14.4	Multisensorische Interaktion versus Multisensorische Integration.....	122
14.5	Potenzielle Kommunikationswege in MSI-Netzwerk.....	123
14.6	Ausblick.....	125
15	Literaturverzeichnis.....	127
16	Anhang.....	146
A	Experiment 1.....	146
B	Experiment 2.....	148
C	Experiment 3.....	149
D	Experiment 4.....	151
17	Lebenslauf.....	154
18	Eidesstattliche Erklärung.....	155

3 Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1. Sensorische Bahnen.....	19
Abbildung 2. Kontinuum Multisensorischer Neurone.....	21
Abbildung 3. Übersicht Verschaltungsmodelle.....	29
Abbildung 4. Potenziell multisensorische Areale im menschlichen Gehirn.....	31
Abbildung 5. Aufbau eines Lip-Clips.....	39
Abbildung 6. Eingangs- und Ausgangswerte des Luftdrucks des taktilen Stimulators.....	40
Abbildung 7. Signal-Entdeckungs-Theorie	42
Abbildung 8. Studien-Design und Beispielablauf eines Durchgangs.....	46
Abbildung 9. Verhaltensergebnisse Experiment 1: Korrekte Antworten.....	48
Abbildung 10. Verhaltensergebnisse Experiment 2: Korrekten Antworten.....	52
Abbildung 11. Verhaltensergebnisse Experiment 2: D-prime.....	53
Abbildung 12. Verhaltensergebnisse Experiment 2: Reaktionszeiten.....	55
Abbildung 13. Verhaltensergebnisse Experiment 3: Korrekten Antworten.....	65
Abbildung 14. Aktivierungen im auditorischen Kortex bei audio-taktile Interaktion	71
Abbildung 15. Effektive Konnektivität	75
Abbildung 16. Anordnung der Elektroden.....	85
Abbildung 17. Verhaltensergebnisse Experiment 4: Korrekten Antworten.....	88
Abbildung 18. Verhaltensergebnisse Experiment 4: Reaktionszeiten.....	90
Abbildung 19. AEPs.....	92
Abbildung 20. Topographische Karten der AEPs	93
Abbildung 21. SEPs.....	94
Abbildung 22. Topographische Karten der SEPs.....	94

Abbildung 23. EKPs der Bedingung AT, der Summe [A + T] und der Differenz [AT - (A + T)] über der Elektroden Cz.....	97
Abbildung 24. EKPs der Bedingung AT und der Differenz [AT - T] über den Elektroden Cz, CP1, CP2 und Pz.....	99
Abbildung 25. Topographische Karten der Bedingung A und der Differenz [AT - T]	100
Abbildung 26. Wahrnehmung der Synchronizität	111
Abbildung 27. Verhaltensergebnisse Experiment 1: Korrekten Antworten - Gruppe 1.....	146
Abbildung 28. Verhaltensergebnisse Experiment 1: Korrekten Antworten - Gruppe 2.....	146
Abbildung 29. Verhaltensergebnisse Experiment 1: Korrekten Antworten - Gruppe 3.....	147
Abbildung 30. Verhaltensergebnisse Experiment 3: Reaktionszeiten.....	150

4 Tabellenverzeichnis

Tabelle 1. Prozentuale Verteilung der dargebotenen Stimuli (Experiment 1 - 3)	44
Tabelle 2. t-Tests für die Reaktionszeiten Experiment 2	54
Tabelle 3. Lokale Maxima für die funktionellen Lokalizier-Durchgängen.....	66
Tabelle 4. Lokale Maxima für den Kontrast [AT _S L > MW (AL + TL)]	69
Tabelle 5. Lokale Maxima für den Kontrast [AT _{AS} L > MW (AL + TL)]	70
Tabelle 6. PPI-Ergebnisse mit A1 als Ausgangsregion.....	73
Tabelle 7. PPI-Ergebnisse mit PT als Ausgangsregion	74
Tabelle 8. Prozentuale Verteilung der dargebotenen Stimuli (Experiment 4).....	84
Tabelle 9. t-Tests für die Reaktionszeiten Experiment 4.....	89
Tabelle 10. Varianzanalyse der <i>Mean</i> -Amplitude der N100 (A _{leise})	91
Tabelle 11. Varianzanalyse der <i>Mean</i> -Amplitude der P50, N100 und MMN (A _{laut}).....	91
Tabelle 12. t-Tests für die <i>Mean</i> -Amplitude der AEPs (A _{laut}).....	92
Tabelle 13. <i>Peak</i> -Latenzen und <i>Peak</i> -Amplituden für P50, N100 und MMN	93
Tabelle 14. <i>Peak</i> -Latenzen und <i>Peak</i> -Amplituden für N1, P1, N2 und P2.....	95
Tabelle 15. Varianzanalyse der <i>Mean</i> -Amplitude der N1, P1, N2 und P2.....	95
Tabelle 16. t-Tests für die <i>Mean</i> -Amplitude der SEPs	95
Tabelle 17. <i>Peak</i> -Latenzen und <i>Peak</i> -Amplituden für A und die Differenz [AT – T].....	100
Tabelle 18. Varianzanalyse der <i>Mean</i> -Amplitude bei taktiler Stimulation.....	100
Tabelle 19. t-Tests für die <i>Mean</i> -Amplitude der EKPs bei A und der Differenz [AT - T]	101
Tabelle 20. synchrone Wahrnehmung audio-taktiler Reize	110
Tabelle 21. t-Tests für den d-prime (Experiment 2).....	148
Tabelle 22. Varianzanalyse des Kriteriums Experiment (2).....	148
Tabelle 23. Varianzanalyse des d-primis Experiment (3)	149

Tabelle 24. Varianzanalyse des Kriteriums (Experiment 3).....	149
Tabelle 25. Varianzanalyse der Reaktionszeiten (Experiment 3)	149
Tabelle 26. t-Tests für die Reaktionszeiten (Experiment 3)	150
Tabelle 27. t-Tests für die Korrekte Antworten (Experiment 4)	151
Tabelle 28. Varianzanalyse des d-primis (Experiment 4).....	151
Tabelle 29. Varianzanalyse des Kriteriums (Experiment 4).....	151
Tabelle 30. t-Tests für das Kriterium (Experiment 4).....	151
Tabelle 31. Vergleich der <i>Mean</i> -Amplituden für AT und [AT + N].....	152
Tabelle 32. Varianzanalyse der EKPs bei lauter akustischer Stimulation.....	152
Tabelle 33. Vergleich der <i>Mean</i> -Amplituden für A und [AT - T] bei lauter akustischer Stimulation.....	152
Tabelle 34. Korrelation (nach Pearson) der <i>Peak</i> -Amplitudendifferenz [(AT - T) - A] mit der Trefferrate und der Reaktionszeit in Experiment 4.	153

5 Abkürzungsverzeichnis

A	Bedingung unisensorisch auditorisch
A1, A2	primärer bzw. sekundärer auditorischer Kortex
AEHP	akustisch evoziertes Hirnstammpotential
AEP	Akustisch evoziertes Potential
ANOVA	Varianzanalyse
AT _{AS}	Bedingung audio-taktil asynchron
AT _S	Bedingung audio-taktil synchron
BA	Brodmann-Areal
BOLD	Blood Oxygenation Level Dependent
c	Kriterium
CGM	Corpus geniculatum mediale
CL	caudolateraler Teil des auditorischen Kortex
CM	caudomedialer Teil des auditorischen Kortex
CNV	Contingent Negative Variation
d'	D-Prime
DCM	Dynamic Causal Modeling
DMS	Dehnungsmessstreifen
EEG	Elektroenzephalographie
EKP	ereigniskorreliertes Potential
FA	False Alarms (Falscher Alarm)
FAEP	frühes akustisch evoziertes Potential
FDR	False Discovery Rate
fMRT	funktionelle Magnetresonanztomographie
HR	Hitrate (Trefferate)
ICA	Independent Component Analysis
Id1	dysgranuläre Insula
Ig2	granuläre Insula
IPS	intraparietaler Sulcus
ISI	Interstimulus-Intervall
JND	Just Noticeable Difference
L	Präsentation auf linker Seite
MAEP	mittleres akustisch evoziertes Potential

MMN	Mismatch Negativity
MNI	Montreal Neurological Institute
MRT	Magnetresonanztomographie
MSI	Multisensorische Interaktion
MT+	visuelles mediotemporales Areal
N	Bedingung Baseline
OP1, OP3, OP4	Abschnitt 1, 3 bzw. 4 des parietalen Operkulum
PET	Positronen-Emissions-Tomographie
PFC	präfrontaler Kortex
PL	Planum temporale
PPC	posteriorer Parietalkortex
PPI	Psycho-Physiologische Interaktion
psi	Pound-force per square inch
PSS	Point of Subjective Simultaneity
R	Präsentation auf rechter Seite
ROI	Region of Interest
RTE	Redundant-Target-Effekt
S1, S2	primärer bzw. sekundärer somatosensorischer Kortex
SAEP	spätes akustisch evoziertes Potential
SC	Superiore Colliculi
SDT	Signal-Entdeckungs-Theorie (Signal-Detection-Theory)
SEM	Standardfehler des Mittelwerts
SEP	somatosensorisch evoziertes Potential
SJ	Simultaneity Judgment
SMG	supramarginaler Gyrus
SOA	Stimulus Onset Asynchrony
STG	superiorer temporaler Gyrus
STS	superiorer temporaler Sulcus
T	Bedingung unisensorisch taktil
Te 1.0, Te 1.1, Te 1.2	Untereinheiten des auditorischen Kortex (Rademacher et al., 2001,2002)
V1	primärer visueller Kortex
VEP	visuell evoziertes Potential
VPN	Nucleus ventralis posterior

6 Zusammenfassung

Auch audio-taktile Interaktion spielt eine wichtige Rolle im alltäglichen Leben. Es wurde untersucht, inwieweit sich irrelevante taktile Stimuli auf die Detektionsleistung von akustischen Stimuli auswirken und welche Rolle hemisphärische Asymmetrien dabei spielen. Dazu wurden Verhaltensexperimente mit funktioneller Magnetresonanztomographie (fMRT) und Elektroenzephalographie (EEG) kombiniert. Im fMRT-Experiment und den dazugehörigen Vorstudien wurden räumlich-kongruente akustische und taktile Reize zeitlich synchron oder asynchron links- und rechts-seitig dargeboten. Die akustische Detektion wurde durch synchrone und asynchrone taktile Reizung signifikant erhöht, wenn die Stimuli auf der linken Seite präsentiert wurden. Erhöhte fMRT-Signale im primären auditorischen Kortex (A1) der rechten Hemisphäre wurden während links-seitiger synchroner audio-taktiler Stimulation gefunden. Das angrenzende Planum temporale (PT) zeigte erhöhte fMRT-Signale bei der Stimulation mit audio-taktile Reizen auf der linken Seite unabhängig von der zeitlichen Komponente. Eine anschließende Konnektivitätsanalyse, ausgehend vom rechtshemisphärischen A1 und PT, ergab eine erhöhte Konnektivität mit dem Thalamus, sowie somatosensorischen und multisensorischen Arealen (innerhalb der rechten Hemisphäre) für beide bimodalen Bedingungen, die zudem mit der versuchspersonenspezifischen Wahrnehmungssensitivität co-variierte. Das Design der EEG-Studie wurde leicht abgewandelt (keine asynchrone Bedingung). Auf Verhaltensebene konnte nur für die Reaktionszeiten ein Benefit gegenüber der auditorischen Bedingung gefunden werden. Die Analyse der ereigniskorrelierten Potentiale offenbarte Amplitudenmodulationen bei audio-taktile im Vergleich zu unisensorischer Stimulation in verschiedenen Zeitbereichen, wobei die früheste Modulation 50 ms post-stimulus auftrat (bei linksseitiger Stimulation). In späteren Zeitbereichen korrelierten die Modulationen zum Teil mit dem Benefit. Zusammengefasst deuten die vorgestellten Ergebnisse darauf hin, dass audio-taktile Interaktion bereits in A1 stattfindet (ähnlich audio-visueller Interaktion) und eventuell einem Hemisphäreneffekt unterliegt.

7 Abstract

Besides the well-researched audio-visual integration, audio-tactile integration has started to attract attention by the multisensory community, because the combination of audition and touch can guide our behavior just as well. Using psychophysics, functional magnetic resonance imaging (fMRI) and electroencephalography (EEG) it was tested, whether task-irrelevant tactile stimuli would enhance auditory detection, and whether hemispheric asymmetries would modulate these audio-tactile benefits using lateralized sounds. In the behavioral and fMRI experiments spatially aligned task-irrelevant tactile stimuli could occur either synchronously or asynchronously with the sounds. Auditory detection was enhanced by non-informative synchronous and asynchronous tactile stimuli, if presented on the left side. Elevated fMRI-signals to left-sided synchronous bimodal stimulation were found in primary auditory cortex (A1). Adjacent regions (planum temporale, PT) expressed enhanced BOLD-responses for synchronous and asynchronous left-sided bimodal conditions. Additional connectivity analyses seeded in right-hemispheric A1 and PT for both bimodal conditions showed enhanced connectivity with right-hemispheric thalamic, somatosensory and multisensory areas that scaled with subjects' performance. The results of the first experiments indicate that functional asymmetries interact with audio-tactile interplay which can be observed for left-lateralized stimulation in the right hemisphere. There, audio-tactile interplay recruits a functional network and the strength of these connections is directly related to subjects' perceptual sensitivity. The design of the EEG-experiment was slightly altered by excluding the asynchronous condition. A behavioral gain was found only for the reaction time. The analysis of the event-related potentials revealed a modulation of the mean amplitude during several periods of which the earliest started at 50 ms post-stimulus for left-sided stimulation. During later periods the amplitude modulation correlated with the behavioral gain. Taken together, these results point towards A1 as a site of audio-tactile interaction (similar to audio-visual interactions). Moreover, hemispheric asymmetries are evident for audiotactile interactions.

8 Einleitung

Stellen sie sich vor sie würden eine Katze streicheln – sie sehen ihren Körper vor sich, vermutlich hören sie ihr Schnurren, fühlen ihr geschmeidiges Fell und das Vibrieren ihres Körpers durch das intensive Schnurren. All diese Sinneseindrücke vereinen sich zu einem Gesamtbild und lassen es lebendig erscheinen. Das Aufeinandertreffen der verschiedenen Sinne und ihr Zusammenspiel ermöglichen es uns, unsere Welt in ihrer Vielfalt wahrzunehmen und auf sie zu reagieren. Schon der Ausfall eines Sinnes stellt uns vor Schwierigkeiten. Die Interaktion zweier oder mehrerer Sinne hingegen ermöglicht uns oftmals eine verbesserte Wahrnehmung – wir können schneller reagieren, genauer unterscheiden, generell eine Situation besser einschätzen. Die oben beschriebene Integration mehrerer Sinneswahrnehmungen (Körper sehen, Schnurren hören, Fell und Schnurren fühlen) zu einem Perzept (Katze) wird multisensorische Integration genannt und ist eine Unterform der multisensorischen Interaktion (MSI), welche auch den Fall einschließt, dass ein Sinn einen anderen nur beeinflusst ohne dass aus beiden ein kohärentes Perzept gebildet wird (Driver and Noesselt, 2008). Multisensorische Verarbeitung bezeichnet demnach allgemein den Einfluss einer sensorischen Modalität auf eine andere Modalität. Eine solche multisensorische Interaktion kann zu einer verbesserten Wahrnehmung führen als wenn nur ein Sinn stimuliert wird. So kann durch MSI eine vorhandene perzeptuelle Unsicherheit (z. B. eine schlechte Sicht oder eine laute Umgebung) reduziert werden und zu einer Verbesserung der Lokalisations- oder Detektionsfähigkeit führen (Ernst and Banks, 2002).

In den letzten Jahrzehnten nahm die Zahl der Studien im Gebiet der multisensorischen Interaktion immer mehr zu, vor allem die audio-visuelle und die visuo-taktile Interaktion standen dabei im Mittelpunkt (für eine Übersicht siehe Amedi et al., 2005; Alais et al., 2010). In dieser Arbeit wird das Hauptaugenmerk auf die Sinne Hören und Fühlen gelegt, also audio-taktile Interaktion betrachtet, da auch diese Sinnesmodalitäten sich gegenseitig beeinflussen und in unserem Alltag eine Rolle spielen (z. B. Benutzung einer Tastatur oder Maus – Hören und Fühlen

des Tastendrucks; Benutzung von Werkzeugen und Musikinstrumenten). Es soll mit Hilfe von Verhaltensexperimenten, sowie bildgebenden und elektrophysiologischen Verfahren ein tieferer Einblick in die Mechanismen der audio-taktile Interaktion und ihre neuronalen Korrelate erhalten werden. Bevor näher auf die Integration einzelner Sinnesmodalitäten eingegangen wird, soll zunächst ein kurzer Überblick über die anatomischen Grundlagen und die Verarbeitung innerhalb der beiden Sinnessysteme gegeben werden, um die später dargestellten integrativen Mechanismen besser einordnen zu können.

8.1 Das auditorische System

Akustische Ereignisse werden durch Schallwellen übertragen. Der Mensch ist in der Lage diese innerhalb eines bestimmten Frequenz- und Schalldruckpegel-Bereichs wahrzunehmen; wobei die Hörschwelle und Schmerzschwelle die untere und obere Grenze bilden. Die erste Station, die Schallreize passieren, ist die Ohrmuschel, welche auch als äußeres Ohr bezeichnet wird. Danach gelangen sie über den Gehörgang und das Trommelfell in das Mittelohr bestehend aus Malleus (Hammer), Incus (Amboss) und Stapes (Steigbügel). Die nachfolgende Station ist das Innenohr. Einen Teil des Innenohres bildet die Cochlea (den anderen Teil bildet das Gleichgewichtsorgan). Im Inneren der Cochlea befinden sich Perilymphe und Endolymphe, sowie die Basilarmembran. Auf der Basilarmembran sitzen auditive Haarzellen an deren Basis die Synapsen des Hörnervs ansetzen. Durch den konischen Aufbau der Cochlea können nur genau definierte Frequenzbereiche bestimmte Teile der Basilarmembran in Schwingung versetzen und somit die dortigen Haarzellen erregen. Dadurch wird erreicht, dass schon im Ohr das akustische Signal in seine Einzelteile zerlegt wird. Diese Frequenzkodierung (Tonotopie) bleibt auch im primären auditorischen Kortex erhalten. Über den Hörnerv (Nervus cochlearis) gelangen die auditiven Informationen ins Gehirn. Dieser zieht, wie in Abbildung 1A zu sehen ist, vom Ohr in den Nucleus cochlearis, welcher sich in der Medulla oblongata befindet. Von hier aus kreuzt der größte Teil der Hörbahn auf die zum Ohr kontralaterale Seite. Über verschiedene

Verschaltungsstationen in der Medulla oblongata und der Pons (der Abbildung 1A zu entnehmen) gelangen die Informationen zuerst in das Mesencephalon (Inferiorer Colliculus), dann in das Diencephalon (*Corpus geniculatum mediale* (CGM) des Thalamus) und letztendlich in den auditorischen Kortex. Der auditorische Kortex liegt im superioren temporalen Gyrus (STG) und teilt sich wiederum in verschiedene Regionen auf, die Informationen auf mehreren Stufen verarbeiten. Der größte Teil der Nervenbahnen vom CGM zieht zum primären auditorischen Kortex, der ersten Verarbeitungsstufe (auch A1 oder Brodmann Areal (BA) 41 genannt). A1 liegt im zentralen Teil des dorsalen STG, genauer im transversalen Gyrus (auch Heschl'scher Gyrus genannt), und ist, wie die Basilarmembran, tonotop aufgebaut. In A1 liegen Neuronenverbände nebeneinander, welche auf die Verarbeitung einzelner Frequenzbänder spezialisiert sind. Neben Frequenzen prozessieren die Neurone in A1 auch Tonhöhe und Lautstärke (Hall et al., 2003). Der kleinere Teil der Nervenbahn vom CGM zieht zum sekundären auditorischen Kortex (auch A2 bzw. BA 42), welcher im posterioren Teil des dorsalen STG liegt und die erste Stufe des auditorischen Assoziationskortex darstellt. Dieser wird allerdings hauptsächlich von Neuronen aus dem primären auditorischen Kortex mit Informationen versorgt und wird als unisensorischer Kortex betrachtet (Rauschecker et al., 1995). Die letzte Ebene bildet die zweite Stufe des auditorischen Assoziationskortex (BA 22), welche A1 und A2 wie ein Halbkreis umschließt (zur detaillierteren Darstellung auditorischer Areale siehe Abschnitt 12.2.3). Das BA 42 und ein Teil des BA 22 liegen im Planum Temporale. Im Planum Temporale liegt auch das Wernicke-Areal, dieses ist zusammen mit dem Broca-Areal an der Verarbeitung (vor allem am Verstehen) von Sprache beteiligt (siehe Carlson 2004). Auch Teile des superioren temporalen Sulcus (STS), vor allem in der linken Hemisphäre, sind an der Verarbeitung von Sprache beteiligt (Amedi et al., 2005).

Die einzelnen Verarbeitungsstufen können durch akustisch evozierten Potentialen (AEPs) charakterisiert werden. Dabei wird zwischen frühen (FAEP), mittleren (MAEP) und späten (SAEP) akustisch evozierten Potenzialen unterschieden (Buettner, 2005). Die Einteilung richtet sich nach

der Latenz, bei der die einzelnen Potentiale ausgelöst werden. FAEPs treten innerhalb der ersten 10 ms nach der Reizung auf und werden im Hirnstamm generiert, weshalb sie auch akustisch evozierte Hirnstammpotentiale (AEHP) genannt werden. Die MEAP werden teils durch Muskelaktivitäten verursacht, teils werden sie Generatoren im Thalamus und im Kortex zugeschrieben und können einander in einigen Fällen überlagern. Man unterscheidet die folgenden MAEP-Komponenten, welche innerhalb von 10 - 50 ms auftreten: P0, Na, Pa, Nb und Pb. Nur bei der Komponente Pa konnte durch kortikale Oberflächenableitungen am Mensch belegt werden, dass sie im primären auditorischen Kortex gebildet wird (Ruhm et al., 1967; Lee et al., 1984). Dies bedeutet, dass AEPs in A1 bereits nach 20 - 30 ms beobachtet werden können (Woldorff et al., 1993). Damit gehören die in der multisensorischen Forschung am häufigsten beschriebenen Komponenten P50, N100, P150 und N200 zu den SAEPs. Diese vier Komponenten werden als exogene Potentiale bezeichnet, da sie von physikalischen Reizeigenschaften abhängig sind. Allerdings konnten Woldorff et al. (1993) zeigen, dass bereits Potentiale zwischen 20 und 50 ms durch Aufmerksamkeit moduliert werden können. Die neuronalen Generatoren der SAEPs sind ebenso umstritten wie der der anderen AEPs (Buettner, 2005).

8.2 Das Somatosensorische System

Berührungen werden über die Haut vermittelt, wobei über die Haut verschiedene Reiztypen wahrgenommen werden können: Druck, Vibration, Temperatur und Schmerz. In der multisensorischen Forschung werden vor allem Druck- und Vibrationsreize verwendet. Druckempfindungen werden durch mechanische Deformationen ausgelöst und über Meissner-Körperchen und Merkel-Zellen verarbeitet. Vibrationssensitive Rezeptoren der Haut sind die Vater-Pacini-Lamellenkörperchen (schnelle Vibrationen) und die Meissner-Körperchen (langsame Vibrationen). Die Axone der Rezeptoren in der Haut werden sich im Spinalnerv gebündelt und ziehen, wie in Abbildung 1B zu sehen, über die Hinterstrangbahn des Rückenmarks in die

Medulla oblongata. Hier kreuzen sie auf die kontralaterale Seite (zum somatosensorischen Reiz) und ziehen über den *Lemniscus medialis* und den ventralen posterioren Kern (VPN) des Thalamus (Kurata, 1994; Raeva et al., 1999; Elias et al., 2012) in den primären somatosensorischen Kortex (S1) (anteriorer Teil des postzentralen Gyrus). Somatosensorische Reizungen der Lippen und andere Teile des Kopfes (Iannetti et al., 2003) werden anstatt über das Rückenmark, über die Hirnnerven weitergeleitet (Lippen: *Nervus trigeminus*). Über all diese Verschaltungsebenen wird der Ort der Berührung kodiert. Ebenso wie A1 hat auch S1 eine spezielle Kartierung. Alle Regionen des Körpers sind an einer bestimmten Stelle in S1 repräsentiert. Dies wird allgemein hin auch als somatosensorischer Homunculus bezeichnet (Penfield and Boldrey, 1937). Außerdem wird kodiert, welche Art von Reizung (Druck, Vibration, Kälte, Wärme, Schmerz) empfunden wurde. Der sekundäre somatosensorische Kortex (S2) befindet sich im posterioren Operkulum (siehe Carlson 2004).

Wie man erkennen kann, ist die Verschaltung des auditorischen und somatosensorischen Systems sehr ähnlich aufgebaut. Die Informationen gelangen über die Afferenzen (Ohr, Haut) und das periphere Nervensystem zum (Rückenmark und) Hirnstamm und werden anschließend über den Thalamus in den Kortex weitergeleitet. Dort werden sie über verschiedene Verarbeitungsstufen weiter prozessiert. Allgemein kann man sagen, dass sowohl die Verarbeitung im auditorischen als auch im somatosensorischen Kortex lateralisiert ist. Allerdings ist die Lateralisierung im auditorischen System nicht so stark wie zum Beispiel im somatosensorischen System.

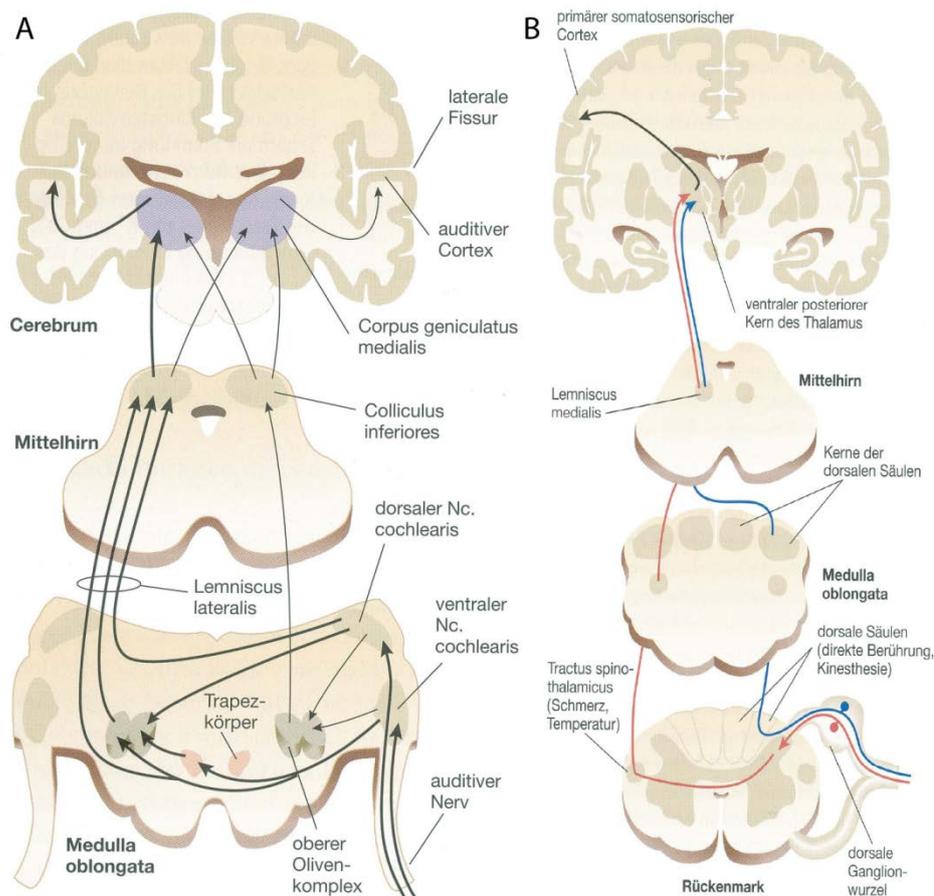


Abbildung 1. Sensorische Bahnen. A) Auditorische Bahn. B) Somatosensorische Bahn. Es sind nur Bahnen vom Rückenmark zum sensorischen Kortex dargestellt (adaptiert nach Carlson, 2004).

8.3 Grundlagen der Multisensorischen Interaktion

Der Erforschung der einzelnen Sinnessysteme widmete sich ein Großteil der Neurowissenschaften bis zum Ende des letzten Jahrtausends. Einflüsse zwischen den Modalitäten wurden weitgehend außer Acht gelassen, da zum einen der Wunsch nach einem grundlegenden Verstehen der Verarbeitung von sensorischen Reizen und der funktionellen Organisation des Kortex (visuell: Hubel und Wiesel, 1962; somatosensorisch: Mountcastle, 1957; Mountcastle et al., 1957; auditorisch: Evans und Whitfield 1964) vorherrschte. Zum anderen ging man davon aus, dass Reize verschiedener Modalitäten (Jones and Powell, 1970), aber auch innerhalb einer Modalität (Treisman and Gelade, 1980; Van Essen et al., 1992), erst im Assoziationskortex zu einem Perzept zusammengesetzt werden (für eine Übersicht siehe auch Amedi et al., 2005; Alais et al., 2010). Bestärkt in dieser Theorie wurden die Forscher durch ihre Ergebnisse; so werden die

größten Aktivierungen im auditorischen Kortex beispielsweise durch akustische Reize hervorgerufen. In den letzten 20 Jahren gab es allerdings immer mehr übereinstimmende Hinweise aus tierphysiologischen, elektrophysiologischen und bildgebenden Studien, dass bereits in sogenannten unisensorischen Arealen, wie dem primären auditorischen (A1), visuellen (V1), und somatosensorischen (S1), MSI stattfindet (Amedi et al., 2005; Ghazanfar and Schroeder, 2006; Kayser and Logothetis, 2007; Driver and Noesselt, 2008; Alais et al., 2010). Bevor aktuelle Studien vorgestellt werden (siehe Abschnitt 9.5), die die Annahme von MSI in frühen kortikalen Regionen unterstützen, soll in den nächsten Abschnitten erklärt werden, wie MSI auf neuronaler Ebene definiert wird.

Multisensorische Interaktion im Allgemeinen ist definiert als die Beeinflussung einer sensorischen Modalität auf die Aktivität, welche durch eine andere Modalität generiert wird. Ein multisensorisches Neuron zeichnet sich dadurch aus, dass eingehende Signale von verschiedenen Modalitäten überschwellige Antworten auslösen. Neueste Studien belegen allerdings, dass es auch Neurone gibt, die zwar Input von einer zweiten Modalität (B) erhalten, dieser aber nur dann Wirkung zeigt, wenn der Input der für diese Region spezifischen Modalität (A) hinzukommt, indem er das Auslösen einer Antwort begünstigt (siehe Abbildung 2). Diese Neurone werden auch „unterschwellig“ (*subthreshold*) genannt und bilden eine Art Kontinuum zwischen unisensorischen und multisensorischen Neuronen (Allman et al., 2008, 2009; Keniston et al., 2009; Meredith and Allman, 2009; Meredith et al., 2009). Außerdem zeigt ein multisensorisches Neuron ein anderes Antwortverhalten, wenn es durch den Input mehrerer Modalitäten gleichzeitig gereizt wird als wenn es sensorischen Input von nur einer Modalität erhält. Dies spiegelt sich in der Antwortrate des Neurons wider, welche entweder additiv, superadditiv oder subadditiv sein kann. Bei der Additivität unterscheidet sich die Antwortrate eines multisensorischen Neurons auf einen multimodalen Reiz nicht vom arithmetischen Mittel der unisensorischen Komponenten. Entsprechend verhält es sich mit der Sub- und Superadditivität: Die Antwortrate der multisensorischen Komponente ist kleiner (sub) bzw. größer

(super) als das Mittel der unisensorischen Komponenten (Stein and Meredith, 1993). Lange Zeit ging man davon aus, dass von diesen drei Antwortmustern die Superadditivität auf neuronaler Ebene am häufigsten vorkommt. Diese Annahme wurde jedoch später widerlegt und stattdessen gezeigt, dass additive Antworten am häufigsten auftreten (Spence and Driver, 2004; Driver and Noesselt, 2008; siehe auch Perrault et al., 2005). Ob ein multisensorisches Neuron eine additive, subadditive oder superadditive Antwort generiert, hängt unter anderem von verschiedenen Regeln ab, auf die im nächsten Abschnitt näher eingegangen werden soll.

8.4 Die grundlegenden Regeln der multisensorischen Interaktion

Einige der grundlegenden neurophysiologischen Prinzipien der MSI wurden bei der Ableitung von Zellen im superioren Colliculus (SC) der Katze entdeckt (Stein and Meredith, 1993). Er stellt eine Modell-Struktur für MSI dar. Der SC ist eine subkortikale Struktur, in der sowohl visuelle als auch auditorische und somatosensorische Signale verarbeitet werden. Er ist auch wichtig für das Orientierungsverhalten, da er an der Generierung und Kontrolle räumlich koordinierter Augen- und Kopfbewegungen beteiligt ist.

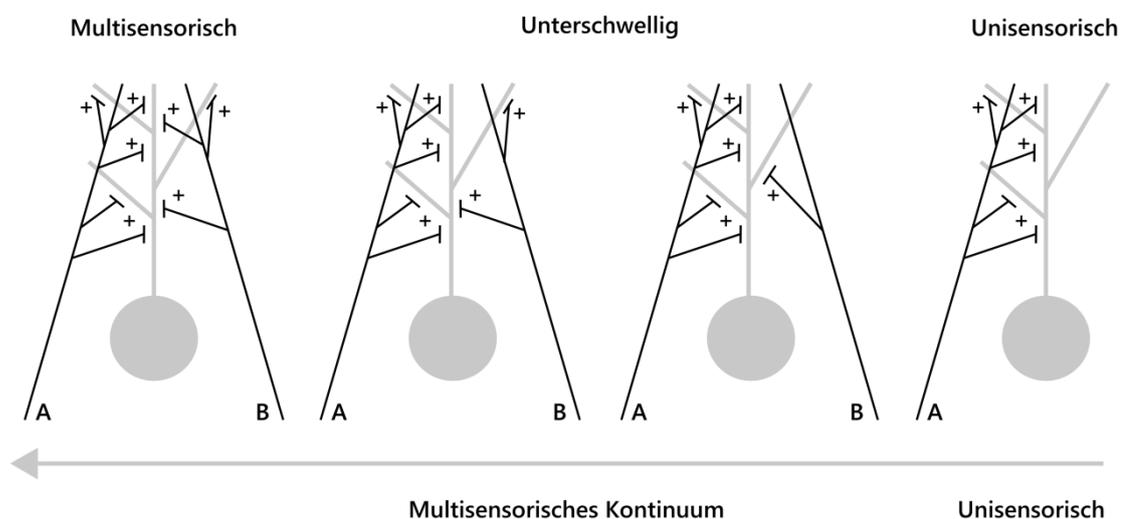


Abbildung 2. Kontinuum Multisensorischer Neurone. Muster von konvergentem sensorischen Input (von Modalität A oder B, in schwarz) auf ein Neuron (grau), die in unterschiedlichen neuronalen Aktivitätsmustern resultieren. Ein unisensorisches Neuron erhält nur von einer Modalität (A) Input; eine weitere Modalität hat keinen Einfluss. Subthreshold (unterschwellig) Neurone erhalten leichten Input (in unterschiedlichem Ausmaß) von einer zweiten Modalität (B), der Hauptinput erreicht das Neuron aber über Modalität A. Daraus ergibt sich, dass Modalität B die die Antwort des Neurons auf die Modalität A beeinflussen kann. In multisensorischen Neuronen kann sowohl durch Input der Modalität A, als auch der Modalität B, eine überschwellige Antwort ausgelöst werden (adaptiert nach Clemo et al., 2012).

Bei den Prinzipien der MSI handelt es sich um die räumliche und die zeitliche Regel, sowie um die Regel zur inversen Effektivität. Die räumliche Regel besagt, dass zwei Stimuli, welche räumlich kongruent sind, zu einer nicht-linearen neuronalen Antwort führen. Im Fall eines Neurons ergibt sich räumliche Kongruenz, wenn die Stimuli im gleichen rezeptiven Feld dargeboten werden; beim Menschen, wenn sie z. B. an der gleichen Stelle im Raum auftreten. Die zeitliche Regel besagt etwas sehr ähnliches: Wenn zwei Stimuli zur gleichen Zeit präsentiert werden, können sie eine superadditive Antwort im Neuron auslösen. Dabei ist es vor allem wichtig, dass sich die resultierenden Aktivitätsmuster überlappen. Werden die Reize hingegen räumlich und/oder zeitlich getrennt dargeboten, kann es sogar zu einer suppressiven Antwort (Stein and Meredith, 1993) kommen (Subadditivität). Die dritte Regel beschreibt das Prinzip der inversen Effektivität: je ineffektiver ein unimodaler Reiz ist, desto größer ist die Verstärkung der neuronalen Antwortrate durch einen Reiz einer anderen Sinnesmodalität. Da diese Regeln alle bei Ableitungen von einzelnen Zellen entdeckt wurden, ist ihre Anwendbarkeit auf Gruppen von Neuronen bzw. ganze Populationen zum Teil umstritten. Dementsprechend ist fragwürdig ob sie in ihrer Gänze bei der Verwendung von elektrophysiologischen und bildgebenden Verfahren angewandt werden können, da bei diesen die Aktivität von Millionen von Neuronen gleichzeitig gemessen wird (Beauchamp 2005; Laurienti et al. 2005; siehe auch Abschnitt 12.2). Außerdem soll hier angemerkt werden, dass die beschriebenen Regeln nicht immer auf der Verhaltensebene anwendbar sind. So scheint bei audio-taktiler Integration die räumliche Regel von geringer Bedeutung zu sein (Zampini et al., 2007), vermutlich auch audio-visuelle Integration (McGurk and MacDonald, 1976) davon unbeeinflusst (Spence and Driver, 2004). Zudem diskutiert Holmes (2007) eindrucksvoll, inwieweit die Regel der inversen Effektivität auf Ebene von Neuronenpopulationen und Verhalten angewendet bzw. nicht angewendet werden kann.

Des Weiteren kommt es bei der MSI, im Vergleich zu unisensorischer Stimulation, zu einer Verbesserung in den Reaktionszeiten (Diederich and Colonius, 2004; Murray et al., 2005; Teder-Sälejärvi et al., 2005; Sperdin et al., 2009, 2010). Diesen Effekt nennt man auch *Redundant-*

Target-Effekt (RTE). Der RTE unterliegt auch der inversen Effektivität (Diederich and Colonius, 2004; Rach et al., 2011).

Neben dem vieluntersuchten SC ist auch der STS eine Region, in der multisensorische Neurone zu finden sind und die schon früh zum Mittelpunkt vieler Studien wurde (Affe: Schroeder und Foxe, 2002; Cappe und Barone, 2005; Wüstenrennmaus: Budinger et al., 2006, 2008; Mensch: Foxe et al., 2002; Beauchamp et al., 2004a, 2008, 2010; Beauchamp, 2005b; Noesselt et al., 2007, 2010; Werner and Noppeney, 2010a, 2010b; Tyll et al., 2013). Beide Regionen charakterisiert, dass hier, ebenso wie in Regionen im frontalen (präfrontaler Kortex (PFC)) und parietalen Kortex (intra-parietaler Sulcus (IPS), posteriorer Parietalkortex (PPC)), multisensorische Neurone zu finden sind. Die Regionen PFC, IPS und PPC gehören traditionell zu den heteromodalen Arealen, welche sich unter anderem dadurch auszeichnen, dass sie bereits vorverarbeitete Informationen aus den unisensorischen Arealen bündeln, kombinieren und weiterverarbeiten. Wie bereits am Anfang erwähnt, wurden in neueren Studien auch in unisensorischen Arealen bimodale Neurone gefunden (Ghazanfar and Schroeder, 2006) und man geht davon aus, dass neben der Verarbeitung der sensorisch-spezifischen Modalität auch MSI stattfindet. Daher findet vermehrt der Begriff sensorisch-spezifische anstatt unisensorische Areale Anwendung und soll im weiteren Verlauf verwendet werden. Trotz aller bisher geleisteten Forschungsarbeit herrscht nach wie vor Uneinigkeit darüber, wo und in welchem Ausmaß MSI stattfindet (Driver and Noesselt, 2008). Neben der klassisch-hierarchischen Theorie (Felleman and Van Essen, 1991); siehe Bild a) und einer progressiv-heterarchischen Theorie (Ghazanfar and Schroeder, 2006) hat sich vor allem die moderat-interaktive Theorie etabliert, auf welche im nächsten Absatz näher eingegangen werden soll.

8.5 Die Moderat-interaktive Theorie

Bei der moderat-interaktiven Theorie (erweitert nach Calvert and Thesen 2004) wird davon ausgegangen, dass MSI sowohl in Teilen der sensorisch-spezifischen Areale stattfinden als auch

in heteromodalen Regionen – aber in unterschiedlichem Ausmaß (Foxye and Molholm, 2009). Es wird vermutet, dass heteromodale Regionen wie z. B. STS, IPS und PFC, welche vor allem für höhere kognitive Prozesse wichtig sind und ein Gesamtbild der Umwelt abbilden, vornehmlich für die Integration multisensorischer Signale zu einem Perzept und dessen Einordnung in den Raum zuständig sind (STS: Noesselt et al. 2007, 2010; Werner and Noppeney 2010a, 2010b; IPS: Macaluso et al. 2000; Bremmer et al. 2001; Lloyd et al. 2001; Beauchamp et al. 2010; Frontaler und Präfrontaler Kortex: Bushara et al., 1999; Graziano, 1999; Miller and D’Esposito, 2005; (Naumer et al., 2009; für Übersichtsstudien siehe Driver and Noesselt, 2008; Cappe et al., 2009b; Alais et al., 2010).

Bei sensorisch-spezifischen Arealen wie A1, S1 und V1 wird angenommen, dass sie in erster Linie für die Verarbeitung der für sie spezifischen sensorischen Reize zuständig sind und MSI vor allem eine beeinflussende, modulierende Rolle spielt. Durch MSI in diesen Gebieten werden vermutlich hauptsächlich unspezifische, prä-attentionale Prozesse wie zum Beispiel die Detektion eines Reizes oder einer Reizeigenschaft beeinflusst. Ein zusätzlicher Reiz kann unter anderem die Salienz eines Zielreizes steigern, indem eine Aktivierungsschwelle gesenkt (Allman and Meredith, 2007; Allman et al., 2009; Meredith and Allman, 2009; Meredith et al., 2009), die Aufmerksamkeit eingefangen (e. g. Hickey et al. 2006; Van der Burg et al. 2011), oder die Phasenschwingung zweier Prozesse synchronisiert wird (Senkowski et al., 2006, 2007, 2008, 2011; Lakatos et al., 2007). Welche kortikalen Netzwerke dabei beansprucht werden, hängt neben der Art des Stimulus auch von der Art der Aufgabe ab (Fort et al., 2002; Wang et al., 2005; Bonath et al., 2013). So kann es einen Unterschied machen, ob eine Versuchsperson einen Stimulus detektieren oder diskriminieren soll. Auch die Modalität, auf welche die Versuchsperson ihre Aufmerksamkeit lenken soll, kann die Interaktion zwischen zwei Modalitäten und deren Verarbeitung beeinflussen (Lloyd et al., 2001). Für die Unterstützung dieser moderat-interaktiven Theorie gibt es eine Vielzahl an anatomischen und physiologischen Studien an Mensch und Tier, die im nächsten Abschnitt vorgestellt werden.

Eine der ersten Studien, die das Modell der klassischen Verarbeitung (siehe Abschnitt 9.4 und 9.5, sowie Abbildung 3a) in Frage stellten, war eine Studie von Giard and Peronnet (1999), bei der sich die Autoren mit audio-visueller Objekterkennung befassten. Sie fanden heraus, dass bereits ein sehr frühes visuell evoziertes Potential (VEP), welches bei 40 ms nach Stimulus-Onset auftrat, eine Modulation bei audio-visueller Stimulation aufwies. Die Modulation des VEP befand sich zudem über okzipitalen Elektroden was ebenfalls für eine Interaktion in frühen visuellen Arealen spricht. Die Ergebnisse wurden später in einer Studie von Molholm et al. (2002) bestätigt. Sie fanden ebenfalls eine frühe Modulation (46 ms nach Stimulus-Onset) über okzipitalen Elektroden nach audio-visueller Stimulation im Vergleich zu unimodaler visueller Stimulation (siehe allerdings auch Teder-Sälejärvi et al., 2002).

Vor allem Tierstudien liefern immer neue Evidenzen für MSI auf frühen Verarbeitungsstufen, da nur dort invasive Eingriffe möglich sind und somit unter anderem Einzelzelleableitungen und die Benutzung von chemischen Substanzen (Tracer) zum Nachverfolgen anatomischer Verbindungen zur Anwendung kommen können (Cappe and Barone, 2005). Bereits Anfang der 70er Jahre beschrieben Morrell (1972), sowie Fishman and Michael (1973), bimodale Neurone im visuellen Kortex der Katze (auditorischer Input in die visuellen Areale BA 17, 18 und 19). Auch im somatosensorischen Kortex wurden bimodale Neurone entdeckt (Zhou and Fuster, 1997, 2000). Im primären auditorischen Kortex wurde hauptsächlich von Neuronen berichtet, welche durch nicht-auditorischen Input moduliert werden (Ghazanfar et al., 2005; Lakatos et al., 2007), aber auch von bimodale Neurone (Brosch et al., 2005). In einer Studie von Wallace et al. (2004) konnte gezeigt werden, dass in V1, S1 und A1 der Ratte bimodale Neurone wenn auch selten vorkommen und an den Übergängen zwischen sensorisch-spezifischen Regionen zunehmen. Neben der Entdeckung multisensorischer Neurone konnte die Untersuchung potenzieller lateraler Verbindungen zwischen sensorisch-spezifischen Kortexes die Annahme unterstützen, dass MSI die Verarbeitung von perzeptuellen Reizen auf Ebene der frühen sensorischen Verarbeitung beeinflusst. Solche kortiko-kortikalen Verbindungen konnten zwischen A1 und V1

(Rockland and Pandya, 1979; Falchier et al., 2002; Schroeder and Foxe, 2002; Clavagnier et al., 2004; Cappe and Barone, 2005; Ghazanfar et al., 2005), zwischen V1 und S1 (Cappe and Barone, 2005), sowie zwischen A1 und S1 (Schroeder et al., 2001; Fu et al., 2003; Brosch et al., 2005; Kayser et al., 2005; Hackett et al., 2007b; Lakatos et al., 2007) nachgewiesen werden (siehe Abbildung 3b).

Auch in Human-Studien wurden bereits ähnliche Befunde durch nicht-invasive Methoden wie Elektroenzephalographie (EEG), Magnetenzephalographie (MEG) und funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRT) berichtet. EEG bietet durch seine sehr gute zeitliche Auflösung (im Millisekundenbereich) die Möglichkeit Aktivierungsreihenfolgen verschiedener kortikaler (zum Teil auch subkortikaler) Verarbeitungsmodule zu bestimmen (Mulert and Lemieux, 2010). Dies kann über die Analyse von Veränderungen im zeitlichen Verlauf und in der Amplitudenstärke von evozierten und ereigniskorrelierten Potentialen realisiert werden. Mehrere EEG-Studien liefern Hinweise darauf, dass Modulationen durch MSI auch beim Menschen bereits 40 ms nach dem Onset eines Stimulus auftreten können (Giard and Peronnet, 1999; Foxe et al., 2000; Molholm et al., 2002; van Wassenhove et al., 2005). Die Veränderung von magnetischer Aktivität kann mit Hilfe der MEG (Mulert and Lemieux, 2010) untersucht werden; auch sie bietet eine gute Auflösung in der zeitlichen Dimension und eine bessere räumliche Auflösung im Vergleich zum EEG (Lütkenhöner et al., 2002; Gobbelé et al., 2003; Shams et al., 2005). Bei beiden Verfahren steht die Dimension Zeit im Vordergrund; die räumliche Auflösung hingegen ist nicht hoch. Zudem besteht bei EEG und MEG das Problem die Quelle eines Generators zu ermitteln (inverses Problem, Helmholtz 1853). Daher wird häufig auf funktionelle bildgebende Verfahren wie Positronen-Emissions-Tomographie und fMRT zurückgegriffen, denn im Gegensatz zu EEG und MEG bieten sie den Vorteil einer guten räumlichen Auflösung (Mulert and Lemieux, 2010; Portnow et al., 2013). Dadurch ist man in der Lage Regionen im Gehirn, welchen bestimmte Funktionen zugeschrieben werden, zu lokalisieren und zeitliche Veränderungen der Aktivierungen dieser Regionen bezüglich eines Reizes oder einer Aufgabe zu untersuchen

(Änderungen im *blood oxigenation level dependent* (BOLD) Signal im Sekundenbereich). Außerdem ermöglichen es Konnektivitätsanalysen (Psycho-Physiologische-Interaktion – PPI (Friston et al., 1997); *Dynamic Causal Modelling* – DCM (Friston et al., 2003), Granger-Kausalität (Roebroeck et al., 2005)) Verbindungen zwischen Arealen im Gehirn aufzudecken und zu analysieren, ob diese mit Verhaltensparametern korrelieren. Auch fMRT-Studien liefern immer mehr Ergebnisse, die für MSI in sensorisch-spezifischen Regionen sprechen (Calvert, 1997; Sathian et al., 1997; Pekkola et al., 2005; Martuzzi et al., 2007; Noesselt et al., 2010). An einem Beispiel soll kurz gezeigt werden, dass auch die Untersuchung von multisensorischen Illusionen einen (großen, nicht zu unterschätzenden) Beitrag zum Verständnis der zugrunde liegenden Verarbeitungsprozesse bei MSI leisten. Mit Hilfe der „toninduzierten Lichtblitz-Illusion“ (*sound-induced flash illusion*) und des „Fusionseffekts“ (*fusion effect*) konnten Shams und Kollegen in einer Reihe von Experimenten (EEG, MEG und fMRT) eindrucksvoll zeigen, dass auditorische Stimuli einen Einfluss auf die Verarbeitung von visuellen Reizen in frühen visuellen Arealen haben (Shams et al., 2001, 2002, 2005; Watkins et al., 2006, 2007; Mishra et al., 2007). Ähnliche Effekte bei visuo-taktile Interaktion fanden Macaluso et al. (2000, 2002) mit fMRT und Kennett et al. (2001) mit EEG. Einige weitere vieluntersuchte Illusionen im Bereich der Multisensorik sind die McGurk-Illusion (McGurk and MacDonald, 1976), die *Parchment-Skin-Illusion* (Jousmäki and Hari, 1998), der Bauchredner-Effekt (Bertelson and Radeau, 1981), und die *Bouncing-Ball-Illusion* (Sekuler et al., 1997).

Trotz all dieser neuen Erkenntnisse sollte nicht außer Acht gelassen werden, dass die multisensorischen Reize auch in heteromodalen Regionen verarbeitet werden und diese andere Areale zum Teil durch Feedback beeinflussen können. Dies gilt besonders für die Verarbeitung komplexer multisensorischer Reize, bei denen höhere kognitive Prozesse beansprucht werden, z. B. die Verarbeitung von Sprache. Beispielsweise ist der STS eine der Hauptregionen, in denen audio-visuelle Sprachreize verarbeitet werden (für einen detaillierten Überblick siehe auch Callan

et al., 2004; Calvert and Thesen, 2004) und audio-visuelle Objektverarbeitung stattfindet (Beauchamp et al., 2004b; Amedi et al., 2005; Beauchamp, 2005b).

Auch der Thalamus wurde in den letzten Jahren zum Gegenstand der multisensorischen Forschung. Außer dem SC ist der Thalamus vermutlich eine der wichtigsten subkortikalen Regionen, die an der Verarbeitung multisensorischer Reize beteiligt ist. Neben der Rolle des Thalamus als Hauptumschaltstation für eingehende sensorisch-spezifische Signale zu sensorisch-spezifischen kortikalen Arealen, findet über ihn auch der Austausch von Informationen zwischen kortikalen Regionen statt (Jones, 1998, 2009; Sherman, 2007; Cappe et al., 2009a). So konnten Studien am Makaken zeigen, dass eingehende und ausgehende Projektionen verschiedener Modalitäten in das mediale Pulvinar, einer Teilregion im posterioren Teil des Thalamus, stark überlappen (De la Mothe et al. 2006; Sherman 2007; Smiley et al. 2007; Cappe et al. 2009). Weitere potenziell multisensorische Kerne im Thalamus der Makaken sind der laterale posteriore Kern, der ventrale posteriore laterale Kern, der medio-dorsale Kern und der zentrale laterale Kern. Im Gegensatz zu sensorisch-spezifischen Thalamuskernen wie dem CGM oder VPN, welche in Schicht 4 des Kortex projizieren, sind multisensorische Kerne zum Großteil mit den anderen Schichten des Kortex verschaltet (Cappe et al., 2009a, 2009b). Neben der Unterscheidung von sensorisch-spezifischen Thalamuskernen und solchen mit multisensorischen Eigenschaften, fand Jones (1998) heraus, dass sich der Thalamus vor allem aus zwei verschiedenen Gruppen von Neuronen zusammensetzt. Zum einen handelt es sich dabei um Neurone in den sensorisch-spezifischen Verschaltungskernen. Die von ihnen gesendeten Signale erhalten bestimmte topographische Eigenschaften (z. B. Somatotopie). Zum anderen gibt es Neurone, welche den gesamten Thalamus durchziehen und weitschweifig in die supragranulären Schichten des Kortex ziehen. Input erhalten diese Zellen aus anderen subkortikalen Regionen ungeachtet einer topographischen Ordnung und der sensorischen Pfade (siehe Abschnitt 9.4 und 9.5), daher wird diese zweite Gruppe auch unspezifische Matrix genannt. Durch fMRT-Studien konnte auch am

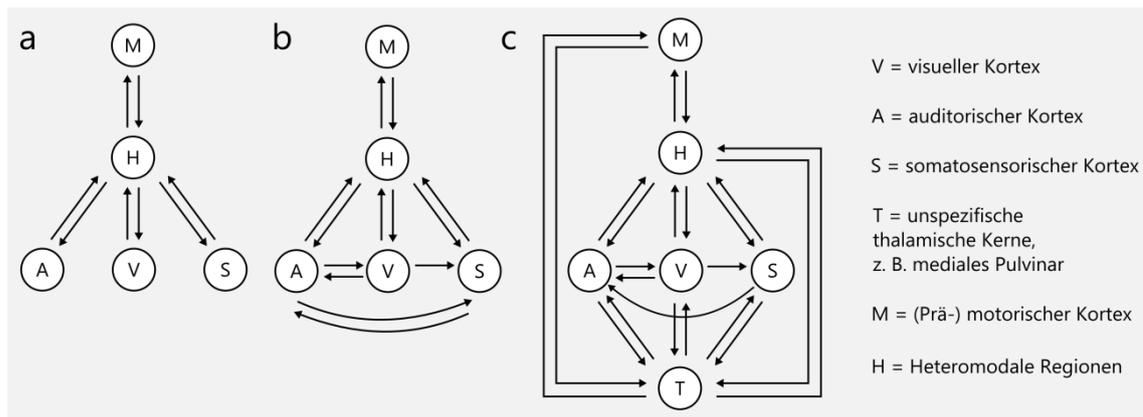


Abbildung 3. Übersicht Verschaltungsmodelle. Mögliche anatomische Verbindungen, die für multisensorische Interaktion/Integration von Bedeutung sind. a) MSI nur in heteromodale Arealen; keine Kommunikation zwischen unisensorischen Arealen; Feedback. b) MSI sowohl innerhalb der sensorisch-spezifischen, als auch der heteromodalen Areale; Laterale Verbindungen zwischen sensorisch-spezifischen Arealen; auch Feedback. c) MSI über Feedforward, Feedback und laterale Verbindungen. MSI über kortikale und thalamische Verbindungen ermöglichen einen frühen Austausch von Informationen (adaptiert nach Meredith et al., 2012).

Mensch die Beteiligung des Thalamus an MSI nachgewiesen werden (Bushara et al., 2001; Driver and Noesselt, 2008; Noesselt et al., 2010; Tyll et al., 2011; Bonath et al., 2013).

In Abbildung 3 ist zur Veranschaulichung vereinfacht die Verschaltung der klassischen (a), der moderat-interaktiven Theorie (b) und eine Erweiterung der moderat-interaktiven Theorie (c), welche die aktuellen Ergebnisse den Thalamus betreffend einbezieht, dargestellt. Neben den sensorisch-spezifischen Kortex wurden heteromodale Regionen und der Thalamus mit einbezogen, sowie prämotorische und motorische Regionen, da Wahrnehmung meist eine motorische Handlung als Konsequenz nach sich zieht bzw. zum Ziel hat.

Es wurden Ergebnisse beschrieben, die sowohl für MSI über direkte Verbindungen zwischen primären sensorischen Arealen als auch für Feedback-Verbindungen zwischen sensorisch-spezifischen und heteromodalen Regionen, sowie für kortiko-thalamo-kortikale Verbindungen, sprechen (Noesselt et al. 2007, 2010; Werner and Noppeney 2010a, 2010b; siehe auch Alais et al. 2010 für eine Übersicht). Außerdem soll Abbildung 4 aus dem Übersichtsartikel von Driver and Noesselt (2008) einen Überblick über die aktuelle Datenlage potenzieller Areale, in denen MSI stattfindet, geben – bezogen auf fMRT-Studien. Wie man Abbildung 4 entnehmen kann, sind vor allem Regionen, die an audio-visueller und visuo-taktiler Interaktion/Integration beteiligt sind, gut beschrieben.

Wie aus den letzten Abschnitten hervorgeht, konzentrierte sich die Forschung vor allem auf die Interaktion von visuellen Reizen mit anderen Modalitäten (Bulkin and Groh, 2006). Der Mensch verlässt sich im Alltag stark auf seine visuelle Wahrnehmung der Umwelt, aber auch unsere anderen Sinne helfen uns dabei Handlungen auszuführen und uns zu orientieren. Zum Beispiel ist es für Sportler essentiell visuelle, auditorische und somatosensorische Information zu kombinieren, um ihre Bewegungen zu koordinieren. Nimmt man alle fünf Sinne zusammen (Sehen, Hören, Fühlen, Riechen und Schmecken), ergeben sich zehn mögliche Kombinationen. Manche Sinneskombinationen wurden bisher teilweise untersucht (audio-taktil: Foxe et al. 2000, 2002; Guest et al. 2002; Gobbelé et al. 2003; Schürmann et al. 2004; Bresciani et al. 2005; Kayser et al. 2005; Murray et al. 2005; Caetano and Jousmäki 2006; Schürmann et al. 2006; Gillmeister and Eimer 2007; Lakatos et al. 2007; gustatorisch-olfaktorisch: Frank et al., 1989, 1993; Dalton et al., 2000; Delwiche, 2004; Delwiche and Heffelfinger, 2005), andere kaum bis gar nicht (visuo-gustatorisch: Forscher and Li, 2012; olfaktorisch-auditorisch: Cohen et al., 2011; visuo-olfaktorisch: Zellner and Kautz, 1990; Zellner et al., 1991; Seubert, 2010; Seubert et al., 2010; audio-gustatorisch: Zampini and Spence, 2004; gustatorisch-taktil; olfaktorisch-taktil). Einige Studien beschäftigen sich auch mit der Interaktion von drei Sinnen (Beauchamp et al., 2004a, 2008; Beauchamp, 2005b; Di Luca et al., 2009; Fujisaki and Nishida, 2010).

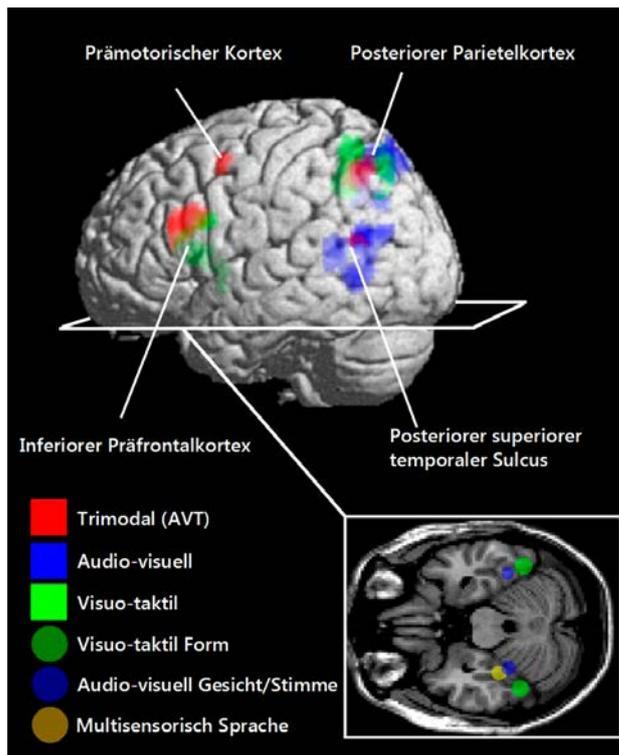


Abbildung 4. Potenziell multisensorische Areale im menschlichen Gehirn für verschiedene Modalitätskombinationen (adaptiert nach Driver and Noesselt, 2008).

8.6 Audio-taktile multisensorische Interaktion

In der vorliegenden Arbeit wurde das Hauptaugenmerk auf die audio-taktile MSI gelegt. Es gibt viele Handlungen, bei denen wir uns zum Großteil auf diese beiden Sinne verlassen: zum Beispiel beim Spielen von Instrumenten, dem Schreiben auf der Tastatur, dem Anklopfen an eine Tür, oder dem Tasten im Dunkeln. In Verhaltensstudien am Menschen konnte mehrfach gezeigt werden, dass taktile Reize die auditorische Wahrnehmung beeinflussen können, indem zum Beispiel Töne als lauter wahrgenommen werden oder die Detektionsgenauigkeit verbessert wird (z. B. Jousmäki and Hari, 1998; Schürmann et al., 2004; Gillmeister and Eimer, 2007). Auch umgekehrt konnten ähnliche Effekte berichtet werden (Gescheider et al., 1974). Ein gegenseitiger Einfluss der beiden Sinnessysteme erscheint plausibel aufgrund der ähnlichen ontogenetischen Entwicklung, der ähnlichen Signaltransduktionszeit (Zeit, die benötigt wird, um Signale vom

Sinnesorgan zum Kortex zu übertragen) und zum Teil ähnlicher Eigenschaften der Reize wie z. B. die Frequenz (Vroomen and Keetels, 2010). Dass es Verbindungen zwischen den kortikalen Verarbeitungszentren der Sinnessysteme gibt, konnte bereits in zahlreichen Tierstudien gezeigt werden, die sich mit anatomischen Strukturen auseinandergesetzt haben (v. a. Tracer-Studien: Dehner, 2004; Cappe et al., 2009a; aber auch: Fu et al. 2003; Budinger et al. 2006b; Hackett et al. 2007). Potenzielle Gebiete, welche im Affen für taktilen Input in den auditorischen Kortex ausgemacht wurden, sind Teile der Insula (retro-insulär, granulär), sowie posteriore Thalamuskern und S2. Dementsprechend wird angenommen, dass es sich um Feedforward (Schroeder et al., 2001; Kayser et al., 2005) und laterale Verbindungen (Schroeder et al., 2001, 2003) handelt (für eine detaillierte Übersicht bezüglich des Inputs in den auditorischen Kortex, sowohl taktil als auch visuell, siehe Cappe, Rouiller, et al., 2009; Musacchia und Schroeder, 2009; Smiley und Falchier, 2009). Dieser Input zieht vornehmlich in den caudo-medialen (CM) Teil des auditorischen Kortex, welcher vor allem an automatischen prä-attentiven Prozessen (*bottom-up*) beteiligt ist (Zatorre et al., 1999). In CM wurden zudem bimodale Neurone (Schroeder et al., 2001; Fu et al., 2003) bzw. Gruppen von Neuronen (Kayser et al., 2005) entdeckt, die auch bei unisensorischem taktilen Input eine neuronale Antwort zeigen. Im primären auditorischen Kortex wurde bisher hauptsächlich von Neuronen berichtet, welche durch nicht-auditorischen Input moduliert werden (allerdings auch bimodal: Wallace et al. 2004; Brosch et al. 2005). Sowohl Meredith et al. (2006) als auch Lakatos et al. (2007) konnten zeigen, dass taktiler Input auf der ersten kortikalen Verarbeitungsebene (A1) einen modulatorischen Einfluss auf die Verarbeitung von auditorischen Stimuli hat und dieser, ebenso wie in CM, vermutlich einer Feedforward-Verbindung entspringt. Lakatos et al. (2007) argumentieren, dass es sich um eine Feedforward-, und nicht um laterale oder Feedback-Verbindung handelt, weil zum einen Feedforward-Projektionen aus dem nicht-spezifischen Teil des Thalamus üblicherweise in die supragranuläre Schichten (Jones, 1998; de la Mothe et al., 2006). Zum anderen schließen sie Feedback-Projektionen auch aus dem Grund aus, da keine Veränderungen in den infragranulären

Schichten gefunden wurden (Felleman and Van Essen, 1991). Des Weiteren deutet der zeitliche Ablauf des somatosensorischen Inputs, welcher bereits nach 9 ms in den supragranulären Schichten von A1 endet, auf einen Feedforward-Mechanismus hin.

Dies unterscheidet den somatosensorischen Input essentiell von visuellem Input in A1. Denn zum einen gelangt der visuelle Input über die infragranulären Schichten nach A1 (Feedback); zum anderen benötigen visuelle Signale länger bis zum Thalamus und V1 als auditorische (bzw. somatosensorische) Signale nach A1 (bzw. S1).

Neben einer Vielzahl von Tierstudien gibt es auch einige Humanstudien, die weitere Hinweise für multisensorische Interaktion/Integration finden. Diese zeichnen ein ähnliches Bild wie die Tierstudien. fMRT-Studien von Foxe et al. (2002) und Schürmann et al. (2006) lokalisierten überlappende Aktivierungen bei auditorischer und taktiler Stimulation posterior zum Heschl'schen Gyrus in Teilen des Planum Temporale (homolog zu CM). Die Annahme, dass audio-taktile Interaktion in A2 oder später stattfindet, wurde durch elektrophysiologische Humanstudien gefestigt (Foxe et al., 2000; Lütkenhöner et al., 2002; Gobbelé et al., 2003; Gonzalez Andino et al., 2005; Murray et al., 2005; Caetano and Jousmäki, 2006). Ebenso wie die Resultate der Tierstudien verstärken die Ergebnisse dieser Studien die Vermutung, dass audio-taktile Interaktion im auditorischen Kortex, und nicht erst in heteromodalen Regionen, stattfindet. Zudem weisen vor allem die Tierstudien darauf hin, dass der Einfluss eines taktilen Stimulus nicht durch Feedback zustande kommt. Allerdings bleiben weiterhin Fragen offen. Das Ziel dieser Arbeit ist es einige dieser Fragen zu beantworten.

8.7 Fragestellungen

In dieser Arbeit soll zunächst die Frage beantwortet werden, auf welcher Verarbeitungsebene ein taktiler Reiz, speziell ein Druckreiz, die Verarbeitung eines akustischen Reizes beeinflusst und falls ja, ob dieser Einfluss indirekt (modulierend) oder direkt („driving“) ist. Damit einhergehend soll auch die Frage untersucht werden, ob dieser Einfluss bereits in frühen sensorisch-spezifischen Regionen stattfindet bzw. ob es sich um einen Feedback-, Feedforward- oder lateralen Mechanismus handelt. Zu diesem Zweck werden Verhaltensstudien mit fMRT und EEG kombiniert, um die Effekte sowohl räumlich als auch zeitlich zu lokalisieren. Zusätzlich werden Verhaltensparameter in das Versuchsdesign aufgenommen, da so das Verhalten und die Wahrnehmung bzw. das Verhalten und physiologische Prozesse in Verbindung gebracht werden können (Laurienti et al., 2005). In den bisherigen Studien sind Verhaltensparameter nur ungenügend im Bereich der audio-taktilen Forschung am Menschen untersucht worden.

Außerdem soll der Fragestellung nachgegangen werden, ob die Ergebnisse aus den Bereichen der audio-visuellen und visuo-taktilen Forschung auf audio-taktile Interaktionen übertragbar sind. Die oben aufgeführte Datenlage bezüglich Signaltransduktionszeiten und Verschaltung legen es nah, dass dem nur zum Teil so ist.

Weiterhin soll ein Augenmerk auf den drei Prinzipien, die auf Einzelzellebene im SC entdeckt wurden, liegen. Da nach wie vor ungeklärt ist, ob diese auch auf die Ebene von Neuronenpopulationen bzw. kortikalen Regionen bzw. Verhalten im Allgemeinen anwendbar sind. Bisher konnte gezeigt werden, dass bei audio-taktilen Interaktionen die räumliche Regel vermutlich eine untergeordnete Rolle spielt (Zampini et al., 2007). Die zeitliche Regel scheint, ebenso wie die Regel der inversen Effektivität, von größerer Bedeutung zu sein (Kayser et al., 2005; Gillmeister and Eimer, 2007). Zur Beantwortung dieser Fragen wurden 4 Experimente durchgeführt.

1. Verhalten: Ziel des ersten und zweiten Experimentes war es herauszufinden, ob aufgabenirrelevante taktile Druckstimuli ebenso wie aufgabenirrelevanter taktile Vibrationsstimuli (Gillmeister and Eimer, 2007) die Detektion von akustischen Reizen beeinflussen. Darüber hinaus sollte überprüft werden, ob ein etwaiger Effekt von der Intensität des taktilen Stimulus abhängt und womöglich der Regel der inversen Effektivität folgt. Zu diesem Zweck wurde im ersten Experiment die Intensität des taktilen Reizes variiert. Im zweiten Experiment sollte anschließend mit der effektivsten Reizkombination ermittelt werden, ob die Leistungsänderung durch eine Modulation der perzeptuellen Sensitivität oder durch einen kognitiven Entscheidungsprozess bewirkt wurde. Um dies herauszufinden, wurden mit Hilfe der Signal-Entdeckungs-Theorie (Green and Swets, 1966) die beiden Parameter D' und Kriterium berechnet. Eine Veränderung des D' , welcher die Sensitivität wiedergibt, deutet auf einen sensorischen Prozess hin (*bottom-up*). Wohingegen eine Veränderung des Kriteriums, welcher die Reaktionsneigung einer Person widerspiegelt, auf einen Entscheidungsprozess (*top-down*) schließen lässt (Odgaard et al. 2003, 2004; siehe auch Green and Swets 1966). Zusätzlich wurde das Timing der beiden Stimuli variiert, um Verhaltensdaten (und später physiologische Daten) bezüglich der zeitlichen Regel zu untersuchen.

2. fMRT: Das anschließende fMRT-Experiment diente der Identifikation der neuronalen Korrelate des in Experiment 1 und 2 gefundenen Verhaltenseffekts. Bislang gibt es nur sehr wenige Studien, die audio-taktile Interaktionen mit fMRT untersuchten (Foxy et al., 2002; Kayser et al., 2005; Schürmann et al., 2006). In keiner der drei Studien konnten Effekte in A1 nachgewiesen werden, obwohl in einer Studie von Lakatos et al. (2007) ein erster Hinweis gefunden wurde, dass taktile Reize modulierend auf die Aktivität von Neuronen im primären auditorischen Kortex wirken. Eine mögliche Ursache, dass in den fMRT-Studien A1 nicht mit audio-taktile Interaktion in Verbindung gebracht werden konnte, könnte die passive Stimulation in diesen Studien gewesen sein, was wiederum zu keinem oder einem zu kleinen, mit fMRT nicht detektierbaren, Effekt führte. Um dem entgegenzuwirken, mussten die Versuchspersonen in der hier

durchgeführten Untersuchung aktiv einen akustischen Reiz detektieren. Die Verhaltensparameter wurden zudem mit in die Analyse der fMRT-Daten einbezogen. Beispielsweise kann die Sensitivität als Kovariate in einer funktionellen Konnektivitätsanalyse genutzt werden. Die Konnektivitätsanalyse dient der Ermittlung eines etwaig involvierten Netzwerkes von Regionen. Ein weiterer Gesichtspunkt, der untersucht werden sollte, ist die Lateralisierung multisensorischer Interaktion. Wie bei vielen anderen kortikalen Prozessen (für eine Übersicht siehe Rentería, 2012), könnten auch bei MSI hemisphärische Asymmetrien eine Rolle spielen. Die Resultate mehrerer Studien weisen darauf hin, dass vor allem die rechte Hemisphäre entscheidend für MSI ist (Giard and Peronnet, 1999; Downar et al., 2000; Bushara et al., 2001; Molholm et al., 2002; Lewis and Noppeney, 2010; Werner and Noppeney, 2010b). Wobei es auch Studien gibt, die entgegengesetzte (Ramos-Estebanez et al., 2007; Naumer et al., 2009) bzw. keine (Kayser et al., 2005; Murray et al., 2005) Lateralisierungseffekte berichten. Da bisher kein einheitliches Bild vorliegt, sollte dieser Umstand durch eine lateralisierte Darbietung der Reize genauer untersucht werden.

3. EEG: Die Untersuchung der zeitlichen Dynamik der Modulation akustischer Reizverarbeitung durch aufgabenirrelevante taktile Stimulation war die Zielstellung des vierten Experimentes. Dabei soll neben einer potenziell lateralisierten Verarbeitung auch der Einfluss der Salienz des akustischen Stimulus auf die Modulation untersucht werden. Durch die hohe zeitliche Auflösung dieser Methode sollte es möglich sein, zeitliche Aspekte audio-taktile Interaktionen zu charakterisieren.

Gemeinsam mit den Ergebnissen aus der fMRT-Untersuchung sollen die Ergebnisse der EEG-Untersuchung dazu dienen ein möglichst vollständiges Bild zu schaffen wie audio-taktile Verarbeitung verläuft und inwieweit sie von den Reizeigenschaften der beiden Modalitäten abhängt.

Überblick-Fragstellungen:

1. Modulieren taktile Druckreize die Detektionsleistung akustischer Reize?
2. Ist die Modulation der Detektionsleistung abhängig von der Intensität der Reize? Wenn ja folgt sie der inversen Effektivität?
3. Wird eine Modulation der Detektionsleistung durch eine Veränderung der perzeptuellen Sensitivität (d') oder durch einen kognitiven Entscheidungsprozess (Veränderung des Kriteriums) bewirkt?
4. Was sind die neuronalen Korrelate audio-taktiler Interaktionen? Kann man bereits im primären auditorischen Kortex Effekte beobachten?
5. Ist multisensorische Interaktion ein lateralisierter Prozess?
6. Welche zeitliche Dynamik unterliegt der audio-taktilen Interaktion? Korrelieren die evozierten Potentiale mit versuchspersonenspezifischen Verhaltensparametern?

9 Allgemeine Methoden

In diesem Abschnitt werden die Stimuli und Versuchsabläufe sowie technische Details erläutert, die über alle Experimente gleichbleibend sind. Es wird erklärt warum diese Verfahren (Psychophysik, fMRT bzw. EEG) benutzt wurden und die relevanten Auswertetechniken werden kurz dargestellt.

9.1 Versuchspersonen

Allgemein gilt, dass alle Versuchspersonen eine Einverständniserklärung im Einklang mit den lokalen Ethikregelungen unterschrieben und ihr geleisteter Aufwand entweder mit Geld oder Versuchspersonenstunden vergütet wurde. Alle Versuchspersonen hatten einen normalen oder korrigierten Visus, keine Hörprobleme und auch keine neurologischen oder psychiatrischen Erkrankungen.

9.2 Verwendetes Stimulusmaterial

In den einzelnen Experimenten wurden immer auditorische sowie taktile Reize präsentiert. Die auditorischen Stimuli wurden über Piezo-Lautsprecher dargeboten; die taktilen Stimuli per Luftdruck über einen *Lip-Clip* mit elastischer Membran appliziert. Der verwendete auditorische Stimulus war weißes Rauschen und wurde mit der Software „Audacity“ (Version 1.2.6) erstellt. Er hatte eine Präsentationsdauer von 50 ms. Die taktilen Stimuli waren ebenfalls 50 ms lang. Zur Erzeugung wurde Druckluft in einen Stimulator eingelassen. Es wurden mit zwei verschiedenen Stimulatoren getestet (Spezialanfertigung der Universität Münster, Deutschland bzw. 4-D Neuroimaging, San Diego, USA). Die Druckluft wurde dann über ein Schlauchsystem zum *Lip-Clip* und somit zur Versuchsperson geleitet. Ein *Lip-Clip* besteht aus einem Kunststoffgehäuse mit einem beweglichen Teil zum Anstecken an der Lippe, einer Öffnung zum Einlassen der Luft und einer elastischen Membran, die sich bei einströmender Druckluft ausdehnt (siehe Abbildung 5).

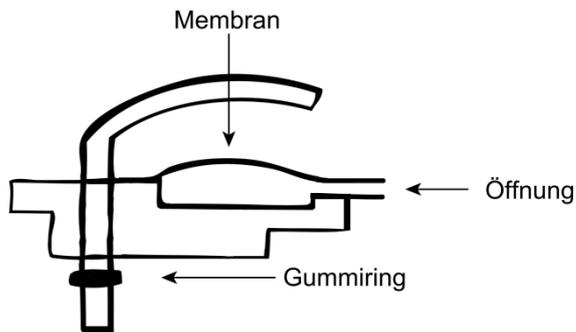


Abbildung 5. Aufbau eines Lip-Clips. Über die Öffnung gelang Druckluft in eine kleine Kammer und lenkt die Membran aus. Dies spürt die Versuchsperson als Druck.

Zur Bestimmung des Drucks, der in den Clip einströmt, wurde ein Druckmessumformer benutzt, da es sich um sehr geringe Drücke handelte. Das allgemeine Funktionsprinzip eines Druckmessumformers besteht in der Umformung des zu messenden Drucks in die mechanische Auslenkung einer Membran. Diese Auslenkung wird elektronisch erfasst und weiter verarbeitet. Bei dem hier verwendeten Druckmessumformer wurde mit Hilfe eines Dehnungsmessstreifens (DMS) eine Widerstandsänderung gemessen. Der DMS besteht aus mehreren Widerständen, die auf einer Membran angebracht sind. Wenn die Membran durch Druck ausgedehnt wird, erhöht sich der elektrische Widerstand. Da ein DMS geeicht ist, kann der spezifische gemessene Widerstand in eine Geradengleichung eingesetzt werden und im Folgenden in einen Druck umgerechnet werden. Die Endwerte wurden ermittelt, indem Werte von mehreren Messreihen an verschiedenen Tagen gemittelt wurden. Bei beiden taktilen Stimulatoren wurde eine Messreihe zur Überprüfung des Ausgangsdruckes durchgeführt.

In einer ersten Messreihe wurde zudem festgestellt, dass die einzelnen Ausgänge der taktilen Stimulatoren, trotz gleichem Eingangsdruck, leicht in ihrem Ausgangsdruck, am Ende der Schläuche, variierten. Daher wurde die Messreihen und Experimente im weiteren Verlauf auf die Benutzung von jeweils 2 Ausgängen mit sehr ähnlichen Werten beschränkt. Es wurde für alle benutzten Ausgänge eine Geradengleichung ermittelt. Dafür wurden Werte beginnend bei 10 psi, in 10er-Schritten, bis 50 psi gemessen; anschließend gemittelt und in Matlab (R2009b) ein

linearer Fit ermittelt. Anhand der Geradengleichung wurden die Werte für 15 psi und 45 psi berechnet (siehe Abbildung 6).

9.3 Allgemeiner Ablauf der Versuche

Es wurden zwei verschiedene experimentelle Paradigmen durchgeführt: Zum einen ein einfaches Detektionsparadigma, bei dem die Versuchspersonen angeben sollten, ob sie einen Ton gehörten hatten oder nicht. Zum anderen eine sogenannte „*Simultaneity Judgement*“ (SJ) - Aufgabe. Hierbei sollten die Versuchspersonen angeben, ob zwei Reize synchron (gleichzeitig) oder asynchron (nicht gleichzeitig) auftraten. Alle Experimente, bei denen das Detektionsparadigma Anwendung fand, bestanden aus zwei Teilen: im ersten Teil wurde die Bestimmung einer auditorischen Schwelle vorgenommen, mit dem Ziel eine individuelle Schwelle zwischen 60 und 80 % Detektionsrate zu ermitteln. Dieser Bereich wurde gewählt, da in früheren Studien gezeigt werden konnte, dass das Verhalten bei Reizen, welche mit einer

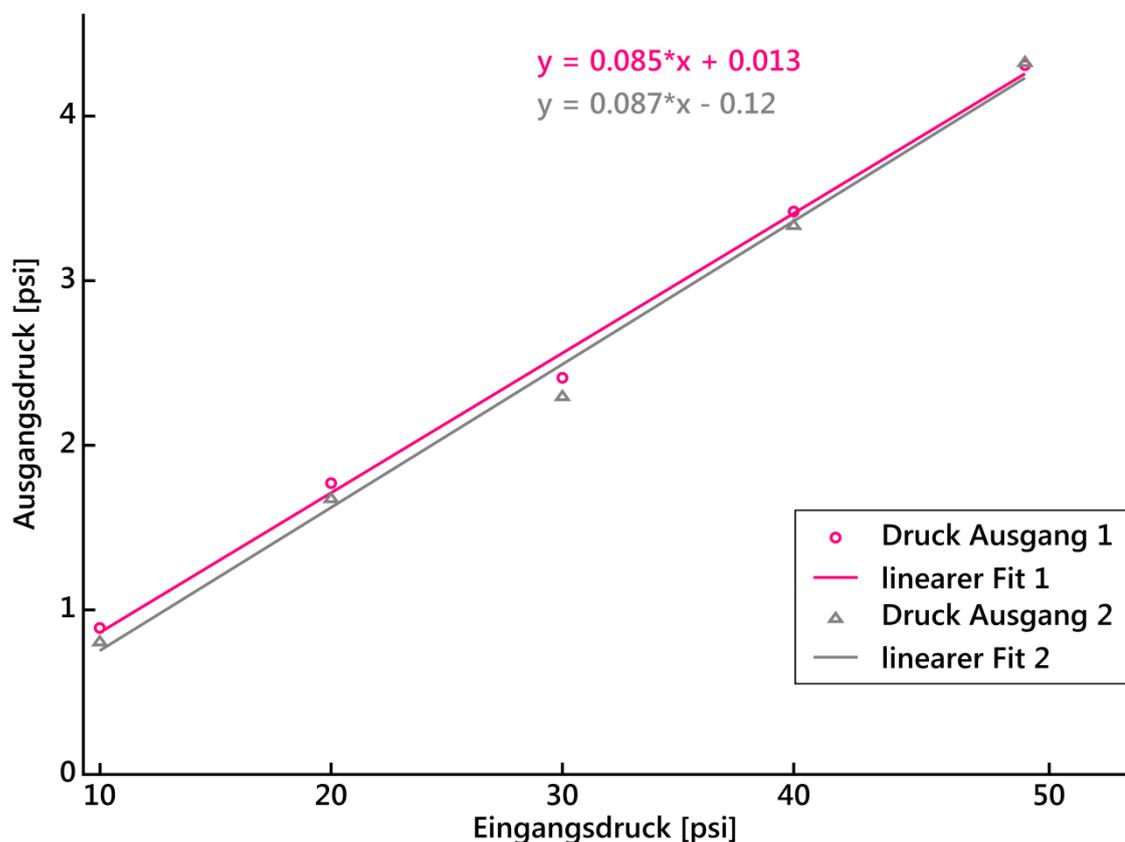


Abbildung 6. Eingangs- und Ausgangswerte des Luftdrucks des taktilen Stimulators mit linearem Fit zur Ermittlung der Ausgangswerte bei 15 und 45 psi.

Wahrscheinlichkeit zwischen 60 und 80 % detektiert werden, einem besonders hohen multisensorischen Benefit unterliegen (Odgaard et al., 2003, 2004; Gillmeister and Eimer, 2007; Ross et al., 2007b; Noesselt et al., 2010; Senkowski et al., 2011). Im zweiten Teil wurde das Hauptexperiment gemessen. Um Verzerrungseffekte zu vermeiden, wurde darauf geachtet, dass die multimodalen Zielreize, die unimodalen Bedingungen und die Kontrollbedingung in einem ausbalancierten Verhältnis auftraten. Über alle Experimente hinweg sollten die Versuchspersonen in jedem Durchgang per Tastendruck (für alle Versuchspersonen mit der rechten Hand) entscheiden, ob sie einen Ton gehört hatten oder nicht. Diese Art der Abfrage wird als Ja/Nein-Abfrage bezeichnet. Es ermöglicht die Auswertung der Daten mit Hilfe der Signal-Detektions-Theorie (SDT) (Green and Swets, 1966; Stanislaw and Todorov, 1999), da es sowohl Durchgänge mit einem zu detektierenden Stimulus (Signal), als auch Durchgänge ohne einen zu detektierenden Stimulus (Rauschen), gibt.

9.4 Analyse der Verhaltensdaten

Die Daten wurden mit Matlab (R 2009b) aufbereitet, mit SPSS (13 und 19) erfolgte die statistische Auswertung. Die Aufbereitung bestand in der Berechnung der prozentualen Anteile von richtigen (Trefferrate bzw. *hit rate*, HR) und falschen (Falscher Alarm bzw. *false alarm*, FA) Ja-Antworten in Signal-Durchgängen, sowie korrekten Zurückweisungen. Um Aussagen über die Reaktionsneigung (Response Bias) und die Sensitivität einer Versuchsperson treffen zu können, kann man mit Hilfe der SDT die Parameter d' und Kriterium bzw. Beta berechnen (siehe Abbildung 7). Der d' ist ein Sensitivitätsmaß für die Detektionsfähigkeit und gibt somit an wie gut zwischen dem Signal und dem Rauschen unterschieden werden kann und wird wie folgt berechnet (Macmillan, 1993; Stanislaw und Todorov, 1999): $d' = z(\text{HR}) - z(\text{FA})$. Er kann einen minimalen Wert von $-\infty$ und einen maximalen Wert von $+\infty$ annehmen. Je größer der Wert, umso besser kann das Signal vom Rauschen differenziert werden; desto höher ist die Sensitivität. Ein Wert von Null zeigt an, dass Rauschen und Signal nicht voneinander

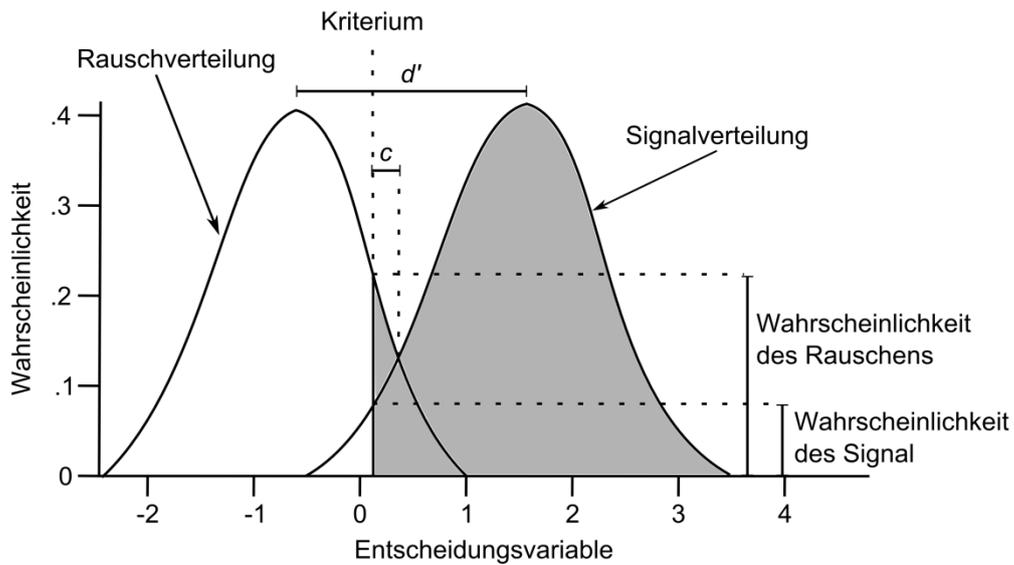


Abbildung 7. Signal-Entdeckung-Theorie. Verteilung der Entscheidungsvariablen über Durchgänge mit und ohne Signal. Die Parameter d' , c und die Wahrscheinlichkeitsverteilung auf der β beruht, sind veranschaulicht (Adaptiert nach Stanislaw und Todorow 1999). Nähere Erläuterungen im Text.

unterschieden werden können. Eine weitere wichtige Eigenschaft dieses Parameters ist, dass er nicht durch den *Response Bias* beeinflusst wird. Die Bestimmung des *Response Bias* ist über zwei verschiedene Parameter möglich: Beta (β) und Kriterium (c), wobei c aus verschiedenen Gründen bevorzugt wird. Ein Grund ist, dass es nicht vom d' beeinträchtigt wird. Der andere Grund ist, dass es im Gegensatz zu β nicht auf einem Wahrscheinlichkeitsverhältnis beruht, sondern ein sich an dem Antwortverhalten der Versuchsperson orientierendes Maß darstellt (Stanislaw und Todorov, 1999). Das Kriterium berechnet sich wie folgt: $c = -(z(HR) + z(FA))/2$. Nimmt c negative Werte an so hatte die Versuchsperson eine Tendenz zum Ja-Sagen (liberales Kriterium), positive Werte hingegen kennzeichnen eine Tendenz zum Nein-Sagen (konservatives Kriterium). Ein Wert von Null zeigt an, dass keine Tendenz vorherrschend war (Stanislaw und Todorov, 1999).

10 Experiment 1 – Verhalten

10.1 Einleitung

In den meisten audio-taktilen Studien (z. B. Foxe et al., 2002; Guest et al., 2002; Murray et al., 2005; Caetano and Jousmäki, 2006; Beauchamp et al., 2008) wurde bisher mit vibro-taktilen Reizen gearbeitet. Vibro-taktile und Schall-Reize haben mindestens eine gemeinsame Eigenschaft, die in beiden Sinnessystemen verarbeitet wird – die Frequenz (nach Békésy (1959) u. a. auch Lautstärke, Tonhöhe, Rhythmus und Rauheit). Vibrationen können erzeugt werden, indem ein Gegenstand in Schwingung versetzt wird oder wenn beispielsweise eine Hand über eine raue Oberfläche streicht. Daher können akustische Signale, welche Schwingungen erzeugen, auch über das somatosensorische System wahrgenommen werden. Diese Eigenschaft und die Überlegung ähnlicher zugrunde liegender Verarbeitungsmechanismen ließ Forscher bisher häufig vibro-taktile Stimuli für ihre Experimente nutzen. Indes konnten Schürmann et al. (2006) in einem fMRT-Experiment zeigen, dass taktile Druckreize ähnliche Aktivierungen erzeugen wie vibro-taktile Reize. Aktivierungen im somatosensorischen Kortex sind für Druckreize größer als für Vibrationsreize, bei Überlappungen mit auditorischen Arealen ist es umgekehrt. Allerdings ist bisher nicht bekannt, ob es Intensitäten, gibt bei welchen MSI mit Druckreizen besonders effizient ist oder ob dies keine nennenswerte Rolle spielt. Folgt man der Regel der inversen Effektivität, kann man annehmen, dass Druckreize mit geringen Intensitäten größere multisensorische Effekte auslösen als Druckreize mit hohen Intensitäten. In einem ersten Verhaltensexperiment sollte dieser Aspekt untersucht werden, um in den folgenden Experimenten einen optimalen taktilen Stimulus verwenden zu können. Um eine mögliche Modulation des auditorischen Detektionsvermögens in Abhängigkeit der Druckintensität zu testen, wurde ein schwellennaher auditorischer Stimulus mit 3 verschiedenen überschwelligen Druckstärken gepaart: hoch (27.6 kPa), mittel (16.6 kPa), und niedrig (9 kPa).

10.2 Methoden

10.2.1 Versuchspersonen

30 Versuchspersonen wurden den drei Gruppen zugeordnet (hoher, mittlerer, niedriger Druck); jeweils 10 Versuchspersonen pro Gruppe (19 weiblich; Altersspanne: 18-37, ein Linkshänder).

10.2.2 Versuchsdesign, Stimuli, Versuchsaufbau und Aufgabe

Den Versuchspersonen wurden die folgenden Bedingungen präsentiert: (a) unisensorisch: auditorisch (A), taktil (T), und (b) multisensorisch: synchron audio-taktil (AT_S), asynchron audio-taktil (AT_{AS}). Dabei wurde darauf geachtet, dass die Bedingungen mit und ohne akustischen Stimulus ausgeglichen dargeboten wurden, um einen Bias in Richtung einer der Bedingungen zu verhindern (siehe Tabelle 1). Da die Bedingungen jeweils im linken (L) und rechten (R) Hemifeld dargeboten wurden und es eine Baseline-Bedingung gab, ergaben sich neun Experimentalbedingungen (siehe Abbildung 8). Die Kontrollbedingung wurde in zwei Bedingungen geteilt (links = NL und rechts = NR). Die Zuweisung zu NL und NR geschah randomisiert bei der Erstellung der Stimulus-Reihenfolge. Außerdem wurden die bimodalen Stimuli immer räumlich-kongruent dargeboten.

Tabelle 1. Prozentuale Verteilung der in Experiment 1 dargebotenen Stimuli. Die Wahrscheinlichkeit des Auftretens der Bedingungen war ausgeglichen $A (25\%) = T (25\%) = AT (25\%) = N (25\%)$.

	Ton und taktiler Reiz synchron	Ton und taktiler Reiz asynchron	Kein Ton
Taktiler Reiz vorhanden [%]	12.5 (AT_S)	12.5 (AT_{AS})	25 (T)
Taktiler Reiz nicht vorhanden [%]	12.5 (A)	12.5 (A)	25 (N)

Die Untersuchung von verschiedenen Druckintensitäten wurde mit dem spezialangefertigten Stimulator der Universität Münster durchgeführt. Über diesen wurden *Lip-Clips* angesteuert, welche an der Unterlippe der Versuchspersonen (linker und rechter Mundwinkel) angebracht waren. Die durch Druckluft ausgedehnte Membran der *Lip-Clips* stimulierte die Lippe der Versuchspersonen mit einem leichten Druck für eine Dauer von 50 ms. Die Lippen wurden als Stimulationsort ausgewählt, da dieses und das folgende Experiment als Vorexperiment für eine fMRT-Studie dienten, bei welchem die Lautsprecher in Kopfhöhe angebracht wurden. Es musste darauf geachtet werden, dass sich der Stimulationsort der taktilen Reize in einem geringen Abstand zu den Lautsprechern befindet, um als zusammengehörig wahrgenommen zu werden. Darüber hinaus sind die Lippen, ebenso wie die Finger, sehr empfindliche Körperregionen und haben eine verhältnismäßig große Repräsentation im sensorischen Kortex (Iannetti et al., 2003; Huang and Sereno, 2007). Die Töne (weißes Rauschen) wurden über Piezo-Lautsprecher präsentiert und waren ebenfalls 50 ms lang.

Die Versuchspersonen saßen während des Experimentes in einem schallgedämmten Raum. Um weitere Störgeräusche zu minimieren (z. B. Geräusche des taktilen Stimulators) und um die Experimentalbedingungen über alle Experimente so gleich wie möglich zu halten, erhielten die Versuchspersonen Ohrstöpsel. Visuelle Stimuli, wie zum Beispiel das Fixationskreuz, wurden über einen Samsung SynchMaster 2233RZ LCD-Bildschirm dargeboten. Die Versuchspersonen saßen in einem Abstand von ca. 80 cm zum Bildschirm. Die Piezo-Lautsprecher waren links und rechts am Monitor in Höhe des Kopfes der Versuchspersonen in einem Abstand von je 10 ° zur Bildschirmmitte angebracht.

Die Aufgabe der Versuchspersonen bestand darin einen Ton zu detektieren und ihre Entscheidung, ob sie einen Ton gehört hatten oder nicht, per Tastendruck anzugeben. Dazu sollten alle Versuchspersonen den rechten Zeige- und Mittelfinger benutzen. Außerdem wurde ihnen vor dem Experiment gesagt, der taktile Reiz sei irrelevant und sie sollen sich auf den Ton

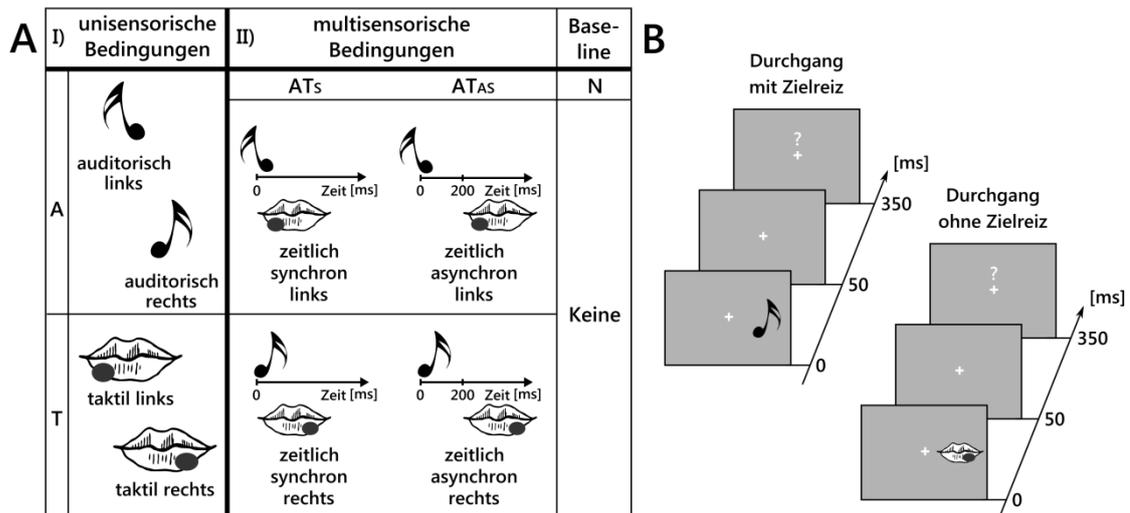


Abbildung 8. Studien-Design und Beispielablauf eines Durchgangs. A) In der linken Spalte sind die unisensorischen Bedingungen dargestellt: auditorisch (oben), taktil (unten). In der Mitte sind die multisensorischen Bedingungen dargestellt unterteilt nach zeitlich synchron (links) und zeitlich asynchron (rechts). In der rechten Spalte ist die Kontrollbedingung dargestellt. B) Zeitlicher Ablauf eines Durchgangs mit und ohne Zielreiz. Das Fragezeichen stellt den Beginn für die Antwortabgabe dar (adaptiert nach Hoefler et al., 2013).

und die Detektionsaufgabe konzentrieren. Überdies wurden sie aufgefordert, so schnell und akkurat wie möglich zu antworten. Der taktile Reiz wurde dabei entweder zeitgleich mit dem auditorischen Stimulus oder mit einer *Stimulus-Onset-Asynchrony* (SOA) von 200 ms nach dem auditorischen Stimulus präsentiert (siehe Abb. 8). Diese Zeitspanne wurde gewählt, da sie bei Gillmeister and Eimer (2007) zum erfolgreichen Einsatz gekommen war.

Zusätzlich wurden visuelle Stimuli präsentiert. Dabei handelte es sich zum einen um ein Kreuz in der Mitte des Bildschirms, welches die Versuchspersonen während des ganzen Experiments fixieren sollten (Fixationskreuz). Zum anderen wurde ein Fragezeichen gezeigt, das immer 350 ms nach dem Stimulus-Onset auf dem Display über dem Fixationskreuz erschien und der Versuchsperson signalisierte, dass ein Trial vorüber war und es galt eine Antwort zu geben. In der Kontrollbedingung definiert sich der Onset als der Zeitpunkt 350 ms vor dem Erscheinen des Fixationskreuzes. Das Inter-Trial-Intervall betrug 2000 ms, wobei der Onset jedes Durchgangs zwischen 1670 und 2330 ms lag.

Die Stimuluspräsentation erfolgte mit der Software Presentation (Version 14.1., Neurobehavioral Systems, Albany, CA, USA).

10.3 Ergebnisse

In Abbildung 9 kann man deutlich erkennen, dass es einen erheblichen Unterschied bezüglich der audio-taktilen Interaktion zwischen den drei Gruppen gab. Da in diesem Experiment der Fokus auf der optimalen Intensitätseinstellung für den taktilen Reiz und einer daraus möglicherweise resultierenden Detektionsleistungssteigerung eines akustischen Reizes lag, wurde nur die Trefferrate genauer analysiert. Eine 4-faktorielle ANOVA mit Messwiederholung mit den Innersubjektfaktoren Sound (vorhanden/nicht vorhanden), Touch (vorhanden/nicht vorhanden) und Seite (links/rechts), und dem Zwischensubjektfaktor Druckintensität zeigte die folgenden Ergebnisse: Der Haupteffekt für den Faktor Sound, $F(1, 27) = 19.8, p < .001$, und der dreifach-Interaktionseffekt zwischen Sound, Touch und Seite, $F(1, 27) = 11.0, p < .005$, wurde signifikant. Wie erwartet wurde der Dreifach-Interaktionseffekt durch den Zwischensubjektfaktor moduliert (Vierfach-Interaktion: $F(2, 27) = 3.8, p < .04$). Daher wurde in anschließenden *Post-hoc* t-Tests getestet welche der Gruppen einen signifikanten Unterschied zwischen den Bedingungen zeigte. Nur für die Gruppe mit mittlerer Druckintensität ergaben die t-Tests, dass die Detektionsleistung der Versuchspersonen für gleichzeitige bimodale Stimuli, welche auf der linken Seite präsentiert wurden, signifikant anstieg, $AT_S L > AL: t(9) = 1.8, p < .05$. Für Stimuli, welche auf der rechten Seite präsentiert wurden, konnte ein gegenteiliger Effekt beobachtet werden, $AT_S R > AR: t(9) = -1.8, p < .05$. Ein vollständiger Überblick über alle Bedingungen in allen Gruppen kann dem Anhang entnommen werden (siehe Abbildungen 27, 28 und 29 in Anhang A).

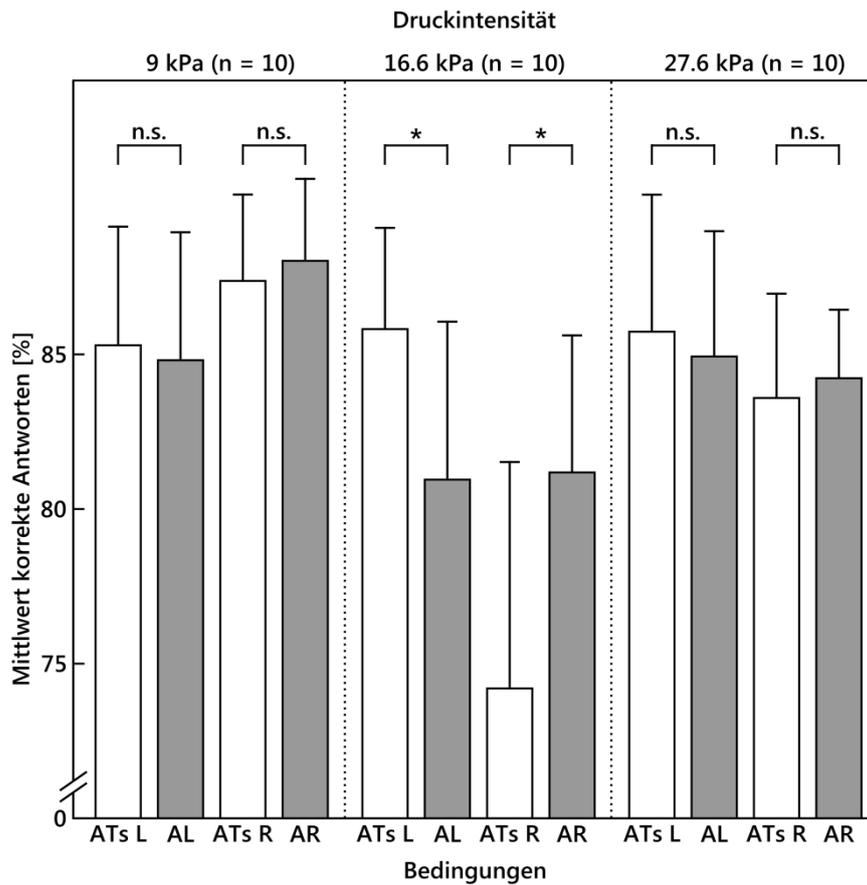


Abbildung 9. Verhaltensergebnisse Experiment 1: Korrekte Antworten (\pm SEM) für die Bedingungen A (auditorisch) und AT_s (audio-taktile synchron) für links- und rechtsseitige Stimulation (innerhalb der drei Gruppen (jeweils n = 10)). Links: Niedrige Intensität (9 kPa). Mitte: Mittlere Intensität (16.6 kPa). Rechts: Hohe Intensität (27.6 kPa). * $p < .05$. n. s. = nicht signifikant.

10.4 Diskussion

Es sollte untersucht werden, ob audio-taktile Interaktion von der Intensität des Druckreizes abhängt und somit der Regel der inversen Effektivität folgt. Nur bei der mittleren Intensität (16.6 kPa) konnte eine signifikante Detektionsverbesserung des auditorischen Stimulus durch einen irrelevanten taktilen Reiz gefunden werden. Zudem zeigte sich dieser Effekt nur, wenn die Reize auf der linken Seite präsentiert wurden. Laut der Regel der inversen Effektivität sollte der taktile Reiz mit der geringsten Intensität den größten Effekt auslösen. Dies war nicht der Fall. Dass audio-taktile Interaktionen nicht der inversen Effektivität folgen, kann durch dieses Experiment allerdings weder widerlegt noch belegt werden. Zum einen wurden nur überschwellige Druckstimuli benutzt, zum anderen war die unimodale auditorische Detektion in den

Experimenten mit niedriger und hoher Druckintensität generell höher als bei der Kombination mit mittlerer Intensität. Dass ein aufgabenirrelevanter taktiler Reiz bei der Präsentation auf der linken Seite zu einer Detektionsverbesserung des akustischen Stimulus führt und auf der rechten Seite zu einer Verschlechterung widerspricht den Ergebnissen von Gillmeister and Eimer (2007), da diese für beide Seiten eine Detektionsverbesserung fanden. Ob dieser Lateralisierungseffekt stabil ist, soll in den nächsten Experimenten überprüft werden.

Ausgehend von den hier erlangten Ergebnissen wurde mit der mittleren Druckintensität von 16.6 kPa in allen folgenden Experimenten weitergearbeitet.

11 Experiment 2 – Verhalten

11.1 Einleitung

Ebenso wie Experiment 1 diente Experiment 2 als Vorexperiment für ein nachfolgendes fMRT-Experiment (siehe Abschnitt 12). Für dieses musste ein MR-tauglicher taktile Stimulator benutzt werden: 4-D Neuroimaging (San Diego, USA). Daher kam dieser bereits in diesem Experiment zum Einsatz. Dadurch konnte zusätzlich die Generalisierbarkeit des gefundenen Effektes für die Detektionsleistung an einer größeren Menge von Versuchspersonen und in einem anderen, aber ähnlichen Versuchsaufbau überprüft werden.

Dass die Detektionsgenauigkeit von akustischen Reizen durch eine Präsentation mit taktilen Vibrationsreizen verändert werden kann und diese Modulation vom Zeitpunkt der Darbietung beider Stimuli (synchron oder asynchron) abhängig ist, konnten Gillmeister and Eimer (2007) zeigen. Allerdings haben sie keine Verhaltensparameter wie die Sensitivität oder das Kriterium untersucht. Wie bereits in der Fragestellung beschrieben, sollte mit der effektivsten Reizkombination ermittelt werden, ob die Veränderung der Leistung durch eine Modulation der perzeptuellen Sensitivität oder durch einen kognitiven Entscheidungsprozess bewirkt wurde. Um dies herauszufinden, wurden mit Hilfe der Signal-Entdeckungs-Theorie (Green und Swets, 1966) die beiden Parameter d' und c berechnet. Eine Veränderung des d' , welcher die Sensitivität wiedergibt, deutet auf die Modulation eines sensorischen Prozesses hin (*bottom-up*). Wohingegen eine Veränderung des Kriterium, welcher die Reaktionsneigung einer Person widerspiegelt, auf einen postperzeptuellen Entscheidungsprozess (*top-down*) schließen lässt (Odgaard et al. 2003, 2004; siehe auch Green und Swets, 1966). Zusätzlich wurde das Timing der beiden Stimuli variiert (ähnlich Gillmeister und Eimer, 2007), um die Verhaltensdaten bezüglich der zeitlichen Regel zu analysieren.

11.2 Methoden

11.2.1 Versuchspersonen

An diesem Experiment nahmen 24 Versuchspersonen teil (11 weiblich; Altersspanne: 19-30; ein Linkshänder); wobei zwei wegen schlechter Gesamtleistung aus der weiteren Analyse ausgeschlossen werden mussten (Detektion des Tons in weniger als 50 % der Fälle).

11.2.2 Versuchsdesign, Stimuli, Versuchsaufbau und Aufgabe

Den Versuchspersonen wurden die gleichen Bedingungen wie in Experiment 1 dargeboten (siehe Abbildung 8). Auch hier wurde darauf geachtet, dass die bimodalen Stimuli immer räumlich kongruent erschienen. Der Versuchsaufbau und Versuchsablauf entsprach ebenfalls dem aus Experiment 1. Darüber hinaus wurde versucht der Versuchsaufbau so ähnlich wie möglich zu halten. Dies gelang mit Ausnahme des Präsentationsbildschirm (21 Zoll CRT-Monitor, Samsung SyncMaster 1100MB) und dem taktilen Stimulator, welcher wie bereits beschrieben, durch ein MR-taugliches Gerät ersetzt wurde (4-D Neuroimaging, San Diego, USA).

Der wichtigste Unterschied im Design zum vorherigen Experiment bestand darin, dass der taktile Reiz mit nur einer Druckintensität (16.6 kPa) dargeboten wurde, welche sich im vorherigen Experiment als effektivste erwiesen hatte.

11.3 Ergebnisse

Wie in Abbildung 10 zu sehen, fand sich in diesem Experiment ein sehr vergleichbares Resultat wie für Gruppe 2 aus Experiment 1. Eine 3-faktorielle ANOVA mit Messwiederholung mit den Innersubjektfaktoren Sound (vorhanden/nicht vorhanden), Touch (vorhanden/nicht vorhanden) und Seite (links/rechts) zeigte die folgenden Ergebnisse: Der Haupteffekt für den Faktor Sound, $F(1, 21) = 553.9$, $p < .001$, der Interaktionseffekt zwischen Touch und Seite, $F(1, 21) = 7.2$, $p < .02$, und der Dreifach-Interaktionseffekt zwischen Sound, Touch und Seite, $F(1, 21) = 15.5$, $p < .003$, wurden signifikant. Anschließende *Post-hoc* t-Tests ergaben, dass bimodale Stimuli auf

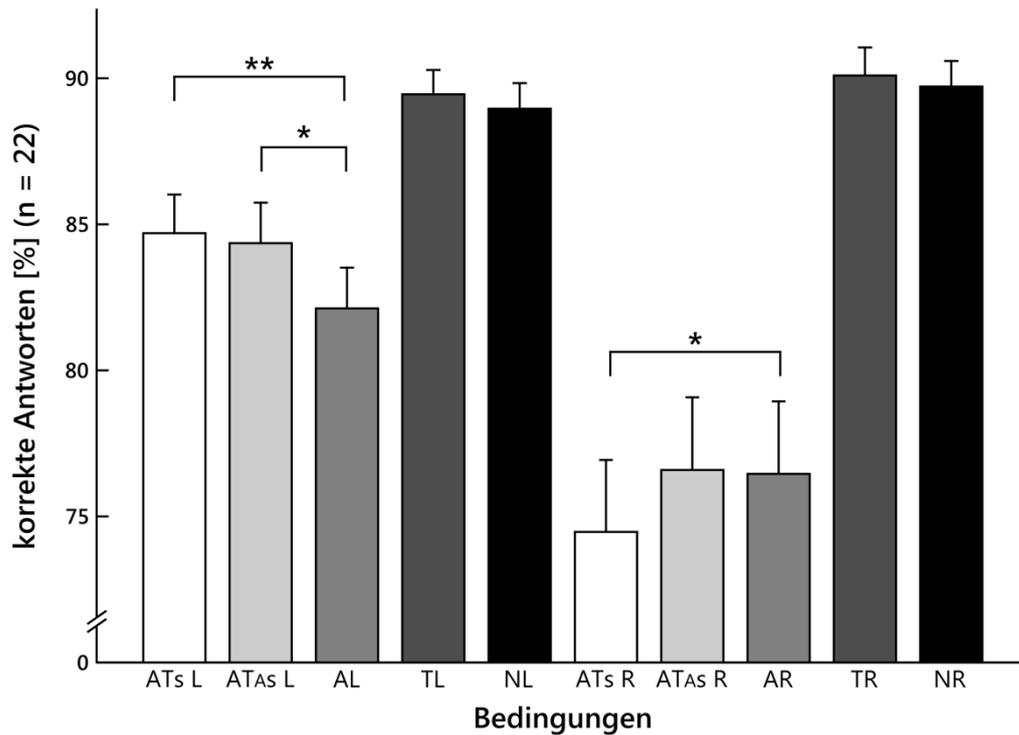


Abbildung 10. Verhaltensergebnisse Experiment 2: Prozentualer Anteil an korrekten Antworten (\pm SEM) für alle Bedingungen ($n = 22$). * $p < .05$, ** $p < .01$.

der linken Seite signifikant häufiger detektiert wurden ($AT_S L > AL$: $t(21) = 3.0$, $p < .005$; $AT_{AS} L > AL$: $t(21) = 2.1$, $p < .05$). Für Stimuli, welche auf der rechten Seite präsentiert wurden, konnte ein gegenteiliger Effekt für asynchron präsentierte bimodale Reize beobachtet werden ($AT_S R > AR$: $t(21) = -1.9$, $p < .05$).

Um zu testen, ob nicht nur eine Leistungs- sondern auch eine Sensitivitätssteigerung stattgefunden hat, wurde der d' berechnet (siehe Abb. 10). Ebenso wurde das c berechnet durch welches man eine Aussage über die Reaktionsneigung der Versuchspersonen geben kann. Eine 2x3-faktorielle ANOVA mit Messwiederholung mit den Faktoren Sound (A, AT_S , AT_{AS}) und Seite (links, rechts) für den d' ergab einen signifikanten Interaktionseffekt, $F(2, 42) = 5.8$, $p < .006$. Diese Werte wurden anschließend mit t-Tests auf Unterschiede untersucht, welche ergaben, dass die Sensitivität für den auditorischen Reiz auf der linken Seite in der bimodalen synchronen Bedingung signifikant erhöht war im Vergleich zur unimodalen auditorischen Bedingung, $AT_S L > AL$: $t(21) = 2.2$, $p < .05$. Für die Bedingungen zeigte sich wie schon bei der Treffer Rate

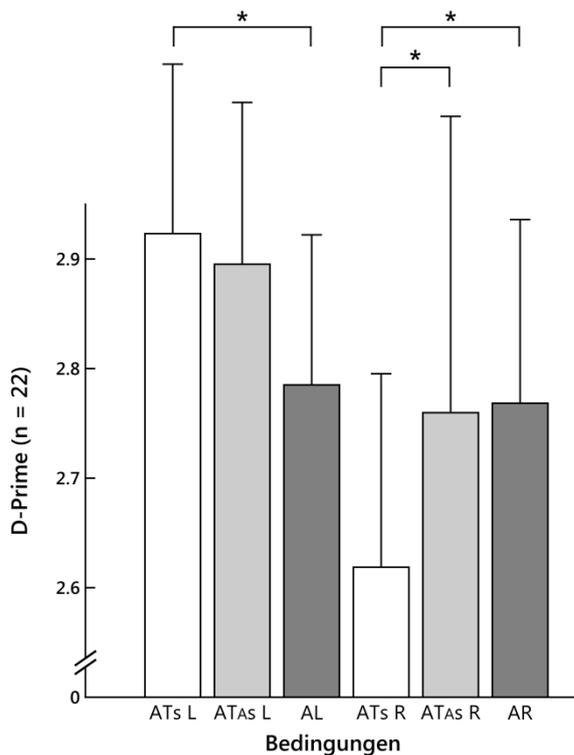


Abbildung 11. Experiment 2. D-prime (\pm SEM) für die Bedingungen AT_s, AT_{As} und A (n = 22). * $p < .05$.

ein anderes Ergebnis. Die Sensitivität war für die unimodale auditorische Bedingung signifikant höher als für die bimodale synchrone Bedingung, AT_s R < AR: $t(1, 21) = -2.5$, $p < .02$, auch die Sensitivität der bimodale asynchrone Bedingung war signifikant höher als die der bimodalen synchronen Bedingung AT_s R < AT_{As} R: $t(1, 21) = -2.0$, $p < .05$ (siehe auch Anhang B Tabelle 21). Die gleiche ANOVA wie beim d' wurde auch für das Kriterium berechnet und ergab keine signifikanten Ergebnisse (alle p 's $\geq .088$; siehe auch Anhang B Tabelle 22).

Reaktionszeiten sind ebenfalls ein typisches Maß mit dem man MSI charakterisieren kann (Diederich and Colonius, 2004; Rach et al., 2011) und wurden daher zusätzlich zur Antwortgenauigkeit und der Sensitivität ausgewertet (siehe Abb. 12). Eine weitere 3-faktorielle ANOVA mit Messwiederholung mit den Innersubjektfaktoren Sound (vorhanden/nicht vorhanden), Touch (vorhanden/nicht vorhanden) und Seite (links/rechts) zeigte die folgenden Ergebnisse: Der Haupteffekt für den Faktor Sound, $F(1, 21) = 178.5$, $p < .001$, und den Faktor Touch, $F(1, 21) = 81.7$, $p < .001$, sowie der Interaktionseffekt zwischen Sound und Touch, $F(1, 21) = 7.2$, $p < .02$, wurden signifikant. Anschließende *Post-hoc* t-Tests ergaben, dass die

Reaktionszeiten für synchron präsentierte bimodale Stimuli signifikant kleiner waren als für unimodal-auditorische und für asynchron präsentierte bimodale Stimuli. In Durchgängen mit unimodalen taktilen Stimuli reagierten die Versuchspersonen signifikant schneller als in den Kontrolldurchgängen ohne Stimuluspräsentation. Dies gilt gleichermaßen für beide Seiten (siehe Tabelle 2 für statistische Kennwerte).

Tabelle 2. Reaktionszeiten Experiment 2. T-Tests. T - und p -Werte für die einzelnen Vergleiche (df = 19).

Vergleiche	T	p
AT _S L > AL	-2.774	.006
AT _S L > AT _{AS} L	-2.224	.019
AT _{AS} L > AL	0.029	.489
TL > NL	-6.274	.001
AT _S R > AR	-4.741	.001
AT _S R > AT _{AS} R	-3.695	.001
AT _{AS} R > AR	1.457	.080
TR > NR	-7.088	.001

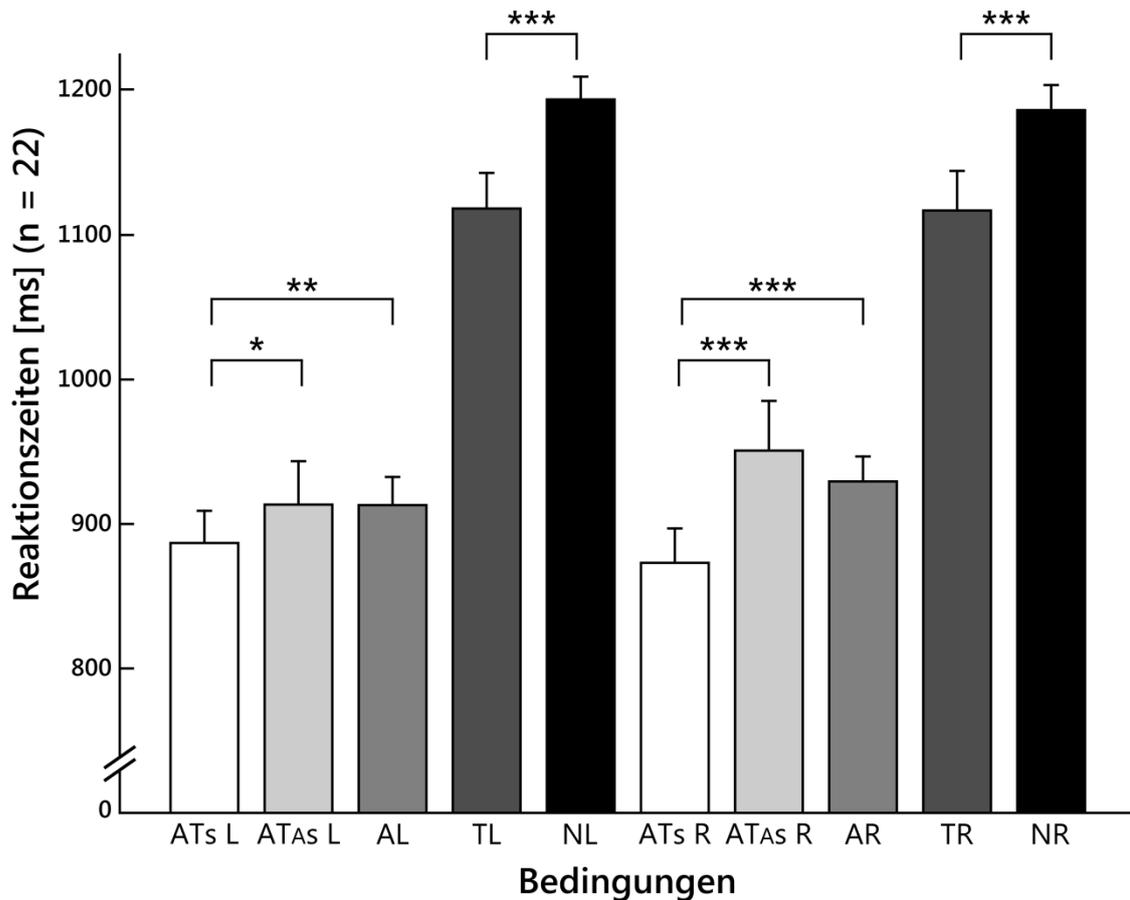


Abbildung 12. Verhaltensergebnisse Experiment 2: Reaktionszeiten (\pm SEM) in ms für alle Bedingungen ($n = 22$). * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$.

11.4 Diskussion

In diesem Experiment konnte eine Verbesserung in der Detektionsgenauigkeit bei audio-taktile Stimulation im Vergleich zu unimodaler auditorischer Stimulation auf der linken Seite gefunden werden. Zusätzlich konnte gezeigt werden, dass dies auf eine Erhöhung der Wahrnehmungssensitivität (d') zurück geführt werden kann. Zudem reagierten die Versuchspersonen am schnellsten in den bimodalen synchronen Bedingungen, was auch für einen multimodalen Benefit spricht. Zusammengefasst verdeutlichen die Ergebnisse, dass irrelevante taktile Reize die Detektionsleistung (auf der linken Seite) verbessern können.

Eine ähnliche Steigerung in der Detektionsleistung von Tönen durch irrelevante taktile Reize fanden auch Gillmeister und Eimer (2007). Die Autoren paarten auditorische (Sinuston) und

taktile Reize (vibro-taktil an der Hand) entweder synchron oder mit einer SOA von 200 ms. Im Gegensatz zu den Ergebnissen dieser Studie fanden sie auf beiden Seiten Verbesserungen in der Detektionsfähigkeit von Schallreizen, allerdings nur für gleichzeitige bimodale Stimulation. Dieser Unterschied bezüglich des Benefits für asynchrone Stimulation könnte zum einen auf die verschiedenen Arten taktiler Reize zurückzuführen sein (vibro-taktil vs. Druckreiz, siehe z. B. Schürmann et al. 2006). Zum anderen könnte der Ort der taktilen Stimulation dabei eine Rolle spielen. Denn die Zeit, die ein Signal, welches durch einen Berührungszreiz ausgelöst wurde, benötigt um bis zum sensorischen Kortex zu gelangen, ist vom Ort der Stimulation abhängig: vom Finger braucht es länger zum Gehirn als von einer Region im Gesicht (Bergenheim et al., 1996). Ferner wird angenommen, dass Körperteile, die man nicht vom Körper weg strecken kann (wie z. B. das Gesicht), größere Aufmerksamkeit einfordern (Menning et al., 2005). Daher kann man annehmen, dass kurze Signalübertragungszeiten und zusätzliche Aufmerksamkeitsressourcen einen Erklärungsansatz für den Unterschied bei asynchroner Präsentation liefern könnten. Demzufolge sollten zukünftige Studien untersuchen, inwieweit der Ort einer taktilen Co-Stimulation MSI beeinflusst (siehe auch Fu et al. 2003).

Zusätzlich könnte der relativ kurze Abstand zwischen dem Ende des Schallreizes und dem Anfang des Druckreizes (Interstimulus Intervall (ISI) = 150 ms) ein Grund dafür gewesen sein, dass auch die asynchrone bimodale Stimulation in diesem Experiment zu einer Verbesserung der Detektionsleistung geführt hat. Daher soll in einem weiterführenden Experiment zur Wahrnehmung der Gleichzeitigkeit (SJ) von auditorischen und taktilen Stimuli (siehe Abschnitt 14) untersucht werden, inwieweit Versuchspersonen audio-taktile Stimuli als synchron wahrnehmen, obwohl diese mit einem Zeitversatz präsentiert werden.

Im Gegensatz zu den lateralisierten Ergebnissen der Detektionsrate und Sensitivität zeigte sich für die Reaktionszeiten ein anderes Bild. Zum einen unterschieden sich die Ergebnisse für beide Seiten nicht, zum anderen konnten Unterschiede zwischen synchroner und asynchroner

bimodaler Stimulation gefunden werden. Sowohl in Bezug auf die Detektionsrate als auch auf den d' waren die Versuchspersonen in den bimodalen Bedingungen besser als in der auditorischen Bedingung (linke Seite). Betrachtet man die Reaktionszeiten findet sich nur bei der synchronen audio-taktilen Bedingung eine Verbesserung gegenüber der auditorischen, wohingegen die Versuchspersonen keinen Vorteil aus der asynchronen Stimulation zogen. Bei einer Untersuchung audio-visueller Integration fanden Noesselt et al. (2010) ebenfalls einen Unterschied zwischen den Ergebnissen von Detektionsleistung, Sensitivität und Reaktionszeiten. Während sich bei ihnen die Trefferrate und die Sensitivität für audio-visuelle Stimuli im Gegensatz zu unimodalen visuellen verbesserten, war bei den Reaktionszeiten kein Unterschied zwischen den Bedingungen feststellbar. Dies könnte auf einen grundlegenden Unterschied in der Verarbeitung der Parameter und möglicherweise auf zwei unabhängige Mechanismen bei der Integration hindeuten.

12 Experiment 3 – fMRT

12.1 Einleitung

Die neuronalen Korrelate des multisensorischen Effekts, welcher in den zwei Verhaltensstudien gefundenen wurde, nun anschließend mit Hilfe der funktionellen MRT analysiert werden. Bisher gibt es nur wenige bildgebende Humanstudien, die sich mit audio-taktile Interaktion beschäftigen haben (Foxy et al., 2002; Schürmann et al., 2006). In beiden Studien konnten Co-Aktivierungen für vibro-taktile und auditorische Stimuli im STG (genauer im sekundären Kortex) gefunden werden. Zudem untersuchten Schürmann et al. (2006) audio-taktile Interaktion auch mit taktilen Druckreizen und fanden ebenfalls Überlappungen in der Aktivierung im sekundären auditorischen Kortex (Teil des Planum Temporale). Auch in einer fMRT-Studie am Makaken (Kayser et al., 2005) wurde der sekundäre auditorische Kortex (CM) als Ort der audio-taktilen Integration identifiziert. Eine neuere Studie (Lakatos et al., 2007) am Makaken weist allerdings auch auf die Möglichkeit hin, dass audio-taktile Interaktion schon in A1 stattfinden könnte. Dass in keiner der fMRT-Studien eine Co-Aktivierung in A1 gefunden werden konnte, könnte darauf zurückgeführt werden, dass die Versuchspersonen der Stimulation zum einen nur passiv folgen mussten (bzw. anästhesierte Tiere). Zum anderen wurden in den Humanstudien zur Erstellung der Überlappungsregion die beiden unimodalen Bedingungen verwendet, anstatt einer bimodalen Bedingung. Daher wurde in dieser Studie darauf geachtet, dass die Versuchspersonen aktiv einen akustischen Reiz detektieren mussten und neben unimodalen auch bimodale Reize dargeboten wurden. Bei der Auswertung der Daten wurden zudem die Verhaltensparameter mit in die Analyse der fMRT-Daten einbezogen.

Eine Region, die oft mit audio-visueller und visuo-taktile Interaktion bzw. Integration in Zusammenhang gebracht wird, ist der STS (Beauchamp et al., 2004a; Noesselt et al., 2010; Werner and Noppeney, 2010b). Beauchamp et al. (2008) zeigten in einer fMRT-Studie, dass es im STS einen Bereich gibt, in dem sich Aktivierungen für visuelle, auditorische und taktile

Stimulation überlappen. Der STS wird auch als Konvergenzzone beschrieben und daher als Ort für multisensorische Verarbeitung angesehen, da er zwischen den sensorisch-spezifischen Regionen lokalisiert ist (Wallace et al., 2004; siehe auch Ghazanfar und Schroeder, 2006). Folglich stellt sich die Frage, ob er auch bei der audio-taktilen Interaktion eine entscheidende Rolle spielt. In dem vorherigen Experiment konnten im Verhalten keine Unterschiede zwischen der synchronen und asynchronen audio-taktilen Bedingung, bezüglich Trefferrate und Sensitivität, gefunden werden, aber bezüglich der Reaktionszeiten. Außerdem unterschieden sich Trefferrate und Sensitivität je nach Seiten der Stimuluspräsentation (Lateralisierung). Diese Umstände und die Frage nach der Gültigkeit der Superadditivität auf Populationsebene soll hier weiterführend untersucht werden.

Um die neuronalen Grundlagen audio-taktile Interaktionsmechanismen genauer zu untersuchen, wurden einerseits zusätzlich die Verhaltensparameter in die statistische MR-Datenanalysen aufgenommen. Andererseits wurden neben unimodalen auditorischen und taktilen Bedingungen auch audio-taktile Bedingungen abgemessen.

12.2 Methoden

12.2.1 Versuchspersonen

Es wurden 23 Versuchspersonen gemessen (11 weiblich; Altersspanne: 19 – 30, zwei Linkshänder). Zwei Versuchspersonen (weiblich) mussten ausgeschlossen werden, da sie nur 5 von 6 Durchgängen absolvierten und eine weitere Versuchsperson (männlich) konnte wegen zu großen Bewegungen (> 5 mm) nicht in die Auswertung der fMRT-Daten einfließen. Daher wurden die Daten von nur 20 Versuchspersonen mit SPM ausgewertet. Die Verhaltensdaten aller 23 Versuchspersonen wurden analysiert.

12.2.2 Versuchsdesign, Stimuli, Versuchsaufbau und Aufgabe

Das Versuchsdesign glich dem der vorhergehenden Verhaltensstudie (neun Experimentalbedingungen (siehe Abbildung Design und Versuchsablauf), alle räumlich-kongruent dargeboten). Ebenso war die Aufgabe der Versuchspersonen die gleiche wie in Experiment 1 und 2 (siehe Abschnitt 10 und 11).

Auch die physikalischen Eigenschaften der auditorischen, taktilen und visuellen Stimuli änderten sich nicht. Es wurde der gleiche taktile Stimulator verwendet wie in Experiment 2 (MR-tauglich, 4-D Neuroimaging, San Diego, USA). Die Lautsprecher zur Präsentation des weißen Rauschens wurden in Kopfhöhe an der MRT-Scanner-Röhre angebracht, damit sich der Stimulationsort der taktilen Reize in einem geringen Abstand zu den Lautsprechern befindet.

Die zusätzlichen visuellen Antwort-Stimuli wurden über ein Spiegelsystem auf den am Scanner-Bett angebrachten Bildschirm projiziert.

12.2.3 fMRT-Akquisition und Auswertung

Alle fMRT-Daten wurden in einem Siemens TRIO 3 Tesla MR Scanner (Siemens, Erlangen, Deutschland) aufgenommen. Dieser war mit einer Acht-Kanal-Ganzkopfspule ausgestattet. Aufgrund der hohen Lautstärke bei funktionellen MRT-Aufnahmen wurde ein so genanntes *rapid-sparse-sampling* Protokoll (Noesselt et al., 2007) für die Messung genutzt. Bei diesem wird eine Puls-Sequenz in längeren definierten Abständen gesendet, sodass eine geräuscharme Pause entsteht, sodass die Versuchspersonen auditorische Reize besser hören können. Dies ist vor allem wichtig, wenn die Töne wie in diesem Experiment als Raumschall und nicht über Kopfhörer dargeboten werden. Dieses Verfahren wurde schon in vielen Studien erfolgreich angewendet (siehe auch Bonath et al., 2007, 2013; Noesselt et al., 2007, 2010; Tyll et al., 2013).

Ebenso wie in den vorherigen Experimenten wurde vor dem Experiment eine Hörschwellenmessung durchgeführt, um ein Versuchspersonen-spezifisches dB-Level zu ermitteln, bei dem der Ton mit ca. 75%iger Wahrscheinlichkeit erkannt wurde. Darauf folgte ein

so genannter Lokalisierungsdurchgang (Lokalizer). Dieser dient der Ermittlung auditorischer und taktiler Areale. Hierbei werden der Versuchsperson blockweise überschwellige Reize einer Sinnesmodalität präsentiert. Der Lokalizer-Durchgang bestand aus 16 Blöcken. Jeder Block war 32 s lang, davon wurde in den ersten 20 s der Stimulus präsentiert, in den letzten 12 s wurde nur das Fixationskreuz gezeigt. Jede der vier Bedingungen (Sound links/rechts, Touch links/rechts) wurde in 4 Blöcken dargeboten. Die Reihenfolge der Blöcke war pseudo-randomisiert. Der Proband musste in diesem Durchgang nur das Fixationskreuz fixieren und die Stimulation aufmerksam verfolgen. Nach Aufnahme des Lokalizer-Durchgangs wurde das Hauptexperiment in einem ereigniskorrelierten Design abgemessen. Dieses bestand aus 6 Blöcken, wobei jeder Block aus 160 Durchgängen bestand: 10 audio-taktil synchron (AT_S), 10 audio-taktil asynchron (AT_{AS}), 20 auditorisch (A), 20 taktil (T), und 20 Baseline (N) pro Seite (links/rechts). Zum einen wurde darauf geachtet, dass die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von bimodalen, auditorischen, taktilen und Kontrollstimuli gleich häufig war. Zum anderen wurden die Bedingungen in einer optimierten randomisierten Abfolge dargeboten wurden, sodass eine starke Überlappung der BOLD-Antwort innerhalb einer Bedingungen vermieden wurde (Dale, 1999; Friston et al., 1999; Hinrichs et al., 2000). Die Stimuli wurden in einem mittleren ISI von 4000 ms (Spanne: 1600 - 6400 ms, Poisson-verteilt) präsentiert. Im Lokalizer-Durchgang wurden 131 Volumen gemessen; pro Experimentaldurchgang 123 Volumen. Es wurden jeweils 32 Schichten, welche den ganzen Kopf abdeckten, aufgenommen. Während der funktionellen Aufnahmen betrug die TR 4000 ms inklusive einer stillen Messpause von 2000 ms, die TE: 30 ms, die räumliche Auflösung: 3.5×3.5×4 mm, die FOV: 224×224 mm.

Die fMRT-Daten wurden mit SPM 5 (Wellcome Department of Cognitive Neurology, University College London, London, UK) ausgewertet. Die Vorverarbeitung der Daten erfolgte entsprechend dem allgemeinen Standardverfahren bestehen aus einer Korrektur für Bewegungsartefakte, einer Akquisitionszeitkorrektur, der Normalisierung des Datenraumes in

den stereotaktischen Standardraum mit Hilfe des MNI-Templates (Montreal Neurological Institute), und einer räumliche Glättung mit einem 6 mm Gauss-Kernel. Nach der Vorverarbeitung wurden die Daten im Rahmen des allgemeinen linearen Modells statistisch analysiert (Einzelprobandenebene). In das Modell flossen zusätzlich die folgenden Parameter mit ein: Zeitableitung, Dispersionsableitung und Bewegungsregressoren. Für jede Versuchsperson wurden Kontraste berechnet, welche die einzelnen Experimentalbedingungen widerspiegeln. Um zusätzliche Varianz aufzuklären, wurden die in der Bewegungskorrektur gewonnenen Parameter als Regressoren in die Auswertung miteinbezogen. Diese Kontraste wurden anschließend benutzt um über alle Versuchspersonen auf einer zweiten statistischen Ebene (Gruppenlevel) eine Varianzanalyse (*Random-Effects* ANOVA) durchzuführen.

Kontraste, die auf dem Gruppenlevel berechnet wurden, waren stets Differenzkontraste. Dadurch konnte gewährleistet werden, dass keine unerwünschte Effekte auftreten, wie sie zum Beispiel durch Tastendruck, Vibration des Scanners und Scanner-Geräusche verursacht werden können. Als eine zusätzliche Kovariate flossen in diese Analyse die Verhaltensdaten (je nach Bedingung Treffer oder korrekte Zurückweisung) jeder Versuchspersonen ein.

Zur Bestimmung von Kontrasten bei Experimenten mit multisensorischen Stimuli und deren Vergleich mit unisensorischen Stimuli gibt es verschiedene Ansätze. Um eine Region und die dort gefundene Aktivierung als multisensorisch zu deklarieren, können verschiedene Kriterien (Beauchamp, 2005a; Laurienti et al., 2005) angewendet werden: (1) das Kriterium der Superadditivität (Aktivierung durch multisensorische Stimuli muss größer sein als die Summe der Aktivierungen durch unisensorische Stimuli), (2) das Mittelwert-Kriterium (Aktivierung durch multisensorische Stimuli muss größer sein als der Mittelwert der Aktivierungen durch unisensorische Stimuli), (3) das Maximal-Kriterium (Aktivierung durch multisensorische Stimuli muss größer sein als das Maximum der Aktivierungen durch unisensorische Stimuli). Da beim fMRT die Aktivität von Neuronen-Populationen gemessen wird und diese nur zu einem gewissen

Anteil aus multisensorischen Neuronen bestehen, ist der Anspruch auf Superadditivität zu konservativ. Die beiden anderen Ansätze sind wesentlich liberaler. Beide haben sowohl Vor- als auch Nachteile (vergleiche Beauchamp, 2005a). Für die Auswertung des vorliegenden Datensatzes wurde sich zunächst für das Mittelwert-Kriterium entschieden.

Weiterführend wurde eine PPI-Analyse durchgeführt. Dabei handelt es sich um eine funktionelle Konnektivitätsanalyse, bei der fMRT- und Verhaltensdaten kombiniert werden. Entwickelt wurde dieses Verfahren von Friston et al. (1997). Das wesentliche Prinzip der PPI-Analyse besteht darin den Zeitverlauf in einer Ausgangsregion zu nutzen, welcher mit den relevanten Experimentalbedingungen gewichtet wird, um Änderungen im Zeitverlauf anderer Regionen vorherzusagen. Somit kann mit Hilfe der PPI-Analyse der Einfluss einer Bedingung auf die Interaktion zwischen einem Ausgangsareal und anderen Arealen ermittelt werden. Folglich dient diese Art der Konnektivitätsanalyse der Identifizierung funktioneller Verbindungen zwischen Arealen, welche den in den Verhaltensexperimenten gefundenen multisensorischen Effekt zeigen, und somit potenziell an der Verarbeitung audio-taktiler Stimuli beteiligt sind.

Für die PPI-Analyse wurden die vorverarbeiteten Daten einer neuen Analyse auf Einzelprobandenebene unterzogen. Die Startregion für die PPI wurde in einem relevanten Kontrast der ANOVA aus der Gruppenanalyse bestimmt. In diesem Kontrast wurde eine bestimmte Region von Interesse (Region Of Interest = ROI) gewählt und die Koordinate mit dem maximalen T-Wert als Startpunkt genutzt. Für jede Versuchsperson wurden aus jedem Durchgang des Hauptexperimentes die Zeitreihen innerhalb einer Kugel (Durchmesser: 4 mm) extrahiert, deren Mittelpunkt die vorher definierte Koordinate war. Die Zeitreihe diente als zusätzlicher Regressor in einer neuen Analyse auf Einzelprobandenebene. Im Anschluss wurde für die PPI ein Voxel-basierter t-Test in der Gruppenanalyse gerechnet (Noesselt et al., 2007).

Zur korrekten anatomischen Bestimmung von auditorischen, somatosensorischen und anderen kortikalen Regionen wurde die Matlab-basierte *Anatomy-Toolbox* für SPM (Eickhoff et al., 2007)

benutzt, zur genauen Bestimmung von subkortikalen Regionen kam die Software *Talairach daemon* (Lancaster et al., 1997, 2000) zum Einsatz. Ein Grund für die Benutzung der *Anatomy-Toolbox* ist, dass bei ihrer Entwicklung und somit der Benennung der Regionen auf zu der Zeit neustes Wissen zurückgegriffen wurde. Daher wurden unter anderem auch die auditorischen Regionen nicht nur nach den Brodmann Arealen unterteilt, sondern in weitere Subeinheiten. So kartierten Morosan et al. (2001) den auditorischen Kortex neu und zeigten, dass die BA 41 aus mindestens drei Untereinheiten besteht: Te1.0, Te1.1 und Te1.2. Rademacher et al. (2001, 2002) nutzten dieses Wissen anschließend um eine Karte für MRT-Untersuchungen zu erstellen, welche ebenso wie das MNI-Gehirn viele Versuchspersonen zur Grundlage hat (probabilistische Karten).

12.3 Ergebnisse

12.3.1 Verhalten

Wie in Abbildung 13 zu sehen, fand sich in diesem Experiment ein ähnliches Resultat wie in Experiment 1 (Gruppe 2) und Experiment 2. Eine 3-faktorielle ANOVA mit Messwiederholung mit den Innersubjektfaktoren Sound (vorhanden/nicht vorhanden), Touch (vorhanden/nicht vorhanden) und Seite (links/rechts) zeigte die folgenden Ergebnisse: Der Haupteffekt für den Faktor Sound, $F(1, 22) = 23.8, p < .001$, und der Interaktionseffekt zwischen Sound und Seite, $F(1, 22) = 4.5, p < .05$, wurden signifikant. Der dreifach Interaktionseffekt zwischen Sound, Touch und Seite, $F(1, 22) = 3.3, p = .081$, zeigte eine Tendenz zur Signifikanz. Anschließende *Post-hoc* t-Tests ergaben, dass bimodale synchrone Stimuli auf der linken Seite tendenziell häufiger detektiert wurden als unisensorische auditorische Stimuli, $AT_S L > AL: t(22) = 1.3, p < .1$. Asynchrone bimodale Stimuli wurden auf der linken Seite signifikant häufiger detektiert als unimodale, $AT_{AS} L > AL: t(22) = 1.7, p < .05$, auf der rechten Seite war dies umgekehrt, $AT_{AS} R > AR: t(22) = -3.7, p < .001$. Zudem wurden Durchgänge ohne Sound, aber mit taktilem Reiz, signifikant häufiger korrekt zurückgewiesen als solche ohne einen taktilen Reiz (Baseline),

TL > NL: $t(22) = 2.2, p < .02$; TR > NR: $t(22) = 3.6, p < .001$. Für die Parameter d' und c fanden sich ebenfalls ähnliche Ergebnisse wie in Experiment 2, allerdings wurde für d' der Interaktionseffekt in der ANOVA nicht signifikant (siehe Anhang C Tabellen 23 und 24). Zudem glichen die multisensorischen Effekte der Reaktionszeiten, welche bilateral symmetrisch waren (siehe Anhang C Abbildung 30 und Tabellen 25 und 26 für statistische Kennwerte der ANOVA und t-Tests), denen aus Experiment 2.

12.3.2 Bildgebende Daten

12.3.2.1 Ergebnisse der funktionellen Lokaliser

Als erstes sollten Regionen identifiziert werden, in denen vor allem auditorische bzw. taktile Reize verarbeitet werden. Zudem sollten auch so genannte „Überlappungsgebiete“ ausgemacht werden, die sowohl bei auditorischen als auch bei taktilen Stimulationen Aktivierungen zeigen.

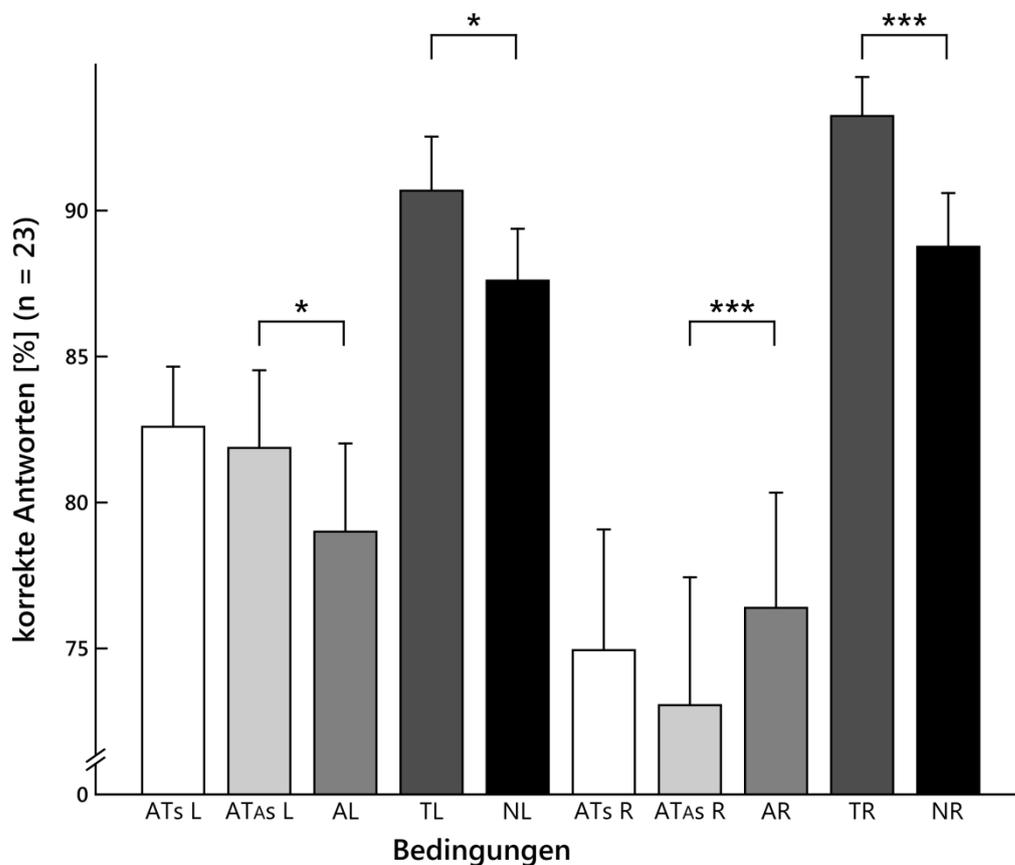


Abbildung 13. Verhaltensergebnisse Experiment 3: Prozentualer Anteil an korrekten Antworten (\pm SEM) für alle Bedingungen ($n = 23$). * $p < .05$, *** $p < .001$.

Diese sind potenzielle multisensorische Areale. Dazu wurden die funktionellen Lokalisierungsdurchgänge, in denen den Versuchspersonen unisensorische Stimuli präsentiert wurden, in SPM 5 mit einer Schwelle von $p < .05$ (FDR-korrigiert) und einer Mindest-Cluster-Voxel-Anzahl von $k > 500$ ausgewertet.

Die auditorischen Reize aktivierten wie erwartet den auditorischen Kortex (BA 41 und 42). Aktivierungen für die somatosensorischen Reize fanden sich im primären (BA 1, 2 und v. a. 3) und sekundären somatosensorischen Kortex (BA 40 und v. a. 43), sowie in frontalen Arealen (BA 6 und 44), der Insula (parietales Operkulum), dem posterioren STS (pSTS) und dem zentralen Thalamus ($k > 10$). Als nächstes wurden Kontraste zwischen den sensorischen Bedingungen gebildet, um Regionen zu finden, welche für die eine sensorische Modalität eine höhere Aktivierung zeigten als für die andere; dabei wurde auch auf Seitenunterschiede geachtet, da in den Verhaltensergebnissen Lateralisationseffekte gefunden wurden (Sound Links vs. Touch Links, Sound Rechts vs. Touch Rechts; für $p < .05$, FDR-korrigiert). Unterschiede zwischen den Bedingungen wurden vor allem in sensorisch-spezifischen Regionen gefunden (siehe Tabelle 3). Potenzielle multisensorischen Gebiete, in denen sich Aktivierungen für die beiden sensorischen Stimuli überlappen, konnten beidseitig im pSTS, der Insula (dysgranuläre Insula – Id1, granuläre Insula – Ig2) und im rechten präzentralen Gyrus (BA 6) gefunden werden.

Tabelle 3. Lokale Maxima für die Bedingungen Sound vs. Touch, welche den funktionellen Lokalisierungsdurchgängen entnommen wurden, die unabhängig vom Hauptexperiment waren. Angegeben sind die MNI-Koordinaten (x y z in mm), T - und p -Werte für die lokalen Maxima, sowie die Größe des umgebenden Clusters ($p < .05$, FDR-korrigiert; $k \geq 500$; wenn nicht anders berichtet). # $k \geq 150$. % = Prozentualer Anteil der Aktivierung, welche einer bestimmten Region zugeordnet wurde (Eickhoff et al., 2007).

Maske	Regionen	x	y	z	Cluster-Größe	Peak- T	p
SL > TL	Rechter superiorer temporaler Gyrus	58	-30	6	1093	4.56	.001
	Rechter superiorer temporaler Gyrus (Te 1.1 80 %)	42	-28	12		4.25	.001
	Linker superiorer temporaler Gyrus	-44	-34	8	1220	7.40	.001
	Linker Nucleus Caudatus	-20	4	22		5.43	.001
SR > TR	Rechter superiorer temporaler Gyrus	42	-30	12	771	7.48	.001
	Linker superiorer temporaler Gyrus	-42	-36	10	1093	7.20	.001
	Linker superiorer temporaler Gyrus (TE 1.1 70 %)	-36	-32	14		7.17	.001
	Linker superiorer okzipitaler/Parietaler Gyrus	-20	-70	26	11624	5.84	.001

TL > SL	Rechter postzentraler Gyrus (BA 1 70%) – S1	58	-14	38	3851	9.57	.001
	Rechter Supramarginaler Gyrus	60	-26	24		8.01	.001
	Rechte Insula	42	-4	-2		7.35	.001
	Rechter medialer temporaler Gyrus #	54	-60	0	158	4.21	.002
	Linker Supramarginaler Gyrus	-58	-28	26	1174	7.23	.001
	Linker postzentraler Gyrus – S1	-60	-18	30		7.05	.001
	Linke Insula	-38	-4	-4	678	6.28	.001
	Linker präzentraler Gyrus (BA 6 70 %)	-58	4	32		5.64	.001
TR > SR	Rechter Supramarginaler Gyrus	58	-26	26	2667	7.96	.001
	Rechte Insula	42	-4	-8		7.87	.001
	Linke Insula	-40	-2	-2	4162	9.28	.001
	Linker Supramarginaler Gyrus	-56	-28	22		8.93	.001
	Linker postzentraler Gyrus – S1	-60	-18	30		8.00	.001

Die so erhaltenen räumlich-definierten Aktivierungen dienten in den folgenden Auswertungsschritten als Masken (auditorisch, somatosensorisch, multisensorisch; hier andere statistische Werte, $p < .05$ uncorr.). Die Analyse der Lokalizier-Durchgänge und somit die Auswahl der Regionen ist unabhängig von der Analyse des Hauptexperimentes (Kriegeskorte et al., 2009).

12.3.2.2 Effekte taktiler Stimulation auf regionsspezifische fMRT-Signale

Im Folgenden werden Aktivierungen aus maßgeblichen Kontrasten im Hauptexperiment beschrieben. Dabei wird vor allem auf Aktivierungen eingegangen, die für die Beantwortung der Fragestellung von Relevanz sind. Auf Grund der Ergebnisse aus dem Verhaltensteil dieses Experiments und der Experimente 1 und 2 waren die vergleichenden Kontraste zwischen multisensorischen und unisensorischen Stimulationen von besonderer Bedeutung. Alle Kontraste wurden FDR korrigiert bei einer Schwelle von $p < .05$. Der primäre Fokus lag dabei immer beim Vergleichen der Daten, die durch Stimulation auf der linken Seite erhalten wurden. Gleichwohl wurden die Daten der rechten Seite verglichen, da für den Verhaltensparameter Reaktionszeit auch für rechtsseitige Stimulation ein Effekt gefunden wurde. Dadurch kann überprüft werden,

ob Aktivierungen eher den Detektionsleistungs- oder den Reaktionszeitverbesserungen zuzuschreiben sind.

In der Analyse dieses Datensatzes wurde das Mittelwert-Kriterium angewendet (siehe Methoden).

Bei der Auswertung wurde sich vor allem auf die folgenden Kontraste konzentriert:

[synchrone multisensorische Stimulation > Mittelwert der unisensorischen Simulationen],

[asynchrone multisensorische Stimulation > Mittelwert der unisensorischen Simulationen],

[synchrone multisensorische Stimulation versus asynchrone multisensorische Stimulation].

Zuerst soll auf den Kontrast linksseitige synchrone bimodale Stimulation ($AT_S L$) > Mittelwert der auditorischen und taktilen Stimulation [MW (AL+TL)] eingegangen werden. Es konnte innerhalb der auditorischen Maske [AL > TL] eine erhöhte BOLD-Antwort für die multisensorische Stimulation bilateral im sekundären auditorischen Kortex (PT: kontralateral: [x = 58, y = -32, z = 12], t = 5.1; ipsilateral: [x = -54, y = -32, z = 8], t = 5.5) und im rechten, kontralateralen primären auditorischen Kortex (A1/Te 1.0; [x = 44, y = -22, z = 8]; t = 4.8; siehe Abb. 14) gefunden werden. Die dazu gehörigen Beta-Werte, welche proportional zum Prozentsignalwechsel sind, sind für die beiden Regionen A1 (rechte Hemisphäre) und PT (rechte Hemisphäre) in Abbildung 14 dargestellt. Außerdem wurde jeweils eine 3-faktorielle ANOVA mit Messwiederholung für die Beta-Werte beider Areale gerechnet. In A1 wurde der Haupteffekt für den Faktor Sound, $F(1, 19) = 9.4$, $p < .01$, und Touch, $F(1, 19) = 8.4$, $p < .01$, signifikant, ebenso der Interaktionseffekt der beiden Faktoren Seite und Touch, $F(1, 19) = 5.1$, $p < .05$, und der Dreifach-Interaktionseffekt zwischen Sound, Touch und Seite, $F(1, 19) = 4.6$, $p < .05$. Anschließend, *post-hoc* T-Tests ergaben, dass die Werte für die synchrone bimodale Bedingung signifikant höher waren als für alle anderen Bedingungen auf der linken Seite, $AT_S L > AT_{AS} L$: $t(19) = 2.5$, $p < .05$; $AT_S L > AL$: $t(19) = 4.1$, $p < .001$; $AT_S L > TL$: $t(19) = 4.5$, $p < .001$. Des Weiteren waren die Werte für die asynchrone bimodale Bedingung signifikant höher als für die taktile Bedingung, $AT_{AS} L > TL$: $t(19) = 1.7$, $p < .05$. Außerdem wurde

untersucht, ob ein super-additiver (nicht-linearer) Effekt in A1 zu finden ist. Die Beta-Werte für die synchrone bimodale Stimulation waren signifikant größer als die der Summe der auditorischen und taktilen Stimulation, $AT_5 L > \text{Summe (AL+TL)}$: $t(19) = 2.2$, $p < .05$. Somit kann von einem super-additiven Effekt bei synchroner bimodaler Stimulation ausgegangen werden. Dieses Ergebnis konnte weder für linksseitige asynchrone bimodale Stimulation festgestellt werden, noch für bimodale Stimulation auf der rechten Seite. Neben Aktivierungen in auditorischen Regionen wurden höhere BOLD-Signale auch in primären/sekundären somatosensorischen und multisensorischen Arealen gefunden (siehe Tabelle 4).

Tabelle 4. Lokale Maxima für den Kontrast $[AT_5 L > MW (AL + TL)]$. Angegeben sind die MNI-Koordinaten (x y z in mm), T - und p -Werte für die lokalen Maxima, sowie die Größe des umgebenden Clusters innerhalb auditorischer (SL > TL), taktiler (TL > SL) und multisensorischer (SL \cap TL) Regionen, welche mit Hilfe der unabhängigen funktionellen Lokalizier identifiziert wurden ($p < .05$, FDR-korrigiert; $k \geq 20$; wenn nicht anders berichtet). # $k \geq 10$. % = Prozentualer Anteil der Aktivierung, welche einer bestimmten Region zugeordnet wurde (Eickhoff et al., 2007).

Maske	Regionen	x	y	z	Cluster-Größe	Peak- T	p
		mm					
SL > TL	Rechter superiorer temporaler Gyrus	58	-30	12	232	5.09	.001
	Rechter Heschl Gyrus (Te 1.0/1.1 70 %) – A1	44	-22	8		4.77	.002
	Linker medialer temporaler Gyrus	-54	-32	8	501	5.50	.001
	Linker superiorer temporaler Gyrus	-56	-22	4		4.81	.002
TL > SL	Rechter Supramarginaler Gyrus	52	-32	24	1538	6.05	.001
	Rechter superiorer temporaler Gyrus	58	-34	18		5.82	.001
	Rechter inferiorer frontaler Gyrus	48	36	4	88	4.12	.008
	Rechter medialer frontaler Gyrus	50	44	4		3.47	.026
	Rechter präzentraler Gyrus (BA 6 50%)	42	-10	52	28	3.96	.010
	Rechter Thalamus (VLN) #	12	-14	10	11	3.84	.013
	Linker superiorer temporaler Gyrus #	-66	-36	22	16	3.97	.010
	Linker medialer temporaler Gyrus	-40	-62	12	57	4.32	.005
	Linker superiorer temporaler Gyrus	-58	-16	12	65	4.21	.007
	Linke Insula	-38	-6	2	20	3.58	.021
SL \cap TL	Rechter superiorer temporaler Gyrus	52	-34	22	660	5.96	.001
	Rechtes parietales Operkulum (OP4 60%) – S2	64	-12	12		5.81	.001
	Rechte Insula (Ig2 30%)	42	-18	8		5.04	.001
	Linker superiorer temporaler Gyrus	-56	-32	10	463	5.49	.001

Im nächsten Schritt wurde getestet, inwiefern sich die Verhaltenseffekte für die asynchrone bimodale Stimulation in den BOLD-Signalen widerspiegeln. Dazu wurde der Kontrast asynchrone

bimodale Stimulation $[AT_{AS} L] >$ Mittelwert der unisensorischen Stimulationen $[MW (AL+TL)]$ berechnet. Der Vergleich zeigt ein ähnliches Ergebnis wie für den Vergleich mit der synchronen Stimulation (siehe Abb. 14 und Tab. 5), allerdings mit einer wichtigen Ausnahme: In den auditorischen Regionen wurde nur im PT $[x = 58, y = -32, z = 12]$, $p < .01$, eine erhöhte Aktivierung gefunden, nicht in A1. Die Beta-Werte aus der Region PT (siehe Abb. 14) wurden ebenfalls einer 3-faktoriellen ANOVA mit Messwiederholung unterzogen. Signifikante Haupteffekte zeigten sich für den Faktor Sound, $F(1, 19) = 27.7$, $p < .001$ und Touch, $F(1, 19) = 16.6$, $p < .001$, signifikante Interaktionseffekte zwischen Sound und Touch, $F(1, 19) = 7.2$, $p < .05$, sowie Touch und Seite, $F(1, 19) = 8.8$, $p < .01$. Weitere *Post hoc* t-Tests ergaben, dass die Werte der Beta-Werte für die bimodalen Bedingungen signifikant höher waren als für die unisensorischen Bedingungen, $AT_S L > AL$: $t(19) = 3.7$, $p < .001$; $AT_S L > TL$: $t(19) = 3.6$, $p < .01$; $AT_{AS} L > AL$: $t(19) = 2.6$, $p < .05$; $AT_{AS} L > TL$: $t(19) = 2.5$, $p < .05$. Die bimodalen Bedingungen unterschieden sich nicht, $AT_S L > AT_{AS} L$: $t(19) = 1.1$, $p > .14$. Zudem war kein Superadditivitäts-Effekt in dieser Region zu finden.

Tabelle 5. Lokale Maxima für den Kontrast $[AT_{AS} L > MW (AL + TL)]$. Angegeben sind die MNI-Koordinaten (x y z in mm), T- und p-Werte für die lokalen Maxima, sowie die Größe des umgebenden Clusters innerhalb auditorischer (SL > TL), taktiler (TL > SL) und multisensorischer (SL \cap TL) Regionen, welche mit Hilfe der unabhängigen funktionellen Lokalizer identifiziert wurden ($p < .05$, FDR-korrigiert; $k \geq 10$; wenn nicht anders berichtet). # $k \geq 5$. % = Prozentualer Anteil der Aktivierung, welche einer bestimmten Region zugeordnet wurde (Eickhoff et al., 2007).

Maske	Regionen	x	y	z	Cluster-Größe	Peak-T	p
SL > TL	Rechter superiorer temporaler Gyrus #	58	-30	12	7	4.34	.015
TL > SL	Rechter Supramarginaler Gyrus	60	-24	36	10	4.42	.016
	Rechter parietales Operkulum (OP1 30 %) – S2	52	-22	22	14	4.17	.022
	Rechte Insula	42	-2	-2	14	4.42	.013
SL \cap TL	Rechter superiorer temporaler Gyrus	58	-34	18	213	4.77	.003
	Rechtes parietales Operkulum (OP1 70 %) – S2	64	-18	16		5.37	.004

Als nächstes werden die Ergebnisse für den Kontrast rechtsseitige synchrone bimodale Stimulation $(AT_S R) >$ Mittelwert der auditorischen und taktilen Stimulation $[MW (AR+TR)]$ beschrieben. Im Gegensatz zur linken Seite wurde für die synchrone bimodale Bedingung auf

der rechten Seite keine Detektionssteigerung im Verhalten gefunden, dafür aber eine Verbesserung in der Reaktionsschnelligkeit im Vergleich zu allen anderen Bedingungen. Daher sollte dieser Kontrast Aufschluss darüber geben, ob das BOLD-Signal eher die Detektionsleistung widerspiegelt (ausschließlich linksseitige multisensorische Verbesserung) oder die Änderung in den Reaktionszeiten (multisensorische Verbesserung auf der linken und rechten Seite). Für diesen Kontrast konnten keine Aktivierungen in auditorischen Regionen gefunden werden, weder bei FDR-korrigierten Werten ($p < .05$) noch bei unkorrigierten Werten ($p < .05$). Auch in somatosensorischen und multisensorischen Regionen wurden keine Aktivierungen sichtbar.

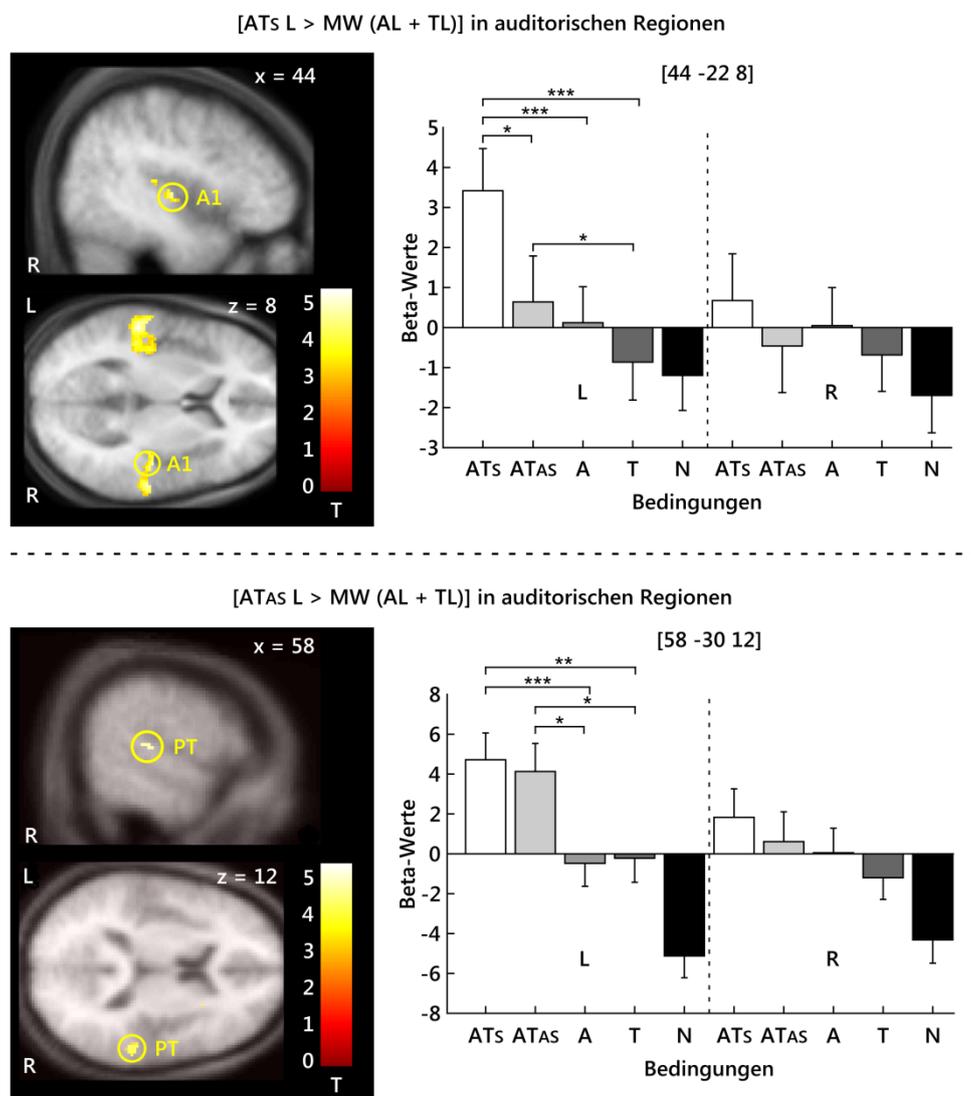


Abbildung 14. Aktivierungen im auditorischen Kortex bei audio-taktile Interaktion. Oben: Links) Erhöhte BOLD-Signale für den Kontrast [AT_s L > MW (AL+TL)] für A1 [x = 44, y = -24, z = 8]. Rechts) Beta-Werte (\pm SEM) aus A1 (entsprechen der prozentualen BOLD-Signal Änderung). Unten: Links) Erhöhte BOLD-Signale für den Kontrast [AT_{As} L > MW (AL+TL)] für PT [x = 44, y = -24, z = 8]. Rechts) Beta-Werte (\pm SEM) aus PT (adaptiert nach Hoefer et al., 2013).

Der Vollständigkeit halber wurde auch der Kontrast $[AT_{AS} R > MW (AR+TR)]$ berechnet, ergab aber ebenfalls keine signifikanten Aktivierungen ($p < .05$, FDR-korrigiert, $k > 20$).

Zusammengenommen deuten diese Daten darauf hin, dass der lateralisierte somatosensorisch-induzierte Gewinn in der auditorischen Detektionsleistung in Beziehung steht mit einem erhöhten BOLD-Signal in frühen auditorischen und taktilen sowie multisensorischen Regionen. Für die synchrone audio-taktile Stimulation kann dieser Anstieg bereits in A1 beobachtet werden. Zudem ist dieser Effekt superadditiv, das heißt das Signal der multisensorischen Stimulation übersteigt die Summe der Signale der beiden unisensorischen Stimulationen. Bei asynchroner audio-taktile Stimulation zeigt sich ein Anstieg nur in PT. Zudem ist das Signal zwar größer als das der höchsten unisensorischen Komponente (auditorischen Bedingung), aber nicht als die Summe der unisensorischen Signale. Abschließend soll noch einmal betont werden, dass die BOLD-Antworten eine Lateralisierung aufwiesen und somit den Verhaltensdaten der Detektionsleistung und nicht den Reaktionszeitänderungen ähneln.

12.3.2.3 Ergebnisse der effektiven Konnektivitätsanalyse (PPI)

Die beiden Regionen A1 und PT in der rechten Hemisphäre, welche eine signifikante Aktivierungserhöhung für die multisensorischen Bedingungen zeigten und deren BOLD-Signal somit am besten mit den Verhaltensdaten korrespondierte, wurden als Startpunkte für eine funktionelle Konnektivitätsanalyse genutzt (Friston et al., 1997). In beiden Fällen wurde eine Versuchspersonen-spezifische Kovariate in die Analyse mit einbezogen – der Verhaltensparameter für die Sensitivität (d'). Dadurch sollte getestet werden, ob eine möglicherweise bestehende Verbindung zwischen zwei Arealen mit dem Verhalten der Versuchspersonen co-variiert.

In dem Kontrast $[AT_5 L > AL]$ konnte eine erhöhte Konnektivität vom Startpunkt A1 mit dem STS, dem Supramarginalen Gyrus, dem Thalamus und S1 gefunden werden (siehe Abb. 15 und Tab. 6), welche sich proportional zur Sensitivität änderte (d' korreliert positiv mit Konnektivität).

PT war ebenfalls Startpunkt einer weiteren PPI-Analyse. Diese unterschied sich von der PPI-Analyse in A1 neben dem Startpunkt auch im gewählten Kontrast [AT_{AS} L > AL]. Die Ergebnisse zeigen ein sehr ähnliches Muster; auch PT ist mit dem STS, SMG, S1 und dem Thalamus verbunden (siehe Abb. 15 und Tab. 7).

Tabelle 6. PPI-Ergebnisse mit A1 als Ausgangsregion und dem d' als Kovariate. Angegeben sind die MNI-Koordinaten (x y z in mm), T - und p -Werte für die lokalen Maxima, sowie die Größe des umgebenden Clusters innerhalb auditorischer (SL > TL), taktiler (TL > SL) und multisensorischer (SL \cap TL) Regionen, welche mit Hilfe der unabhängigen funktionellen Lokalizier identifiziert wurden ($p < .05$, unkorrigiert; $k \geq 30$; wenn nicht anders berichtet). # $k \geq 10$. % = Prozentualer Anteil der Aktivierung, welche einer bestimmten Region zugeordnet wurde (Eickhoff et al., 2007).

Maske	Regionen	x	y	z	Cluster-Größe	Peak- T	p
SL > TL	Rechtes Cerebellum	20	-54	-18	88	3.69	.001
	Rechter Gyrus Lingualis	26	-54	-6		3.08	.003
	Linker medialer temporaler Gyrus	-52	-10	-10	50	3.89	.001
	Linker postzentraler Gyrus (BA 3b 50 %) – S1	-40	-24	54	50	3.85	.001
	Linker superiorer okzipital Gyrus	-24	-88	30	80	2.89	.005
	Linkes Cerebellum	-24	-48	-24	105	3.57	.001
TL > SL	Rechter medialer temporaler Gyrus	50	-50	4	36	2.93	.004
	Rechter Supramarginaler Gyrus	58	-32	34	53	2.31	.016
	Rechtes parietales Operkulum – S2	52	6	6	515	3.41	.002
	Rechter präzentraler Gyrus	58	2	18		3.35	.002
	Rechter postzentraler Gyrus – S1	64	-10	20		2.91	.005
	Rechter postzentraler Gyrus – S1	60	-14	46	39	2.42	.013
	Rechter präzentraler Gyrus (BA 6 80 %)	56	-8	50		2.12	.024
	Rechte Insula	38	12	-6	33	2.8	.006
	Rechtes Putamen	34	-16	0		2.2	.021
	Rechter Thalamus (VLN) #	12	-10	4	10	2.46	.012
	Linker postzentraler Gyrus – S1	-50	-20	28	199	3.88	.001
	Linker postzentraler Gyrus (BA 1 40 %) – S1	-60	-14	34		2.28	.011
	Linker Supramarginaler Gyrus	-52	-28	28		1.94	.026
	Linkes Parietales Operkulum – S2	-56	10	4	57	3.36	.002
	Linke Insula (OP3 50 %)	-38	-14	12	38	3.26	.002
Linkes Cerebellum	-14	-66	-24	33	2.97	.004	
SL \cap TL	Rechter medialer temporaler Gyrus/Sulcus	48	-50	6	33	3.14	.003
	Rechter superiorer temporalen Gyrus/Sulcus#	44	-12	-4	17	2.53	.010
	Linke Insula (Id1 60%)	-38	-14	-10	55	2.75	.007

12.3.3 Zusammenfassung der Ergebnisse

Abschließend lassen sich die Ergebnisse wie folgt zusammenfassen: Irrelevante taktile Stimuli verbessern die Wahrnehmungssensitivität für schwelennahe auditorische Reize. Sowohl wenn sie

zeitgleich präsentiert werden als auch bei einem sehr kleinen zeitlichen Versatz. Dieser Effekt trat jedoch nur auf der linken Seite auf, wurde aber durch die in diesem Experiment gewonnenen fMRT-Daten unterstützt. Die neuronale Basis umfasst bereits primäre und sekundäre auditorischen Areale. Wie die PPI-Analyse aufzeigen konnte, stehen sie in Verbindung mit somatosensorischen und multisensorischen Arealen. Zudem konnte durch die einbezogene Kovariate d' dargelegt werden, dass die Konnektivität zwischen den auditorischen und den anderen Gebieten mit dem individuellen Sensitivitätsmaß zusammenhängt.

Tabelle 7. PPI-Ergebnisse mit PT als Ausgangsregion und dem d' als Kovariate. Angegeben sind die MNI-Koordinaten (x y z in mm), T - und p -Werte für die lokalen Maxima, sowie die Größe des umgebenden Clusters innerhalb auditorischer (SL > TL), taktiler (TL > SL) und multisensorischer (SL \cap TL) Regionen, welche mit Hilfe der unabhängigen funktionellen Lokalizer identifiziert wurden ($p < .05$, unkorrigiert; $k \geq 50$; wenn nicht anders berichtet). # $k \geq 10$. % = Prozentualer Anteil der Aktivierung, welche einer bestimmten Region zugeordnet wurde, (Eickhoff et al., 2007).

Maske	Regionen	x	y	z	Cluster-Größe	Peak- T	p
		mm					
SL > TL	Rechter superiorer temporaler Gyrus	56	-18	-6	62	3.74	.001
	Rechter superiorer temporaler Gyrus	48	-24	6		2.38	.014
	Rechter medialer okzipitaler Gyrus	36	-76	22	262	3.57	.001
	Rechter superiorer okzipitaler Gyrus	26	-76	22		3.26	.002
	Rechter Precuneus	14	-44	48	51	2.28	.017
	Rechter Gyrus Fusiformis	28	-64	-12	223	3.98	.001
	Rechter Gyrus Lingualis	26	-50	-4		3.32	.002
	Rechter Hippocampus	26	-40	-2		2.44	.013
	Rechter Cuneus	12	-86	32	93	3.23	.002
	Linke Insula	-28	-30	14	83	3.32	.002
	Linkes parietales Operkulum – S2	-38	-34	18		2.66	.008
TL > SL	Rechter medialer temporaler Gyrus	58	-54	4	79	3.17	.003
	Rechter Supramarginaler Gyrus	64	-32	36	167	3.27	.002
	Rechter inferiorer parietaler Gyrus	62	-36	46		2.17	.022
	Rechter postzentraler Gyrus – S1	66	-10	18	239	3.91	.001
	Rechter präzentraler Gyrus	44	4	46	61	3.26	.002
	Rechte Insula	36	10	4	283	4.8	.001
	Rechtes parietales Operkulum – S2	56	6	10		4.45	.001
	Rechter Thalamus #	12	-18	10	14	2.45	.012
	Linker inferiorer frontaler Gyrus (BA 44 50 %)	-58	10	10	166	5.61	.001
	Linker temporaler Pol	-52	8	0		2.7	.007
	Linker präzentraler Gyrus (BA 6 40 %)	-56	2	26		2.45	.012
SL \cap TL	Rechter superiorer temporaler Gyrus/Sulcus #	62	-36	10	33	3.12	.003
	Rechter medialer temporaler Gyrus/Sulcus #	58	-56	4	34	2.49	.011
	Rechter postzentraler Gyrus (OP4 60 %)	66	-14	14	59	2.88	.005
	Rechter Supramarginaler Gyrus	60	-26	18		2.85	.005

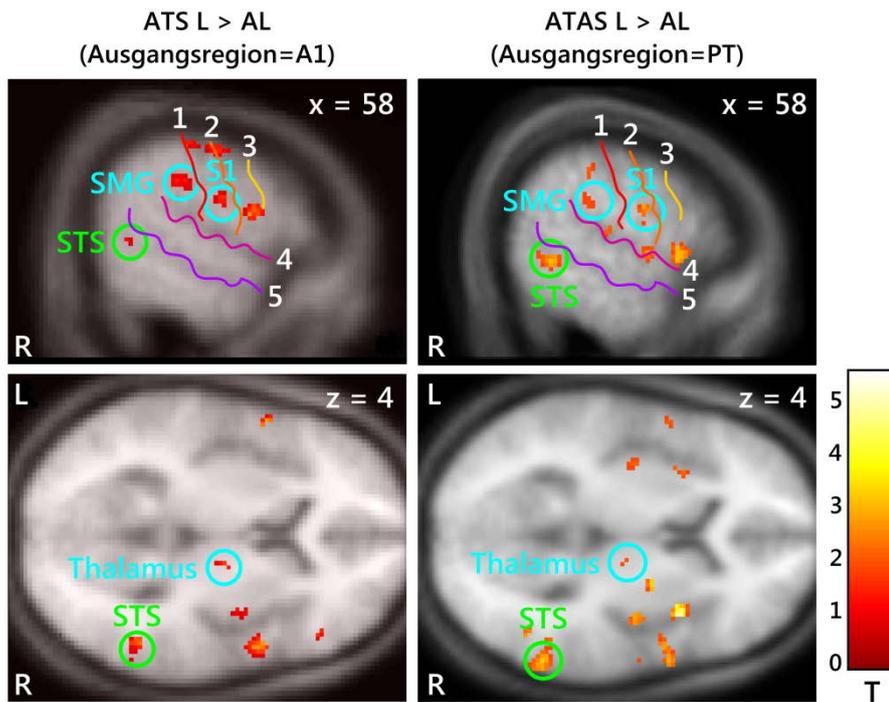


Abbildung 15. Kovariation der effektiven Konnektivität mit der versuchspersonenspezifischen perzeptuellen Sensitivität in somatosensorischen, multisensorischen und subkortikalen Regionen. Links: Effektive Konnektivität ausgehend von A1 im Kontrast $[AT_S L > AL]$. Rechts: Effektive Konnektivität ausgehend von PT im Kontrast $[AT_{AS} L > AL]$. rot (1) = postzentraler Sulcus, orange (2) = zentraler Sulcus, gelb (3) = präzentraler Sulcus, magenta (4) = lateraler Sulcus, lila (5) = superiorer temporaler Sulcus; cyan = somatosensorische Regionen, grün = multisensorische Regionen (adaptiert nach Hoefler et al., 2013).

12.4 Diskussion

12.4.1 Effekte taktiler Stimulation auf regionsspezifische fMRT-Signale

Das Ziel der vorliegenden Studie war es die neuronalen Korrelate des in Experiment 1 und 2 beschriebenen Verhaltenseffekts zu ermitteln – die Steigerung der auditorischen Detektionsleistung durch irrelevante taktile Reize. Bereits in A1 konnten entsprechende Aktivierungen ausgemacht werden. Diese waren für synchrone audio-taktile Stimulation signifikant höher als für unisensorische auditorische Stimulation, wenn die Reize auf der linken Seite präsentiert wurden. Bei asynchroner audio-taktile Stimulation konnte ein ähnliches Aktivierungsmuster im sekundären auditorischen Kortex gefunden werden. Das Aktivierungsmuster unterschied sich allerdings nicht nur im Ort der Aktivierung, sondern auch in der Höhe der Signalstärke. Bei synchroner audio-taktile Stimulation war das Maximum der

Aktivierung höher als die Summe beider unisensorischer Aktivierungen, was einen superadditiven (nicht-linearen) Effekt darstellt. Wohingegen in der asynchronen audio-taktilen Bedingung das Aktivierungslevel weder superadditiv noch additiv war, sondern nur den Maximalwert der unisensorischen Aktivierungen übertraf. Da die Versuchspersonen im Verhalten bei der asynchronen bimodalen Bedingung eine signifikant höhere Trefferrate als bei der unimodalen auditorischen Bedingung erzielten, steht dieses Ergebnis im Widerspruch zur Forschergruppe um Stein, welche annimmt, dass eine Verhaltenssteigerung vor allem dann eintritt, wenn auf der neuronalen Ebene superadditive Effekte gefunden werden (Stein et al., 1989; Stein and Meredith, 1990).

Im Gegensatz zu A1 zeigte PT erhöhte Aktivierungen bei synchroner und asynchroner bimodaler Stimulation. Die unterschiedlich ausgeprägten Antwortmuster in primären und sekundären auditorischen Arealen für synchrone und asynchrone audio-taktile Stimulation könnte durch die unterschiedlichen Antwortlatenzen der Regionen gegenüber Schallreizen erklärt werden. In Tierstudien konnte bereits belegt werden, dass die caudomediale (CM) Region im auditorischen Kortex der Makaken (entspricht möglicherweise ein Teilgebiet des menschlichen PT) sich durch längere Antwortlatenzen vom A1 unterscheidet (Recanzone et al., 2000). Daher könnte man schließen, dass auch im Menschen A2 ein breiteres zeitliches Fenster für auditorische Reize und modulatorische Einflüsse hat als A1. Zudem konnte im Makaken nachgewiesen werden, dass Neurone in den auditorischen Regionen CM und CL (caudolateral) bei Stimulation mit somatosensorischen Reizen reagieren (Schroeder et al., 2001; Fu et al., 2003; Kayser et al., 2005). Die Ergebnisse der Aktivierungen in PT sind mit den Resultaten der Tierstudien vereinbar. Sowohl für unimodal auditorische als auch für taktile Stimulation wurden in PT Aktivierungen gefunden, zudem unterschieden sich diese nicht-signifikant. Außerdem wird davon ausgegangen, dass die Antwort in den Regionen CM und CL durch eine Verbindung mit dem somatosensorischen

Kortex über den retroinsulären Kortex und die granuläre Insula (Hackett et al., 2007a) vermittelt wird.

Im Gegensatz zur linken Seite wurde für die synchrone bimodale Bedingung auf der rechten Seite keine Detektionssteigerung im Verhalten gefunden, dafür aber eine Verbesserung in der Reaktionsschnelligkeit im Vergleich zu allen anderen Bedingungen. Daher sollten die Ergebnisse aus dem Vergleich [AT₅R > MW (AR+TR)] Aufschluss darüber geben, ob das BOLD-Signal eher die Detektionsleistung widerspiegelt (ausschließlich linksseitige multisensorische Verbesserung) oder die Änderung in den Reaktionszeiten (multisensorische Verbesserung auf der linken und rechten Seite). Weder in auditorischen Regionen noch in somatosensorischen und multisensorischen Regionen wurden Aktivierungen sichtbar. Daher sprechen die Daten dafür, dass die BOLD-Modulation den Ergebnissen der Detektionsleistung gleicht. Zudem kann angenommen werden, dass der im Verhalten beobachtete Reaktionszeiteffekt nicht auf Ebene der primären auditorischen oder somatosensorischen Regionen entsteht.

In den untersuchten Kontrasten fanden sich erhöhte BOLD-Signale außer in den auditorischen Regionen auch in somatosensorischen Regionen (synchron: Insula, SMG, Thalamus (VLN); asynchron: Insula, SMG, parietales Operkulum; siehe Tab. 4 und 5). Anhand dieses Ergebnisses lässt sich folgern, dass die Verarbeitung bei bimodaler Stimulation sowohl durch die „modulierte“ auditorische Modalität als auch durch die „modulierende“ taktile Modalität verbessert wird. Keine gesteigerten BOLD-Signale wurden hingegen im STS, eines der anerkanntesten multisensorischen Areale, gefunden. Diese Region wurde wiederholt in Studien, bei denen den Versuchspersonen audio-visuelle oder visuo-taktile Stimuli dargeboten wurden, mit multisensorischer Integration in Verbindung gebracht (Schroeder und Foxe, 2002; Beauchamp et al., 2004; Noesselt et al., 2007, 2010; Sadaghiani et al., 2009; Werner und Noppeney, 2010a, 2010b; für eine Übersicht siehe Calvert und Thesen 2004; Ghazanfar und Schroeder 2006; Smiley und Falchier 2009). Beauchamp et al. (2008) fand erhöhte Aktivierungen für alle drei Modalitäten

Hören, Sehen und Fühlen in überlappenden Teilen des STS fand. Ihre Ergebnisse den STS betreffend unterschieden sich allerdings je nachdem, ob ein Stimulus passiv oder aktiv verarbeitet wurde. Sie stellten daraufhin die Annahme auf, dass Aktivierungen im STS eher die Verarbeitung sensorischer Reize widerspiegeln als die Performanz, die eine Versuchsperson bei einer bestimmten Aufgabe zeigt (siehe auch Werner und Noppeney, 2010b für widersprüchliche Daten). Sowohl die Daten als auch die Annahme von Beauchamp et al. (2008) stimmen mit den Daten dieser Studie überein. Im Lokalizier-Durchgang, in dem die Versuchspersonen keine Aufgabe hatten, konnten überlappende Aktivierungen für auditorische und taktile Stimulation gefunden werden. Im Hauptexperiment hingegen, bei dem die Versuchspersonen aktiv eine Detektionsaufgabe bewältigen mussten, war dies nicht der Fall.

12.4.2 Effektive Konnektivität

Basierend auf den Ergebnissen der lokal modulierten BOLD-Signale wurde eine funktionelle Konnektivitätsanalyse berechnet. Sowohl A1 als auch PT zeigten eine erhöhte Verbindungsstärke mit den folgenden Regionen in der rechten Hemisphäre: Insula, postzentraler Gyrus (S1), parietales Operkulum, (S2), STG, SMG, Thalamus (VLN). Maßgeblich ist dabei vor allem, dass sich diese Stärke dieser Verbindung mit der Leistung der Versuchspersonen veränderte, denn erst durch Einbeziehung des d' als Kovariate zeigte sich dieses Netzwerk auf.

In dem Kontrast [AT_S L > AL] konnte eine erhöhte Konnektivität vom Startpunkt A1 mit dem STS, dem SMG, dem Thalamus und S1 gefunden werden (siehe Abb. 15 und Tab. 6), welche sich entsprechend der Sensitivität änderte (d' korreliert positiv mit der Konnektivität). Diese Ergebnisse sprechen für die Annahme, dass eine erhöhte Detektionsrate schwellennaher auditorischer Stimuli bei einer irrelevanten taktilen Reizung auf eine erhöhte Konnektivität von A1 mit somatosensorischen und multisensorischen Arealen zurückzuführen ist. Folglich bilden sensorisch-spezifische auditorische Regionen mit subkortikalen, sensorisch-spezifischen taktilen und hetero-modalen Regionen ein Netzwerk, dessen funktionelle Verbindungsstärke sich in der

Versuchspersonen-spezifischen Wahrnehmungssensitivität widerspiegelt. Ähnliche Effekte bei audio-visueller Stimulation wurden bereits von Noppeney und Kollegen berichtet (Lewis und Noppeney, 2010; Werner und Noppeney, 2010b). Sie fanden einerseits einen rechts-hemisphärischen super-additiven Interaktionseffekt im primären auditorischen Kortex (Werner und Noppeney, 2010b), andererseits eine Abhängigkeit der BOLD-Antwort in STS und MT+ der rechten Hemisphäre vom versuchspersonen-spezifischen Benefit bei audio-visuellen Stimuli: je höher der Benefit, desto größer das BOLD-Signal (Lewis und Noppeney, 2010; Noesselt et al., 2010; Werner und Noppeney, 2010b).

In Tierstudien wurde ein potenzieller Mechanismus berichtet, der dem multisensorischen Interaktionseffekt in primären sensorischen Arealen zu Grunde liegen könnte. Bei diesem Mechanismus handelt es sich um modulatorische Einflüsse, welche durch den Input von Signalen einer sensorischen Modalität in den supra-granulären Schichten (1 - 3) des sensorischen Kortex einer Modalität bewirkt werden (Lakatos et al., 2007; Cappe et al., 2009). Daneben könnte der unspezifische Thalamus (Jones, 1998) eine Schlüsselrolle spielen, bedenkt man den zeitlichen Ablauf und das Profil der Kortex-Schichten bei multisensorischen Interaktionen in A1 (Schroeder and Foxe, 2002; Budinger et al., 2006; Lakatos et al., 2007). Übereinstimmend mit den Hypothesen und Erkenntnissen dieser Tierstudien berichteten Ro et al. (2007) in einer Patientenstudie von einem seltenen Fall audio-taktile Synästhesie, welche durch einen Infarkt im rechten VLN verursacht wurde. In dieser Studie konnten die Autoren zeigen, dass der Output des VLN nicht nur auf motorische Areale beschränkt ist, sondern efferente Bahnen auch in somatosensorische Regionen projizieren. Auf Grund dieser Entdeckung nehmen sie an, dass durch den Infarkt der Input aus somatosensorischen Regionen in den Thalamus reduziert wurde. Was wiederum dazu geführt haben könnte, dass es zu einer kurzzeitigen Demaskierung latenter multisensorischer Verbindungen zwischen auditorischen und somatosensorischen Regionen kam. In einer weiteren Studie konnten sie zeigen, dass aufgabenirrelevante auditorische Stimuli die

Sensitivität für schwelennahe taktile Reize erhöhen können (Ro et al., 2009). Sowohl die Vorgehensweise, als auch die Ergebnisse der Studie von Ro et al., entsprechen denen der hier vorgestellten Studien.

Abschließend lässt sich sagen, dass die audio-taktilen Interaktionsprozesse, die die Sensitivität bei auditorischer Wahrnehmung verbessern, durch erhöhte neuronale Signale in frühen auditorischen Regionen zum Ausdruck kommen und diese mit somatosensorischen, multisensorischen und thalamischen Regionen verbunden sind. Die Stärke dieser Verbindungen spiegelt sich im Sensitivitätsmaß d' wider. Daher kann vermutet werden, dass multisensorische Interaktionen die Wahrnehmung von schwelennahen Reizen erleichtern indem sie die Stimulusrepräsentation im auditorischen Kortex verbessern. Des Weiteren kann angenommen werden, dass audio-taktile Interaktionsprozesse durch hemisphärische Asymmetrien beeinflusst werden.

Welchen (modulatorischen) Einfluss diese Konnektivitäten möglicherweise haben, müssen andere Analyseverfahren wie z. B. DCM zeigen. Es soll kurz angemerkt werden, dass die Daten der vorliegenden Arbeit einer DCM-Analyse unterzogen wurde. Da das Design der Studie jedoch nicht optimal für diese Art der Analyse war, konnten keine schlüssigen Resultate erzielt werden. Konnektivitätsanalysen können generell helfen zu bestimmen, inwieweit multisensorische Interaktionsprozesse auf thalamischer, sensorisch-spezifischer oder heteromodaler Ebene stattfinden und ob Feedforward, Feedback oder laterale Stimulus-Verarbeitung bzw. die Modulation dieser Verarbeitung stattfindet. Zum jetzigen Zeitpunkt sprechen für jede der drei Alternativen die Ergebnisse mehrerer Studien: laterale Verbindungen (Falchier et al., 2002; Clavagnier et al., 2004; Cappe and Barone, 2005), subkortikale thalamische Einflüsse (Jones, 2001; Lakatos et al., 2007; Sherman, 2007), Feedback durch heteromodale Regionen wie dem pSTS (Noesselt et al., 2010; Werner and Noppeney, 2010a; Tyll et al., 2013).

13 Experiment 4 – EEG

13.1 Einleitung

In Experiment 1, 2 und 3 konnte zum einen auf Verhaltensebene gezeigt werden, dass aufgabenirrelevante taktile Reize die auditorische Detektionsleistung verbessern sowohl bei synchroner audio-taktile Präsentation als auch wenn der taktile Reize mit einem geringen Abstand (ISI = 150 ms) nach dem auditorischen Reiz dargeboten wird. Dies galt allerdings nur für eine Darbietung der Reize auf der linken Seite. Zum anderen konnten in Experiment 3 mit Hilfe des funktionellen bildgebenden Verfahrens fMRT Areale ausgemacht werden, in denen eine Aktivierungsmodulation stattfindet, die dem Verhaltenseffekt entspricht. Diese Modulation wurde in frühen auditorischen Arealen (A1, PT) gefunden. Durch eine funktionelle Konnektivitätsanalyse wurden zudem Verbindungen mit subkortikalen, somatosensorischen und heteromodalen Regionen gefunden. Da fMRT eine gute räumliche, aber eine schlechte zeitliche Auflösung aufweist, bietet sich EEG mit seiner guten zeitlichen Auflösung an, um die zeitliche Dynamik des Verhaltenseffektes und den Informationsfluss innerhalb des gefundenen Netzwerks zu untersuchen.

Bei der Untersuchung des zeitlichen Verlaufs bei audio-taktile Stimulation fanden Foxe et al. (2000) Modulationen im Zeitbereichen zwischen 50 und 80 ms. Die von ihnen gefundenen Spannungsverteilungen im Bereich von 50 bis 70 ms deuteten sie als eine Interaktion im somatosensorischen Kortex, welche sich im Verlauf von 70 bis 80 ms in die Richtung von posterioren auditorischen Generatoren verschiebt. Sie schließen daraus, dass sich multisensorische Interaktion/Integration auf einer frühen Stufe der kortikalen Verarbeitung ereignet. Ihre Ergebnisse deuten dabei auf den somatosensorischen und den auditorischen Kortex als Ort der Modulation hin. Murray et al. (2005) fanden bei ihren Untersuchungen ebenfalls in einem frühen Bereich der SAEPs (50 - 90 ms) Unterschiede zwischen den ereigniskorrelierten Potentialen (EKPs) bei bimodaler Stimulation im Vergleich zur Summe der

unimodalen Stimulationen. Eine Quellenanalyse ergab als Generator dieser Aktivierung den auditorischen Assoziationskortex. Auch Sperdin et al. (2009) berichten von Modulationen zwischen 40 und 80 ms bei audio-taktilem Stimulation, sowohl im Vergleich zu unisensorischer Stimulation, als auch zur Summe beider unisensorischer Bedingungen [A + T]. Sie führen Modulationen auf eine erhöhte Aktivierung in den auditorischen Arealen BA 22 und 42 zurück. Die beobachteten Modulationen im Bereich von 40 - 90 ms könnten also eine auditorische Komponente, die sogenannte P50, betroffen haben. Sie kann genau am Übergang zwischen den mittleren AEPs und den späten AEPs beobachtet werden und verändert sich in Abhängigkeit von der physikalischen Reizung. Ihr kann A1 als Ort der Generierung zugeschrieben werden. Im Gegensatz zu visuellen EKP-Studien, ist ein Feedback-Mechanismus in diesem Zeitbereich nicht auszuschließen.

Foxe et al. (2000), Murray et al. (2005) und Sperdin et al. (2009) berichten bei sehr ähnlich aufgebauten Studien Modulationen im gleichen Zeitbereich. Aufgrund der erlangten Ergebnisse des fMRT-Experimentes und anderer fMRT-Studien (Foxe et al., 2002; Kayser et al., 2005) sowie invasiver Tierstudien (Fu et al., 2003; Lakatos et al., 2007) kann man davon ausgehen, dass auditorische und somatosensorische Areale an der Verarbeitung audio-taktile Reize beteiligt sind, allerdings mit unterschiedlichen Gewichtungen. Aufgrund der Ergebnisse der bisherigen Studien auf dem Gebiet der audio-taktilen Forschung, aber auch auf dem audio-visuellen Forschungsgebiet (Giard and Peronnet, 1999; Molholm et al., 2002; Mishra et al., 2007; Talsma et al., 2007) kann angenommen werden, dass bereits frühe Komponenten wie die P50 oder die N100, welche vermutlich aus Aktivierungen in A1 bzw. A2 resultieren, durch MSI moduliert werden und diese Veränderungen mit Verhaltensparametern (z. B. Trefferrate, Reaktionszeit) korrelieren (Sperdin et al., 2009, 2010; Van der Burg et al., 2011). Welche zeitlichen Dynamiken audio-taktile Interaktion unterliegen und ob Amplitudenmodulation mit probanden-spezifischen Verhaltensparametern korreliert, sollte in diesem Experiment näher untersucht werden.

13.2 Methoden

13.2.1 Versuchspersonen

Es wurden 36 Versuchspersonen gemessen (23 weiblich; Altersspanne: 20 – 34, alles Rechtshänder). Zuerst wurden vier der 36 Versuchspersonen (alle weiblich) wegen einer zu schlechten Detektionsleistung ($< 50\%$) in der auditorischen Bedingung oder einer zu hohen *False-alarm* Rate in der taktilen Bedingung ($> 25\%$) aus der Analyse der Verhaltensdaten ausgeschlossen. Von den verbliebenen 32 Versuchspersonen mussten weitere 12 Versuchspersonen (sechs weiblich) von der Analyse der EEG-Daten ausgeschlossen werden, da ihre Datensätze mit zu vielen Artefakten behaftet waren. Es wurden nur Datensätze ausgewertet, bei denen der Anteil an verrauschten Epochen kleiner als 33.3% war, um ein ausreichendes Signal-Rausch-Verhältnis zu gewährleisten. Daher wurden die EEG-Daten von insgesamt 20 Versuchspersonen ausgewertet.

13.2.2 Versuchsdesign, Stimuli, Versuchsaufbau und Aufgabe

Das Versuchsdesign von Experiment 2 und 3 wurde für dieses Experiment leicht verändert. Zum einen wurde die Bedingung, in der auditorische und somatosensorische Stimuli asynchron präsentiert wurden, entfernt, um mit einer hohen Wiederholungsrate der Bedingung ein großes Signal-Rausch-Verhältnis im EEG zu erhalten. Ist das Experiment von zu langer Dauer oder zu anstrengend, so ermüden die Versuchspersonen und tendieren dazu mehr zu blinzeln und zu verspannen, was dem Signal-Rausch-Verhältnis abträglich ist. Zum anderen wurden zwei neue Bedingungen eingeführt, bei denen der Ton gut hörbar (laut) war: auditorische Stimulation (laut) und audio-taktile Stimulation (laut). Die lauten auditorischen Stimuli traten zu 8% auf und waren dementsprechend abweichende Reize (*deviant*). Es ergaben sich 12 Bedingungen: audio-taktile (laut und leise), auditorisch (laut und leise), taktil und Baseline, jeweils für links und rechts (siehe Tabelle 8), wobei wieder darauf geachtet wurde, dass die multimodalen Zielreize, die

unimodalen Kontrollbedingungen und die Baseline-Bedingung in einem ausbalancierten Verhältnis auftraten und räumlich kongruent waren.

Tabelle 8. Prozentuale Verteilung der in Experiment 4 dargebotenen Stimuli. Die Wahrscheinlichkeit des Auftretens der Bedingungen war ausgeglichen A (25 %) = T (25 %) = AT (25 %) = N (25 %).

	Lauter Ton	Leiser Ton	Kein Ton
Taktiler Reiz vorhanden [%]	4	21	25
Taktiler Reiz nicht vorhanden [%]	4	21	25

Die Versuchspersonen saßen während der gesamten Messung in einer abgedunkelten magnetisch und elektrisch abgeschirmten Kabine. In einem Abstand von 100 cm zum Kopf befand sich ein Samsung SynchMaster 2233RZ LCD-Bildschirm, über welchen die visuellen Antwortreize präsentiert wurden. Die auditorischen und taktilen Reize waren dieselben wie in den vorangegangenen Experimenten. Die taktilen Reize wurden über den spezialangefertigten taktilen Stimulator (Universität Münster, Deutschland) dargeboten. Der Abstand der Piezo-Lautsprecher zur Bildschirmmitte betrug jeweils 33 cm.

Die Versuchspersonen hatten wie zuvor die Aufgabe einen Ton (weißes Rauschen) zu detektieren und den aufgabenirrelevanten taktilen Reiz nicht zu beachten. Vor dem Experiment wurde eine kurze Schwellenmessung durchgeführt, um ein versuchspersonen-spezifisches Lautstärke-Level zu finden, bei dem die Versuchsperson den Ton mit einer Wahrscheinlichkeit von ca. 75 % wahrnehmen konnte. Das Hauptexperiment bestand aus 24 Blöcken mit einer Dauer von 3 min. Nach jedem Durchgang wurde überprüft, ob die Versuchsperson den Ton mit einer Wahrscheinlichkeit zwischen 60 und 80 % detektierte. War dies nicht der Fall, wurde die Lautstärke des Tons erneut angepasst (lauter oder leiser eingestellt). Der laute Ton (Deviant) wurde 10 dB über der anfänglich bestimmten Schwelle präsentiert und war somit zu jeder Zeit gut hörbar. Die Versuchspersonen mussten während der gesamten Messung Ohrstöpsel tragen, um eventuelle durch die *Lip-Clips* verursachte Geräusche abzdämpfen.

13.2.3 EEG-Akquisition und Auswertung

Zur Aufnahme der Daten wurde ein 32-Kanal EEG BrainAmp-System benutzt (Brain Products, München, Deutschland). Bei den Elektroden der EEG-Kappen handelte es sich um Silber-Chlorid-Elektroden (Ag/AgCl), welche nach dem 10-20-System befestigt waren (Jasper, 1958). Wenn der Widerstand der Elektroden weniger als 5 k Ω betrug, konnte die Messung gestartet werden. Insgesamt gab es 32 Elektroden: Fpz, F7, F3, Fz, F4, F8, FC5, FC1, FC2, FC6, T7, C3, Cz, C4, T8, CP1, CP2, P7, P3, Pz, P4, P8, PO3, PO4, PO7, O1, Oz, O2, PO8, VEOG, HEOG, linker Mastoid. Die genaue Anordnung der Elektroden kann der Abbildung 16 entnommen werden. Als Referenzelektrode diente eine Elektrode am linken Mastoid. Auch am rechten Mastoid wurde eine Elektrode befestigt, diese diente im Verlauf der Auswertung der Rereferenzierung. Zudem wurde über Fpz die Ground-Elektrode lokalisiert. Das EEG-Signal wurde kontinuierlich mit einer Abtastrate von 1000 Hz mit der Software „BrainVision“ (Brain Products, München, Deutschland) aufgenommen. Zusätzlich wurde ein Online Filter (Tief-/Hochpassfilter: 0.1/250 Hz) auf die Daten angewendet.

Nach der Messung wurden die EEG-Daten mit Hilfe der Matlab-basierten Software „EEGLab“

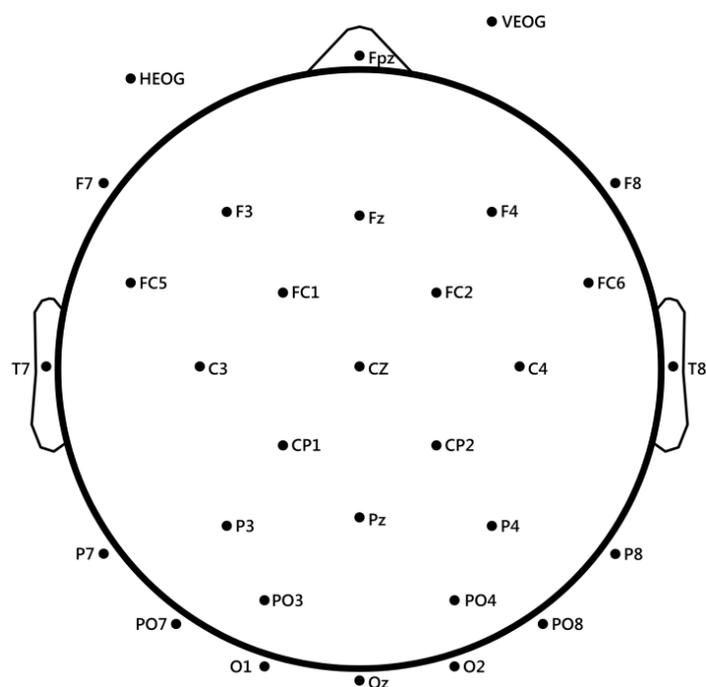


Abbildung 16. Anordnung der Elektroden (nicht abgebildet ist der linke Mastoid) nach dem 10 - 20 System (Jasper, 1958).

(Delorme und Makeig, 2004) und einer integrierbaren Toolbox („erplab“, <http://www.erpinfo.org/>) ausgewertet. Zuerst wurden Elektroden, welche stark durch Artefakte belastet waren, über umgebende Kanäle gemittelt und anschließend wurden alle Kanäle über die Elektrode am rechten Mastoid rereferenziert. Danach wurden die reizgebundenen Onsets der Bedingungen aus dem kontinuierlichen Signal selektiert. Ein Onset war in den Durchgängen der Nicht-Kontroll-Bedingungen als Zeitpunkt des Stimulus-Beginns definiert; in den Durchgängen der Kontroll-Bedingungen als der Zeitpunkt 350 ms vor der Antwortabfrage. Die Onsets wurde anschließend genutzt, um Epochen festzulegen. Die Dauer einer Epoche betrug 600 ms und startete 100 ms vor dem Onset und endete 500 ms nach dem Onset. Die ersten 100 ms vor den Onset dienten zur Baseline-Korrektur des Zeitbereichs nach dem Onset. Im Anschluss wurden eine Artefaktkorrektur und eine ICA durchgeführt, um das EEG-Signal von den störenden Artefakten Alpha-Oszillation, Augenbewegung und Muskelverkrampfungen zu befreien. Für die weitere Artefaktkorrektur wurde eine *Peak-to-Peak*-Analyse mit einer Schwelle von 100 μV und einer Fensterbreite von 200 ms benutzt. Darauf folgte die Erstellung der EKPs. Dazu wurden für jede Versuchsperson die Artefakt-freien Epochen bedingungsweise gemittelt. Anschließend wurde ein sogenannter *Grand Average* erstellt, wobei es sich um ein Gruppenmittel der EKP-Datensätze über die Versuchspersonen handelt.

Die Mittelung von Amplituden über Zeitbereiche (*Mean*-Amplitude), Berechnung von Differenzpotentialen, Darstellung von EKP-Wellen und der Export der Daten wurde über erplab realisiert. Die Daten wurden zur besseren Anschauung mit einem Bandpassfilter (IIR Butterworth) gefiltert (Tief: 0.1 Hz, Hoch: 60 Hz). Für die Berechnung der *Mean*-Amplituden, *Peak*-Amplituden und *Peak*-Latenzen wurden die ungefilterten Daten der Einzelprobanden herangezogen. Für die Erstellung der EKPs wurden nur solche Epochen verwendet, in denen korrekt geantwortet wurde (Treffer und korrekte Zurückweisung).

13.3 Ergebnisse

13.3.1 Verhalten

Die Auswertung der Verhaltensdaten ergab ein anderes Bild als in den vorherigen Experimenten (siehe Abb. 16). Eine 3-faktorielle ANOVA mit Messwiederholung mit den Innersubjektfaktoren leiser Sound (vorhanden/nicht vorhanden), Touch (vorhanden/nicht vorhanden) und Seite (links/rechts) ergab einen signifikanten Haupteffekt für den Faktor Sound, $F(1, 19) = 272.7$, $p < .001$, einen signifikanten Haupteffekt für den Faktor Seite, $F(1, 19) = 8.4$, $p < .01$, und einen signifikanten Interaktionseffekt zwischen Sound und Seite, $F(1, 19) = 9.0$, $p < .01$. Sowohl der Interaktionseffekt zwischen Sound und Touch, $F(1, 19) = 3.2$, $p = .09$, als auch dreifach Interaktionseffekt zwischen Sound, Touch und Seite, $F(1, 19) = 3.8$, $p = .065$, waren marginal signifikant. Anschließende *Post-hoc* t-Tests ergaben keine signifikanten Unterschiede bezüglich der Detektionsleistung zwischen audio-taktilen und auditorischen Reizen, wenn diese schwellennah auf der linken Seite präsentiert wurden, $ATL_{\text{leise}} > AL_{\text{leise}}$: $t(19) = -0.5$, $p < .31$. Jedoch wurde auch hier, wie bereits in Experiment 1 bis 3, der schwellennahe auditorische Reiz auf der rechten Seite signifikant besser detektiert als der bimodale Reiz, $ATR_{\text{leise}} > AR_{\text{leise}}$: $t(19) = -1.9$, $p < .04$. Auch bei dem Vergleich der korrekten Zurückweisung von Nicht-Zielreizen zwischen der Touch- und Kontrollbedingung zeigt sich nur für die rechte Seite ein signifikanter Unterschied, $TL > NL$: $t(19) = 0.2$, $p < .43$; $TR > NR$: $t(19) = 3.8$, $p < .001$ (für alle weiteren statistischen Kennwerte siehe Anhang D Tabelle 27). Dieses Resultat spiegelt sich in den Ergebnissen der d' -Berechnung wider. Eine 2-faktorielle ANOVA ergab keine signifikanten Effekte für d' (siehe Anhang D Tabellen 28, 29 und 30 für die Ergebnisse von d' und c).

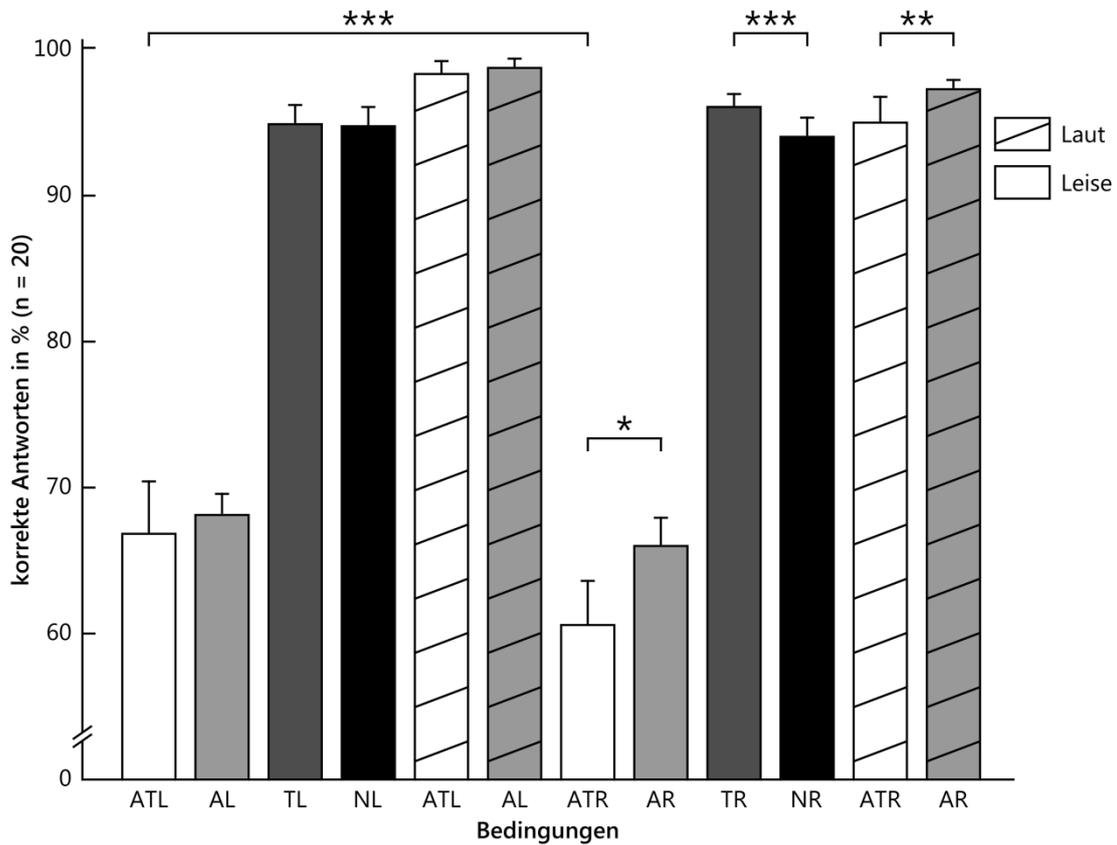


Abbildung 17. Verhaltensergebnisse Experiment 4: Prozentualer Anteil an korrekten Antworten (\pm SEM) für alle Bedingungen ($n = 20$). * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$.

Wie schon in den Experimenten zuvor zeigte sich bei den Reaktionszeiten ein anderes Muster als bei den korrekten Antworten, wobei erstere denen der Experimente 1 bis 3 entsprachen (siehe Abb. 17). Eine 3-faktorielle ANOVA mit Messwiederholung mit den Innersubjektfaktoren Sound (vorhanden/nicht vorhanden), Touch (vorhanden/nicht vorhanden) und Seite (links/rechts) zeigte die folgenden Ergebnisse: Der Haupteffekt für den Faktor Sound, $F(1, 19) = 57.5$, $p < .001$, und den Faktor Touch, $F(1, 19) = 127.6$, $p < .001$, der Interaktionseffekt zwischen Sound und Touch, $F(1, 19) = 127.9$, $p < .001$, der Interaktionseffekt zwischen Sound und Seite, $F(1, 19) = 15.6$, $p < .001$, sowie der Dreifach-Interaktionseffekt zwischen Sound, Touch und Seite, $F(1, 19) = 7.0$, $p < .02$, wurden signifikant. Anschließende *Post-hoc* t-Tests ergaben, dass Versuchspersonen in Durchgängen, in denen ein zusätzlicher taktiler Reiz präsentiert wurde, signifikant schneller reagierten. Dies gilt sowohl für Durchgänge, die einen schwellennahen Zielreiz ($A_{T_{leise}} < A_{leise}$) enthielten, als auch für die Durchgänge ohne Zielreiz ($T < N$). Außerdem waren die

Versuchspersonen, wie erwartet, in Durchgängen, in denen ein lauter Ton dargeboten wurde, signifikant schneller, als in solchen mit einem schwelennahen Ton (siehe Tabelle 9 für T - und p -Werte). Dabei gab es keine Unterschiede zwischen der Seite der Stimulation.

Tabelle 9. Reaktionszeiten Experiment 4. t-Tests. T - und p -Werte für die einzelnen Vergleiche (df = 19).

Vergleiche	T	p
ATL leise > AL leise	-3.043	.004
TL > NL	-12.502	.001
ATR leise > AR leise	-2.093	.025
TR > NR	-12.767	.001
ATL laut > AL laut	-0.965	.174
ATR laut > AR laut	-1.371	.093
ATL leise > ATL laut	7.223	.001
AL leise > AL laut	7.699	.001
ATR leise > ATR laut	6.918	.001
AR leise > AR laut	7.821	.001

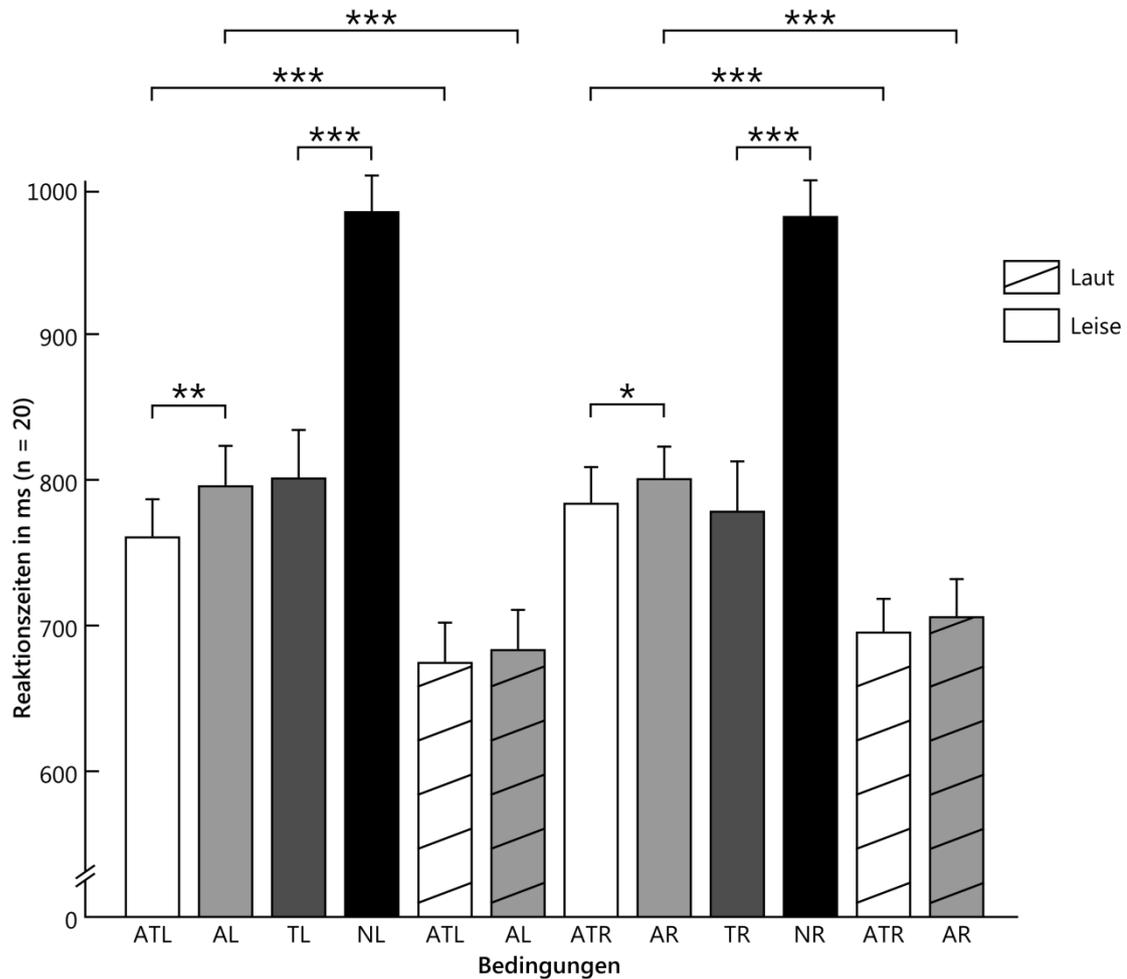


Abbildung 18. Verhaltensergebnisse Experiment 4. Reaktionszeiten (\pm SEM) in ms für alle Bedingungen ($n = 23$). * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$.

13.3.2 Ereignis-korrelierte Potentiale

13.3.2.1 Akustisch evozierte Potenziale

In Abbildung 18 sind die AEPs für unisensorisch auditorische Stimulation dargestellt. Für die Stimulation mit lauten Tönen (Deviant) sind typische Komponenten des akustisch evozierten Potentials (Buettner, 2005) zu erkennen: P50 (*Peak*-Latenz: 63 ms) und N100 (*Peak*-Latenz: 127 ms). Eine weitere typische auditive Komponente, die P200, wird durch eine andere Komponente überlagert, die sogenannte *Mismatch Negativity* (MMN, *Peak*-Latenz: 241 ms; Näätänen et al. 1978). Diese tritt klassischerweise auf, wenn ein akustischer Reiz vom erwarteten Kontext abweicht, da er mit einer geringen Wahrscheinlichkeit vorkommt (in diesem Fall 8 %). Für die Stimulation mit leisen Tönen ist keine P50, aber eine in ihrer Latenz signifikant verzögerte,

$A_{\text{leise}} > A_{\text{laut}}$: $t(19) = 8.1$, $p < .001$, und in ihrer Amplitude signifikant verringerte N100, $A_{\text{leise}} > A_{\text{laut}}$: $t(19) = 12.1$, $p < .001$, vorhanden. Zusätzlich sind in Abbildung 19 topographische Karten der Spannungsverteilung über den Kopf während der entsprechenden *Peak*-Latenzen dargestellt (siehe Tabelle 13 für Vergleiche von *Peak*-Latenzen und Amplituden zwischen links und rechts). Da die akustischen Reize nicht über Kopfhörer dargeboten wurden (nicht monaural) und diese somit beide Ohren erreichen konnten, ist keine Lateralisierung zu erwarten. Bei leisen Tönen wurde eine leichte Tendenz zur Lateralisierung gefunden (siehe Tabelle 10). Bei der Stimulation mit lauten Tönen unterschieden sich die gemittelten Amplituden der beiden späteren Zeitbereiche (80 - 110 ms, 220 - 260 ms) innerhalb einer Bedingung zwischen den Elektroden FC1 und FC2 (siehe Tabelle 11 und 12).

Tabelle 10. Statistische Kennwerte für die Varianzanalyse der *Mean*-Amplitude der N100 bei der Stimulation mit leisen Tönen für Elektrode (FC1, FC2) und Bedingung (AL, AR).

Effekte	df	<i>F</i>	<i>p</i>
Elektrode	1, 19	0.000	.986
Bedingung	1, 19	0.132	.720
Elektrode x Bedingung	1, 19	3.985	.060

Tabelle 11. Statistische Kennwerte für die Varianzanalyse der *Mean*-Amplitude der Komponenten P50, N100, MMN bei der Stimulation mit lauten Tönen für Elektrode (FC1, FC2) und Bedingung (AL, AR).

Effekte	df	<i>F</i>	<i>p</i>
Elektrode	1, 19	9.814	.005
Bedingung	1, 19	0.517	.481
Zeit	2, 38	110.798	.001
Elektrode x Bedingung	1, 19	1.118	.304
Elektrode x Zeit	2, 38	14.449	.001
Bedingung x Zeit	2, 38	1.416	.255
Elektrode x Bedingung x Zeit	2, 38	1.547	.226

Tabelle 12. t-Tests für die *Mean*-Amplitude der AEPs bei Stimulation mit lauten akustischen Reizen. *T*- und *p*-Werte für die einzelnen Vergleiche (*df* = 19).

Vergleiche	<i>T</i>	<i>p</i>
FC1 AL T1 > FC2 AL T1	1.064	.151
FC1 AR T1 > FC2 AR T1	0.192	.425
FC1 AL T2 > FC2 AL T2	1.823	.042
FC1 AR T2 > FC2 AR T2	-0.943	.179
FC1 AL T3 > FC2 AL T3	-3.661	.001
FC1 AR T3 > FC2 AR T3	-4.237	.001

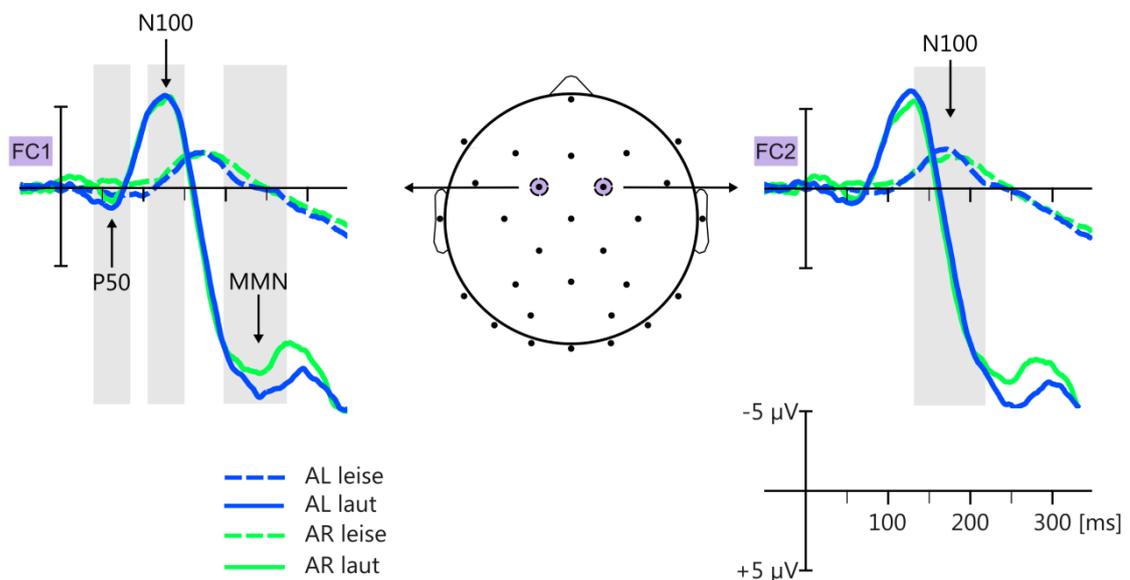


Abbildung 19. AEPs. Die Verlaufswellen der auditorischen Bedingungen über den Elektroden FC1 und FC2 sind jeweils farblich kodiert für die Seite der auditorische Stimulation (grün = links, blau = rechts) und durch die Art der Linie für die Lautstärke (durchgezogen = laut, gestrichelt = leise). Relevante Komponenten (P50, N100 und MMN) sind markiert.

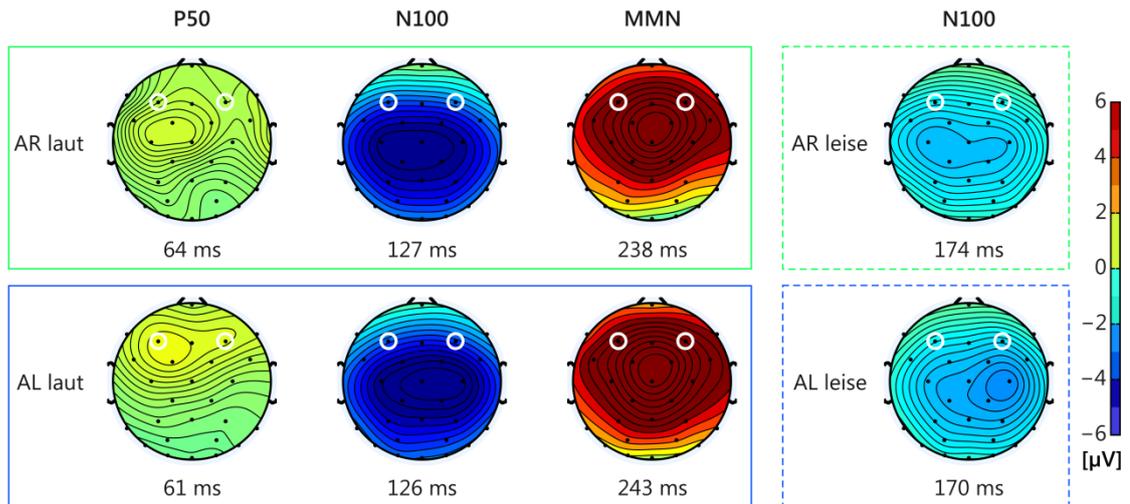


Abbildung 20. Topographische Karten der Spannungsverteilung während der *Peak*-Latenzen für die Komponenten P50, N100 und MMN des AEPs bei leiser und lauter auditorischer Stimulation. Die weißen Kreise heben die Lage der Elektroden FC1 und FC2 hervor.

Tabelle 13. *Peak*-Latenzen und *Peak*-Amplituden für die relevanten Komponenten P50, N100 und MMN über den Elektroden FC1 und FC2 bei leiser und lauter auditorischer Stimulation für links und rechts.

Elektrode	Bedingung	Komponente	<i>Peak</i> -Latenz [ms]	<i>Peak</i> -Amplitude [μ V]
FC1	AR leise	N100	174	-3.54
	AR laut	P50	64	2.61
		N100	127	-7.68
		MMN	238	14.77
FC2	AL leise	N100	170	-3.49
	AL laut	P50	61	2.33
		N100	126	-7.84
		MMN	243	16.36

13.3.2.2 Somatosensorisch evozierte Potenziale

Bei taktiler Reizung sind typische Komponenten somatosensorisch evozierter Potentiale (SEPs) beobachtbar (siehe Abb. 20). Bei diesen Komponenten handelt es sich um die N1, deren Amplitude ebenso wie die P50 des AEP zwischen 40 und 80 ms ihr Maximum erreicht. Die N1 bildet über frontalen Elektroden zusammen mit zwei weiteren *Peaks* einen Komplex. Dieser ähnelt dem Buchstaben W (siehe Abb. 22, Elektrode F3 und F4) und wird deshalb auch W-Komplex genannt (Desmedt et al., 1983). Weitere Komponenten sind die P1, die N2 und die

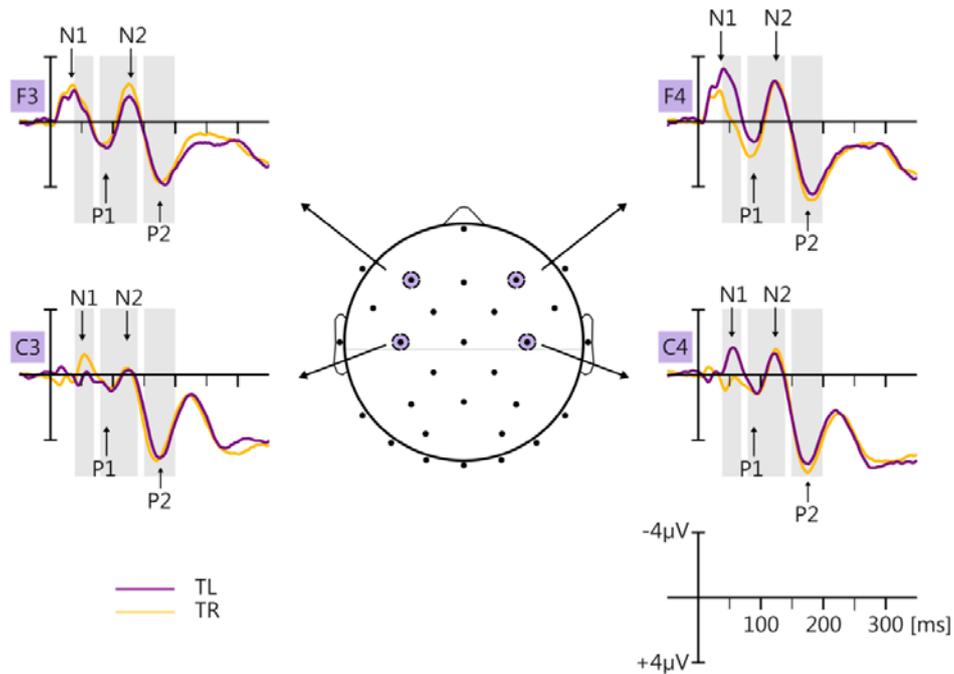


Abbildung 21. SEPs. Die Verlaufswellen der auditorischen Bedingungen über den Elektroden F3, F4, C3 und C4 sind jeweils farblich kodiert für die Seite der taktilen Stimulation (lila = links, gelb = rechts). Relevante Komponenten (N1, P1, N2 und P2) sind markiert.

P2 (siehe Tabelle 14 für *Peak*-Latenzen und Amplituden). Ergänzend sind in Abbildung 21 topographische Karten der Spannungsverteilung über den Kopf während der entsprechenden *Peak*-Latenzen dargestellt. Zudem ist eine Lateralisierung in den frühen Zeitbereichen zu sehen. Bei taktiler Reizung ist die Amplitude der N1 auf der zum Reiz kontralateralen Seite stärker ausgeprägt als auf der ipsilateralen Seite; auch in den späteren Zeitbereichen (P2 und N2) sind die EKP-Verläufe lateralisiert (siehe Tabelle 15 und 16 für statistische Kennwerte).

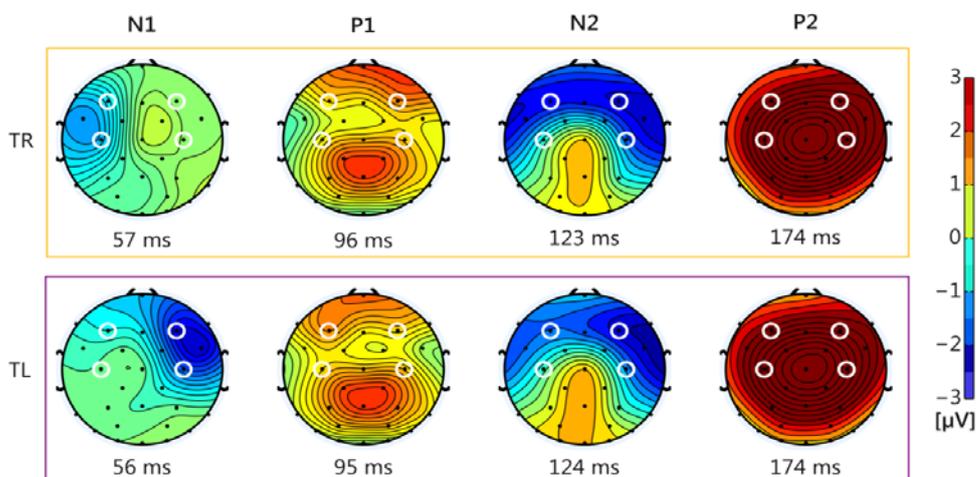


Abbildung 22. Topographische Karten der Spannungsverteilung während der *Peak*-Latenzen für die Komponenten N1, P1, N2 und P2 des SEPs bei taktiler Stimulation. Die weißen Kreise heben die Lage der Elektroden F3, F4, C3 und C4 hervor.

Tabelle 14. *Peak*-Latenzen und *Peak*-Amplituden für die relevanten Komponenten N1, P1, N2 und P2 über den Elektroden C3 und C4 bei taktiler Stimulation für links und rechts.

Elektrode	Bedingung	Komponente	<i>Peak</i> -Latenz [ms]	<i>Peak</i> -Amplitude [μ V]
C3	TR	N1	57	-1.83
		P1	96	2.34
		N2	123	-1.39
		P2	174	6.77
C4	TL	N1	56	-2.65
		P1	95	2.31
		N2	124	-2.32
		P2	174	7.17

Tabelle 15. Statistische Kennwerte für die Varianzanalyse der *Mean*-Amplitude der Komponenten N1, P1, N2, und P2 bei taktiler Stimulation für Elektrode (C3, C4), Bedingung (TL, TR) und Zeit (T1, T2, T3, T4).

Effekte	df	<i>F</i>	<i>p</i>
Elektrode	1, 19	0.000	.996
Bedingung	1, 19	0.309	.585
Zeit	3, 57	21.723	.001
Elektrode x Bedingung	1, 19	18.078	.001
Elektrode x Zeit	3, 57	6.412	.001
Bedingung x Zeit	3, 57	0.760	.521
Elektrode x Bedingung x Zeit	3, 57	22.665	.001

Tabelle 16. *t*-Tests für die *Mean*-Amplitude der SEPs bei Stimulation mit taktilen Reizen. *T*- und *p*-Werte für die einzelnen Vergleiche (df = 19).

Vergleiche	<i>T</i>	<i>p</i>
C3 TL T1 > C4 TL T1	5.015	.001
C3 TL T2 > C4 TL T2	0.034	.487
C3 TL T3 > C4 TL T3	2.010	.030
C3 TL T4 > C4 TL T4	-1.557	.068
C3 TR T1 > C4 TR T1	-4.152	.001
C3 TR T2 > C4 TR T2	-1.078	.148
C3 TR T3 > C4 TR T3	2.546	.010
C3 TR T4 > C4 TR T4	-2.924	.005

13.3.2.3 Ereigniskorrelierte Potentiale bei multisensorischer Interaktion

Anschließend wurden die EKP-Wellen analysiert, welche bei audio-taktiler Stimulation generiert wurden (siehe Abb. 22). Um festzustellen, ob sich das EKP bei multisensorischer im Vergleich zu unisensorisch auditorischer Stimulation verändert, wurden Differenzwellen berechnet. Diese Ergebnisse dienen zusätzlich der Erklärung des im fMRT-Experiment gefundenen Effekts (höhere Aktivierung im auditorischen Kortex bei audio-taktiler im Vergleich zu unimodaler auditorischer Stimulation).

Um zu überprüfen, ob ein multisensorischer Effekt superadditiv ist, kann man dem Ansatz von Stein und Meredith (1993) folgen, den sie für ihre Einzelzelleableitungen verwendeten: dem Vergleich der bimodalen Bedingung mit der Summe der unimodalen Bedingungen [AT vs. (A + T)]. Diesem Ansatz folgten viele Forschergruppen bei der Analyse von EKP-Studien (Giard and Peronnet, 1999; Foxe et al., 2000; Shams et al., 2001; Teder-Sälejärvi et al., 2002; Talsma and Woldorff, 2005; van Wassenhove et al., 2005; Talsma et al., 2007; Cappe et al., 2010; Van der Burg et al., 2011). Die Ergebnisse anderer Studien sprechen allerdings dafür, eine Kontrollbedingung mit in diese Auswertung einzubeziehen [(AT + N) vs. (A + T)]. Die Autoren dieser Studien (Gondan et al., 2005; Bonath et al., 2007) argumentieren, dass es ohne die Einbeziehung der Kontrollbedingung zu einer Verschiebung des EKP durch den Einfluss der *Contingent Negative Variation* (CNV) oder den Einfluss motorischer Antworten kommen könnte. Um einen solchen Einfluss auszuschließen, wurde zunächst das EKP der Bedingung AT mit dem der Summe [AT + N] in verschiedenen Zeitbereichen verglichen. Da die Ergebnisse der vorangegangenen Experimente ergaben, dass ein aufgabenirrelevanter taktiler Reiz eine modulierende Wirkung auf die Verarbeitung eines unimodalen auditorischen Reizes hat, sollte der Fokus der Untersuchung auf den Zeitbereichen liegen, in denen Komponenten des auditorisch evozierten Potentials zu erwarten sind (P50: 30 - 60 ms, N100: 150 - 180 ms). Aber auch Zeitbereiche, in denen SEPs modulierend einwirken können, wurden untersucht. Wobei es

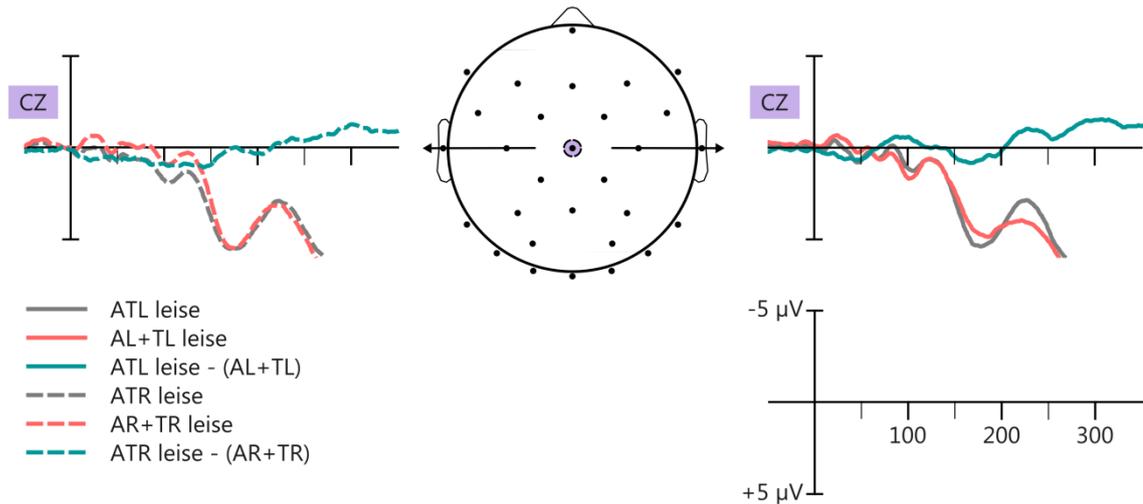


Abbildung 23. EKPs der Bedingung AT, der Summe [A + T] und der Differenz [AT - (A + T)] über der Elektroden Cz. Die Verlaufswellen der Bedingungen sind jeweils farblich kodiert für die verschiedenen Bedingungen (AT = grau, [A + T] = lachsfarben, [AT - (A + T)] = türkis) und durch die Art der Linie für die Seite der Stimulation (durchgezogen = links, gestrichelt = rechts).

zu Überlappungen der Zeitbereiche kam (N1: 50 - 80 ms, P1: 80 - 110 ms, P2: 150 - 180 ms).

Somit ergaben sich die folgenden Zeitbereiche: T1: 30 - 60 ms (schließt den Zeitbereich um die P50 ein), T2: 80 - 110 ms (deckt zum Teil den Zeitbereich zwischen P50 und N100 ab) und T3: 150 - 180 ms (schließt den Zeitbereich der N100 ein). Der Vergleich der Bedingung AT mit der Summe [AT + N] in den verschiedenen Zeitbereichen ergab keine Unterschiede (alle p 's > .48; vergleiche Anhang D Tabelle 31 für statistische Kennwerte der t-Tests). Daher fand der einfache Vergleich [AT vs. (A + T)] Anwendung.

Ebenso wie sich die physikalischen Eigenschaften des Vergleiches [AT vs. (A + T)] nicht unterscheiden sollten, gilt dies auch für den Vergleich des unisensorisch auditorischen EKPs mit der Differenzwelle [AT - T]. Hinzukommt, dass sich die angeführten Vergleiche durch eine Subtraktion ineinander überführen lassen:

$$[AT \text{ vs. } (T + A)]$$

$$-T$$

$$[(AT - T) \text{ vs. } A]$$

Da der Fokus auf der Modulation der auditorischen Wahrnehmung durch den taktilen Reiz lag, wurde mit dem EKP-Vergleich [(AT - T) vs. A] weiter gearbeitet. Für diese Vergleiche wurden

ausschließlich die EKPs der auditorischen Bedingungen in die Berechnungen einbezogen, bei denen ein schwellennaher auditorischer Reiz präsentiert wurde. Darüber hinaus ist dieser Vergleich besonders gut geeignet, um die Ergebnisse des fMRT-Experiments (höhere Aktivierung im auditorischen Kortex bei audio-taktilem im Vergleich zu unimodaler auditorischer Stimulation) weiterführend zu charakterisieren.

Wie aus Abbildung 24 ersichtlich wird, unterscheiden sich die EKPs der Bedingung A und der Differenz [AT - T]. Auch zwischen der Seite der Stimulation gibt es sichtbare Unterschiede. Topographische Karten der Spannungsverteilung sind ergänzend in Abbildung 25 und die dazugehörigen *Peak*-Latenzen und Amplituden in Tabelle 17 dargestellt. Eine 2x2x3 faktorielle ANOVA mit Messwiederholung diente der Überprüfung, ob es zwischen der Seite der Stimulation (links, rechts) und den Bedingungen ([audio-taktile minus taktile], auditorisch) innerhalb der verschiedenen Zeitbereiche (T1: 30 - 60 ms, T2: 80 - 110 ms, T3: 150 - 180 ms) Unterschiede in der Höhe der *Mean*-Amplitude gab. Zu diesem Zweck wurde nicht nur die *Mean*-Amplitude einer Elektrode verglichen, sondern ein Mittelwert über drei Elektroden berechnet. Für die Stimulation auf der linken Seite wurden die Elektroden Cz, CP2 und Pz gewählt; für die Stimulation auf der rechten Seite die Elektroden Cz, CP1 und Pz. Wie erwartet wurde der Haupteffekt für den Faktor Zeit signifikant, $F(2, 18) = 30.9$, $p < .001$. Außerdem war auch der Dreifach-Interaktionseffekt, $F(2, 18) = 4.4$, $p < .05$, signifikant (siehe Tabelle 18 für alle statistischen Kennwerte). Eine weiterführende Analyse des Interaktionseffektes durch *Post-hoc* t-Tests ergab, dass signifikante Unterschiede in den Zeitbereichen T1 und T2 für den Vergleich ([ATL - TL] vs. AL) und im Zeitbereich T2 für den Vergleich zwischen ([ATR-TR] vs. AR) bestehen (siehe Tabelle 19 für statistische Kennwerte). Im Zeitbereich von 30-60 ms war die Amplitude für die Differenz [ATL - TL] im Vergleich zu AL tendenziell höher ($t(19) = 1.7$, $p < .058$). Beim Vergleich zwischen den Seiten innerhalb eines Zeitbereiches zeigten sich ebenfalls Unterschiede (siehe Tabelle 17 für statistische Kennwerte).

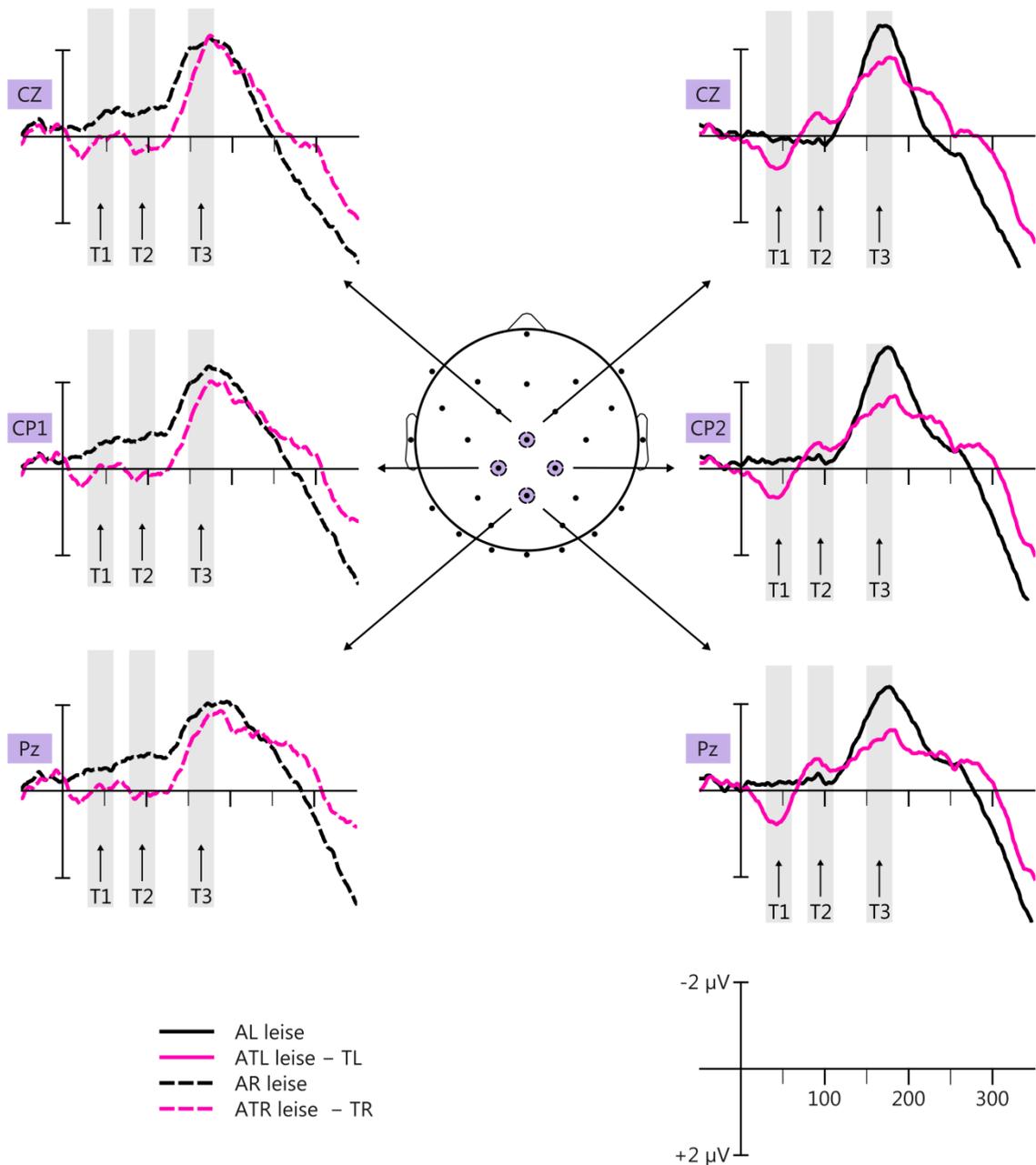


Abbildung 24. EEPs der Bedingung AT und der Differenz [AT - T] über den Elektroden Cz, CP1, CP2 und Pz. Die Verlaufswellen der Bedingungen sind jeweils farblich kodiert für die verschiedenen Bedingungen (A = schwarz, [AT - T] = pink) und durch die Art der Linie für die Seite der Stimulation (durchgezogen = links, gestrichelt = rechts).

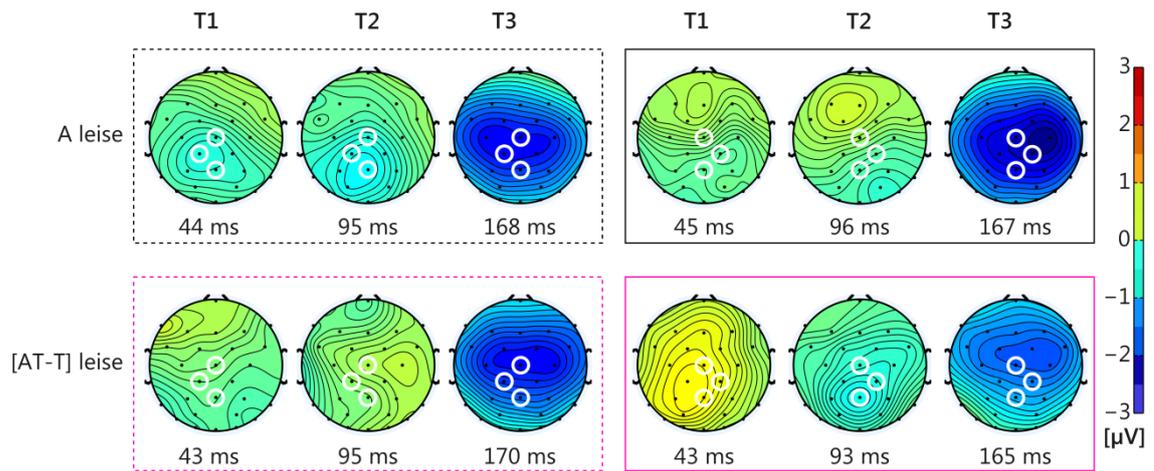


Abbildung 25. Topographische Karten der Spannungsverteilung während der *Peak*-Latenzen für die Zeitbereiche T1, T2 und T3 in der Bedingung A und der Differenz [AT – T]. Die weißen Kreise heben die Lage der Elektroden Cz, CP1, CP2 und Pz hervor. Die Art der Linie kodiert die Seite der Stimulation (durchgezogen = links, gestrichelt = rechts)

Tabelle 17. *Peak*-Latenzen und *Peak*-Amplituden für die relevanten Zeitbereiche T1, T2 und T3 über der Elektroden Cz in der auditorischen Bedingung A und der Differenz [AT – T] für links und rechts.

Seite	Bedingung	Zeitbereich	<i>Peak</i> -Latenz [ms]	<i>Peak</i> -Amplitude [μ V]
Rechts	A	T1	44	1.15
		T2	95	-0.58
		T3	168	-3.03
	[AT-T]	T1	43	2.04
		T2	95	-1.57
		T3	170	-3.11
Links	A	T1	45	0.72
		T2	96	-1.46
		T3	167	-2.77
	[AT-T]	T1	43	1.40
		T2	93	-1.14
		T3	165	-3.14

Tabelle 18. Statistische Kennwerte für die Varianzanalyse der *Mean*-Amplitude der Zeitbereiche T1, T2 und T3 für Elektrode (C3, C4), Bedingung (TL, TR) und Zeit (T1, T2, T3).

Effekte	df	<i>F</i>	<i>p</i>
Seite	1, 19	.611	.444
Bedingung	1, 19	1.770	.199
Zeit	2, 38	41.006	.001

Seite x Bedingung	1, 19	0.347	.563
Seite x Zeit	2, 38	2.188	.126
Bedingung x Zeit	2, 38	1.149	.328
Seite x Bedingung x Zeit	2, 38	5.532	.008

Tabelle 19. t-Tests für die *Mean*-Amplitude der EKPs bei Stimulation mit auditorischen Reizen im Vergleich mit der Differenz [AT - T]. *T*- und *p*-Werte für die einzelnen Vergleiche (df = 19).

Vergleiche	<i>T</i>	<i>p</i>
AR T1 > [ATR-TR] T1	-1.126	.137
AR T2 > [ATR-TR] T2	-1.777	.046
AR T3 > [ATR-TR] T3	-0.098	.462
AL T1 > [ATL-TL] T1	-1.647	.060
AL T2 > [ATL-TL] T2	1.843	.042
AL T3 > [ATL-TL] T3	-1.913	.036
AL T1 > AR T1	1.531	.041
AL T2 > AR T2	1.951	.033
AL T3 > AR T3	-0.747	.232
[ATL-TL] T1 > [ATR-TR] T1	1.641	.060
[ATL-TL] T2 > [ATR-TR] T2	-1.499	.075
[ATL-TL] T3 > [ATR-TR] T3	0.549	.295

Darüber hinaus wurden auch die EKPs bei hoch-salienter Stimulation auf einen multisensorischen Effekt überprüft. Die Zeitbereiche wurden hier jedoch anders gewählt (T1: 30 - 80 ms; T2: 100 - 150 ms; T3: 220 - 270 ms). Die Daten wurden mit der gleichen ANOVA wie die niedrig-salienten Reize ausgewertet. Der Hauptfaktor Zeit, $F(2, 38) = 83.6$, $p < .001$, sowie der Interaktionseffekt Bedingung x Zeit, $F(2, 38) = 5.9$, $p < .006$, wurden signifikant. Ein signifikanter Dreifach-Interaktionseffekt wurde nicht gefunden. Anschließende *Post-hoc* t-Tests ergaben signifikante Unterschiede zwischen den unisensorischen und multisensorischen Bedingungen in den späteren Bereichen, AL T3 > [ATL-TL] T3: $T(1, 19) = 2.8$, $p < .005$; AR T2 > [ATR-TR] T2: $T(1, 19) = -2.4$, $p < .015$ (für eine vollständige Übersicht über die statistischen Kennwerte der ANOVA und des t-

Tests siehe Anhang D Tabellen 32 und 33). Zusätzlich wurden in diesem Experiment die Verhaltensparameter Trefferrate und Reaktionszeit mit den *Peak*-Amplituden der untersuchten Zeitbereiche (T1 - 3) bei niedrig-salienter Stimulation korreliert (Korrelation nach Pearson). Dazu wurde für die *Peak*-Amplitude die Differenz [(AT - T) - A] und für die Verhaltensparameter die Differenz [AT-A] berechnet. Die Korrelation mit der Trefferrate ergab keine signifikanten Ergebnisse (alle p 's > .3; siehe Tabelle 34 in Anhang D). Bei der Reaktionszeit ergab sich für die linke Seite eine positive Korrelation in T2 ($r = .568$, $p < .010$) und für die rechte Seite in T3 ($r = .476$, $p < .034$).

13.4 Diskussion

13.4.1 Verhalten

Sowohl für die Detektionsrate als auch für die Sensitivität ergaben sich keine Unterschiede zwischen der auditorischen und der bimodalen Bedingung, wenn die Stimuli auf der linken Seite präsentiert wurden. Dieses Ergebnis ist konträr zu denen aus Experiment 1 bis 3. Jedoch ergab sich für die Auswertung der rechtsseitigen Stimulation das bekannte Bild: Die Trefferrate in der auditorischen Bedingung war größer als in der audio-taktilen. Dieses Ergebnis spiegelt sich allerdings nicht im d' wider. Bei der Analyse der Reaktionszeiten konnte der für multisensorische Interaktionen typische RTE beobachtet werden (Diederich and Colonius, 2004; Rach et al., 2011). Die Versuchspersonen reagierten signifikant schneller bei synchroner audio-taktiler im Vergleich zu auditorischer Stimulation (auf beiden Seiten ähnlich).

Eine mögliche Erklärung dafür, dass für die Detektionsleistung auf der linken Seite keine Steigerung gefunden werden konnte, ist die Anpassung der Lautstärke des akustischen Reizes nach jedem Durchgang. Sowohl in allen bisherigen Experimenten, die in dieser Arbeit vorgestellt wurden, als auch in anderen Studien (Foxye et al., 2002; McDonald et al., 2003; Odgaard et al., 2004; Murray et al., 2005), wurde die Lautstärke über alle Durchgänge gleich gehalten.

Außerdem wurde eine zusätzliche Stimulation mit einem lauten akustischen Reiz durchgeführt. Diese Variabilität in der Stimulation könnte den Effekt der Leistungssteigerung auf der linken Seite reduziert haben.

13.4.2 EKPs

Die akustisch evozierten Potentiale unterscheiden sich in Abhängigkeit der Lautstärke. Bei schwelennaher Präsentation konnte keine P50 beobachtet werden. Die N100 hatte sowohl eine kleinere *Peak*-Amplitude als auch eine spätere *Peak*-Latenz. Dieser Effekt wurde auch in der Studie von Senkowski et al. (2011) beobachtet, bei der die Stimulation der Versuchspersonen mit audio-visuellen Reizen in drei Intensitätsstufen (von hoch bis niedrig) erfolgte. Die typischen Komponenten P50 und N100 des AEPs veränderten sich dabei zunehmend mit abnehmender Intensität. Außerdem konnten Senkowski et al. (2011) zeigen, dass multisensorische Effekte im EKP nur bei niedriger Intensität im Zeitbereich von 50 bis 80 ms zu finden sind. Bei mittlerer und hoher Intensität sind diese Effekte nicht oder nur schwach ausgeprägt. Allerdings fanden Foxe et al. (2000) und Murray et al. (2005) Effekte durch multisensorische Stimulation im Bereich von 50 - 90 ms, trotz Stimulation mit hoch-salienten akustischen Reizen.

Der Vergleich des EKPs der Bedingung A mit der Differenz [AT – T] erbrachte folgende Resultate: In den Zeitbereichen von 30 bis 60 ms, 110 bis 140 ms und 150 bis 180 ms wurden Modulationen in der Höhe der *Mean*-Amplitude gefunden, wenn der akustische Reiz schwelennah präsentiert wurde. Bei Stimulationen mit lauten Tönen fanden sich nur Unterschiede im mittleren (100 - 150 ms) und späten Intervall (220 - 270 ms). Dass bei lauten Tönen Modulationen erst nach 100 ms gefunden wurden, passt zu der Annahme der inversen Effektivität (Stein and Meredith, 1993) und stimmt mit den Ergebnissen von verschiedenen Studien überein (Odgaard et al., 2004; Noesselt et al., 2010; Senkowski et al., 2011). Allerdings widerspricht es den Studien von Foxe et al. (2000), Murray et al. (2005) und Sperdin et al. (2009),

welche Effekte im Bereich von 50 bis 90 ms, trotz Stimulation mit hoch-salienten akustischen Reizen, fanden und deren Daten somit nicht mit den oben genannten Studien kompatibel sind.

Im Zeitbereich von 30 bis 60 ms war die Amplitude für die Bedingung [ATL - TL] tendenziell größer als für die unisensorische auditorische Bedingung. Diese Modulation des EKPs stimmt mit den Ergebnissen früherer EEG-Studien überein, welche sich mit audio-taktile Interaktion (Foxe et al., 2002; Gonzalez Andino et al., 2005; Murray et al., 2005; Sperdin et al., 2009) und auch audio-visueller Interaktion beschäftigten (Giard and Peronnet, 1999; Shams et al., 2001; Talsma et al., 2007). Murray et al. (2005) und Sperdin et al. (2009) wiesen diesen Ergebnissen mit Hilfe einer Quellenanalyse Generatoren in A2 zu; wobei Sperdin et al. (2009) nicht ausschließt, dass es sich auch um eine Modulation der Aktivierungen in A1 handeln könnte. Diese Annahme kann zwar nicht durch die hier erlangten EEG-Ergebnisse bekräftigt, aber durch die Daten aus Experiment 3 gestützt werden, in welchem sich schon in A1 Unterschiede im Aktivierungslevel fanden. Auch ein Feedback-Mechanismus von heteromodalen Regionen kann in dieser Untersuchung nicht ausgeschlossen werden. Da AEPs bereits bei 20 - 30 ms beobachtet wurden (Woldorff et al., 1993), ist ein Feedbacksignal 50 ms nach dem Stimulus-Onset möglich (siehe Musacchia and Schroeder 2009 für eine Übersicht), wenn auch relativ früh.

Der Vergleich [(AT - T) vs. A] wurde auch für die Stimulation mit lauten Tönen untersucht. Hier zeigten sich keine signifikanten Effekte im Bereich 30 bis 80 ms, was in Übereinstimmung mit Senkowski et al. (2011) ist. Zudem passen die hier erhaltenen Daten und die Ergebnisse von Senkowski et al. (2011) zu der Annahme, dass in manchen Studien deshalb keine frühen Effekte gefunden werden konnten (Gondan et al., 2005; Gondan and Röder, 2006; Bonath et al., 2007), weil den Versuchspersonen Stimuli mit einer relativ hohen Intensität präsentiert wurden. Ein ähnliches Resultat zeichnet sich auch bei Studien ab, die die Verarbeitung semantisch-bedeutsamer, komplexer Stimuli, welche ebenfalls hoch-salient dargeboten wurden, untersuchten und dabei nur Einflüsse nach 100 ms fanden (Molholm, 2004; Senkowski et al.,

2007; Stekelenburg and Vroomen, 2007). Die Ergebnisse einiger anderer Studien widersprechen allerdings der These, dass nur bei niedrig-salienten Reizen in Zeitbereichen vor 100 ms multisensorische Effekte gefunden werden können (Foxy et al., 2002; Murray et al., 2005; Sperdin et al., 2009).

Die multisensorische Modulation im Zeitbereich zwischen 30 und 60 ms konnte über zentro-parietalen Elektroden (Cz, CP1, Pz, P3) beobachtet werden. Dies spricht stark für eine Interaktion zwischen Generatoren im auditorischen und in somatosensorischen Kortex.

Bei audio-visueller Integration wird angenommen, dass eine Modulation der visuellen Komponente P1 (80 - 110 ms) eine erleichterte Verarbeitung visueller Reize darstellt und Aktivierungsanstieg eine Erhöhung der visuellen Salienz widerspiegelt (Mangun and Hillyard, 1991; Hillyard et al., 1998; Busse et al., 2005; Talsma and Woldorff, 2005; Romei et al., 2007, 2009). Eine solche Salienzsteigerung könnte auch die Ursache der erhöhten Amplitude zwischen 50 und 80 ms bei audio-taktile Stimulation auf der linken Seite sein. Auch wenn in diesem Experiment keine Steigerung in der Detektionsleistung gefunden wurde, so trat zumindest der RTE auf.

Im späten Zeitbereich zwischen 150 und 180 ms, welche dem Zeitbereich der auditorischen N100 entspricht, fand ebenfalls eine Modulation statt. In diesem Bereich kam es allerdings zu einer Abschwächung der Amplitude. Diese wurde möglicherweise durch die P2 des SEP's hervorgerufen, denn sie erreicht im selben Bereich (170 - 174 ms) ihre *Peak*-Amplitude wie die N100 des AEPs. Da die beiden Komponenten umgekehrte Vorzeichen tragen, könnte dies eine Erklärung für die Minderung in der Amplitude der N100 bei dem Vergleich [ATL - TL] darstellen. Eine weitere Auslegung der Ergebnisse ist an die audio-visuelle Sprachverarbeitung angelehnt. Hier wird die Annahme vertreten, dass eine Reduktion der Amplitudenhöhe der auditorischen N100 durch eine Verbesserung des Signal-Rausch-Verhältnisses oder durch eine Verringerung des Rechenaufwandes innerhalb auditorischer Regionen verursacht sein könnte

(Van Wassenhove et al., 2005; Stekelenburg und Vroomen, 2012). Wobei auch in einer MEG-Studie, welche audio-taktile Interaktion untersuchte (Gobbelé et al., 2003), suppressive Effekte (75 - 85 ms und 105 - 130 ms) beobachtet wurden, aus denen die Autoren auf eine Suppression der Verarbeitung auditorischer Reize schließen. Lütkenhöner et al. (2002) hingegen vermuten, dass es durch akustische Stimulation zu einer Inhibition von S2 kommt (140 - 220 ms). Im Gegensatz zur Stimulation auf der linken Seite, bei der sich die Trefferrate für audio-taktile und auditorische Stimulation nicht unterschied, war die Detektionsleistung bei audio-taktile Stimulation auf der rechten Seite gegenüber der unimodalen auditorischen Bedingung vermindert. Auch im EKP war ein Unterschied im Vergleich zur linksseitigen Stimulation zu finden. Dass keine Unterschiede im frühesten untersuchten Zeitbereich gefunden wurden, könnte, entsprechend der angeführten Annahme aus dem Bereich der audio-visuellen Interaktionen (Van Wassenhove et al., 2005), darauf hindeuten, dass keine Erleichterung in der Verarbeitung stattfand, sondern womöglich ein suppressiver Effekt auftrat. Allerdings wurde in den fMRT-Daten kein suppressiver Effekt gefunden. In diesem EEG-Experiment wurde keine Quellenlokalisation durchgeführt, daher sind die Annahmen über mögliche Generatoren rein spekulativ. Allerdings weisen die Ergebnisse des fMRT-Experiments auf A1 als Ort hin, in dem eine Modulation stattfindet.

In der hier durchgeführten Untersuchung wurden der Verhaltensgewinn $[AT - A]$ für die Parameter HR und Reaktionszeit mit der Differenz der *Peak*-Amplituden $[(AT - T) - A]$ korreliert. Nur für die Reaktionszeit ergaben sich signifikante Korrelationen; auf der linken Seite im Bereich von 80 - 110 ms und im Bereich 150 - 180 ms auf der rechten Seite. Dabei wurde nicht in schnelle und langsame Reaktionszeiten unterschieden. In einer Studie von Van der Burg et al. (2011) wurde ein Zusammenhang zwischen dem Verhaltensgewinn in einer visuellen Suchaufgabe und multisensorischen Interaktionen gefunden (50 - 60 ms). Das Verhalten und die Höhe der Amplitude $[AV - (A + V)]$ korrelierten dabei. Sperdin et al. (2009) fanden

multisensorische Effekte im Zeitbereich 40 - 84 ms, allerdings nur für Durchgänge mit schnellen Reaktionszeiten; in späteren Bereichen (86 - 128 ms) sind die multisensorischen Effekte unabhängig von der Reaktionszeit. Senkowski et al. (2011) untersuchte diesen Aspekt ebenfalls, fanden aber nur eine Tendenz dahingehend, dass der Verhaltensgewinn mit der Amplitude variierte. Zusammengenommen lässt sich daraus ableiten, dass multisensorische Prozesse zumindest zum Teil an Verhaltenssteigerungen wie dem RTE beteiligt sind.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass die akustisch und somatosensorisch evozierten Potentiale der Literatur entsprechen und dass audio-taktile Interaktion zu einer Modulierung des EKP's, im Vergleich zu unisensorischer Stimulation, führt. Außerdem findet sich auch hier ein Unterschied in der Verarbeitung der Reize abhängig von der Seite der Stimulation.

14 Experiment 5 – SJ

14.1 Einleitung

In den Experimenten 1 bis 3 zeigte sich ein unerwarteter Effekt bei asynchroner Darbietung der audio-taktilen Reize mit einer SOA von 200 ms. Bei der Auswahl der SOA wurde sich auf die Angaben von Gillmeister and Eimer (2007) gestützt, da diese einen Unterschied zwischen synchroner und asynchroner Stimulation fanden. Dennoch zeigten sich keine Unterschiede für die Detektionsrate zwischen den beiden bimodalen Bedingungen; auch nicht für die Sensitivität. Ein Grund dafür könnten interindividuelle Unterschiede in der Wahrnehmung von Synchronizität sein, denn wenn eine Versuchsperson einen zwei Reize als synchron präsentiert wahrnimmt, obwohl sie asynchron dargeboten wurden, könnte dies auch auf andere Verhaltensparameter Auswirkung haben. Den Aspekt der zeitlichen Wahrnehmung kann man zum Beispiel mit Hilfe der Aufgabenstellung SJ untersuchen. Bei SJ-Aufgaben muss die Versuchsperson angeben, ob sie zwei Stimuli synchron oder asynchron wahrgenommen hat. Daher sollte abschließend mit einer SJ-Aufgabe getestet werden, inwieweit Versuchspersonen audio-taktile Stimuli in Abhängigkeit von der SOA als synchron wahrnehmen. Es ist anzunehmen, dass die Wahrnehmung von Synchronizität mit steigender SOA abnimmt, allerdings zwischen den Versuchspersonen schwankt. Von besonderem Interesse ist dabei die Bedingung, bei der die taktile Bedingung 200 ms nach der auditorischen Bedingung präsentiert wird, da diese der synchronen audio-taktilen Bedingung aus Experiment 1, 2 und 3 entspricht. Sollte die Wahrnehmung der Synchronizität eine große Variabilität aufzeigen, könnte dies einen Grund für die unerwarteten Ergebnisse bei der Detektionsleistung in den Experimenten 1 bis 3 darstellen.

14.2 Methoden

14.2.1 Versuchspersonen

Am Experiment nahmen 32 Versuchspersonen teil (20 weiblich; Altersspanne: 20 – 35, alle Rechtshänder). Zwei Versuchspersonen mussten wegen Anwendung einer Strategie ausgeschlossen werden.

14.2.2 Versuchsdesign, Stimuli, Versuchsaufbau und Aufgabe

In diesem Experiment wurde die SOA systematisch von -250 bis +250 ms in 50 ms-Schritten variiert. Wobei bei einer SOA von -250 bis -50 ms der akustische dem taktilen Reiz folgte, bei einer SOA von +50 bis +250 ms der taktile dem akustischen Reiz folgte, und bei einer SOA von 0 ms beide Stimuli gleichzeitig dargeboten wurden.

Der Versuchsaufbau und die Stimuli entsprechen Experiment 1. Eine Schwellenmessung wurde in diesem Experiment nicht vorgenommen. Die auditorischen Stimuli wurden allen Versuchspersonen bei einem dB-Level von 43 dB präsentiert und waren somit für alle Versuchspersonen gut hörbar. Die Stimuli wurden ausschließlich auf der linken Seite präsentiert.

Die Versuchspersonen mussten eine SJ-Aufgabe durchführen, das bedeutet sie mussten angeben, ob sie zwei Stimuli (Sound und Touch) als synchron oder asynchron wahrgenommen haben.

Die Antwortabgabe erfolgte über einen Knopfdruck mit der rechten Hand nach dem Ende eines Durchgangs, welches durch ein aufblinkendes Fragezeichen gekennzeichnet war (ähnlich Experiment 1 - 4). Dieses erschien immer 250 ms nach dem Onset des späteren Stimulus. Die Dauer eines Durchgangs betrug durchschnittlich 3 s, wobei auch hier darauf geachtet wurde den Onset zu variieren (Onset \pm 330 ms in 23 ms-Schritten). Das Experiment bestand aus acht Blöcken, wobei in jedem Block 10 Durchgänge pro Bedingung präsentiert wurden. Um auszuschließen, dass die Versuchspersonen Antwortstrategien benutzten, z. B. Orientierung am

visuellen Antwort-Stimulus oder dem Beachten der zeitlichen Abfolge (welcher Stimulus zuerst kam), wurden sie zum einen instruiert sich nur auf die Gleichzeitigkeit zu konzentrieren und zum anderen wurden sie nach dem Experiment befragt, ob sie eine Strategie verwendet hatten und gegebenenfalls von der Analyse ausgeschlossen.

14.2.3 Ergebnisse

Wie in Tabelle 20 und Abbildung 26 zu sehen ist, nahm die Wahrnehmung der Synchronizität mit zunehmender SOA ab. Am größten ist die Gleichzeitigkeitswahrnehmung bei gleichzeitiger Stimulation (SOA = 0 ms) und nimmt ausgehend von dieser Bedingung sowohl in Richtung -250 ms als auch in Richtung +250 ms ab. Bei der Bedingung SOA = +200 ms nahmen die Versuchspersonen die audio-taktile Stimulation noch zu 41 +/- 29 % als synchron wahr. Anhand der Standardabweichung kann man erkennen, dass die Werte zwischen den Versuchspersonen stark schwankten. Zudem sind in der Abbildung 26 die Datenpunkte der Einzelprobanden abgebildet, um die Größe der Variabilität zu veranschaulichen. Die Werte für die Synchronizitätswahrnehmung bei einer SOA von +200 ms reichen von 1.25 % bis 98 %.

Tabelle 20. Mittelwerte, Standardabweichungen (SD) und Mittelwerten des Standardfehlers (SEM) für die synchrone Wahrnehmung audio-taktile Reize für alle SOA. Hervorgehoben ist die Bedingung +200 ms, da diese der Bedingung ATAS aus Experiment 1 bis 3 entspricht.

SOA	<i>Mittelwert</i> [%]	<i>SD</i> [%]	<i>SEM</i> [%]
-250	23.38	23.09	4.22
-200	36.16	25.50	4.66
-150	51.88	24.60	4.49
-100	71.39	20.91	3.82
-50	82.83	14.48	2.64
0	85.71	14.60	2.67
+50	82.75	16.48	3.01
+100	72.42	25.85	4.72
+150	56.53	30.64	5.60
+200	41.07	29.03	5.30
+250	29.00	26.33	4.81

14.3 Diskussion

Die Wahrnehmung der Synchronizität nahm mit zunehmender SOA ab, sowohl wenn der taktile Reiz führend war als auch wenn der akustische Reiz führend war. Die Versuchspersonen nahmen die beiden Reize auch noch zu 41 % als synchron wahr, wenn der auditorische Stimulus mit einem Zeitversatz von 200 ms vor dem taktilen Stimulus präsentiert wurde. Die Variabilität der Synchronizitätswahrnehmung zwischen den Versuchspersonen war sehr groß und reichte von 1.25 % bis 98 %. Dementsprechend könnten auch einige der Versuchspersonen in den Experimenten 1 bis 3 trotz des zeitlichen Abstandes die Reize als gleichzeitig wahrgenommen haben. Gerade Menschen, die keine Erfahrung mit Aufgaben dieser Art haben, nehmen Reize innerhalb eines größeren Zeitbereichs noch als synchron wahr. Zampini et al. (2005) zeigten beispielsweise, dass die Erfahrung einer Versuchsperson die Fähigkeit zwei Stimuli als zeitlich

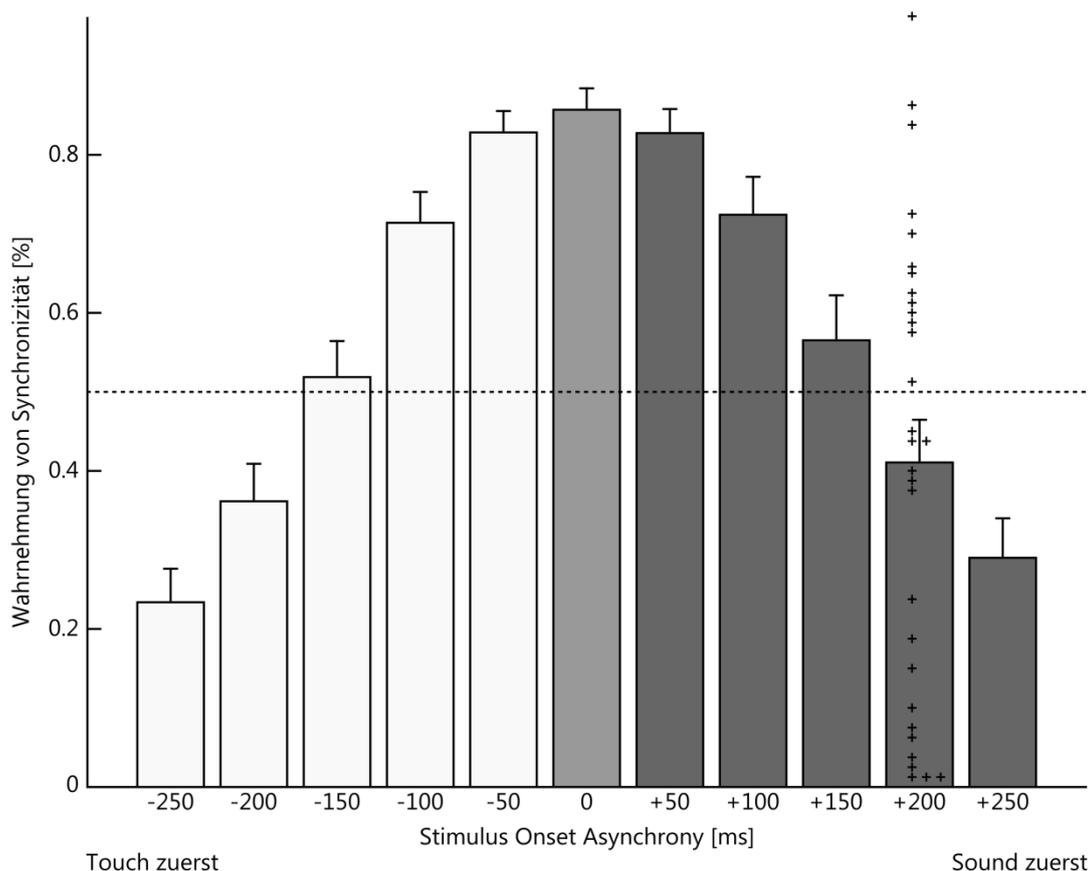


Abbildung 26. Wahrnehmung der Synchronizität bei SOAs von -250 ms (Touch vor Sound) bis +250 ms (Sound vor Touch). Für die Bedingung +200 ms sind die Datenpunkte der einzelnen Versuchspersonen abgetragen, um die Variabilität in der Wahrnehmung zu verdeutlichen. Überlappende Werte sind seitlich versetzt abgebildet.

getrennt zu erkennen beeinflusst. Die Zeitspanne, in der die beiden Reize als synchron wahrgenommen werden (*Just Noticeable Difference* = JND), sank durch Training von 80 auf 40 ms. Auch professionelle Tänzer ziehen Vorteile aus ihrem Training bei der Integration multisensorischer Reize (Jola et al., 2011). Bei Autismus hingegen, welcher dem Spektrum der tiefgreifenden Entwicklungsstörungen zugerechnet wird, kann das Zeitfenster vergrößert werden (Foss-Feig et al., 2010). Weiterhin fanden Meredith et al. (1987) auf zellulärer Ebene, dass der optimale Zeitbereich für multisensorische Integration bis 250 ms nach dem Stimulus-Onset reichen kann.

Zusammen genommen sprechen Ergebnisse dieser Art dafür, dass Stimuli auch dann noch integriert werden bzw. sich in ihrer Verarbeitung beeinflussen können, wenn sie innerhalb eines bestimmten „Integrations-Zeitfensters“ fallen (für eine Übersicht siehe Musacchia and Schroeder, 2009; Ocelli et al., 2011). Dieses Zeitfenster scheint vor allem für audio-taktile Stimulation flexibel zu sein (Fujisaki et al., 2004; Navarra et al., 2007; Di Luca et al., 2009). So zeigten Navarra et al. (2007) beispielsweise, dass sich das „Integrationsfenster“ für audio-taktile Stimuli weitet, wenn die Versuchspersonen für eine kurze Zeit asynchronen audio-taktilen Reizen ausgesetzt wurden. Neben einer Erweiterung dieses „Integrationsfensters“ werden auch andere mögliche Mechanismen diskutiert, durch die asynchron präsentierte Reize als synchron wahrgenommen werden können. Einen weiteren Mechanismus stellt zum Beispiel eine flexible, adaptive Verschiebung des Kriteriums für Synchronizität dar; einen anderen die „Erfahrung“ des Gehirns über seine Umwelt, dass zum Beispiel eine Vibration am Bein durch ein Mobiltelefon und der dazugehörige Ton unterschiedlich lang zum Gehirn brauchen (für eine detaillierte Übersicht siehe Vroomen and Keetels, 2010). Die hohe Variabilität der hier vorgestellten Daten spricht dafür, dass das Integrations-Zeitfenster bei einigen der Versuchspersonen bis 200 ms, wenn nicht gar bis 250 ms, ausgeweitet ist.

Auch die Intensität eines Stimulus könnte die Ausdehnung des Integrations-Zeitfensters ändern. Bei schwelennaher Reizung könnte sich das Zeitfenster weiter ausdehnen, als wenn überschwellige, gut detektierbare Reize präsentiert werden. Dies wiederum spräche dafür, dass das Gehirn aus Erfahrungen „lernt“ und eine Art Kompensationsmechanismus besitzt (Vroomen and Keetels, 2010). Dass sich der Punkt der subjektiv wahrgenommenen Gleichzeitigkeit (PSS = *Point of Subjective Simultaneity*) in Abhängigkeit von der Stimulus-Intensität verschiebt, konnte bereits gezeigt werden (Jaśkowski and Verleger, 1999, 2000). Dass die Komplexität einen Einfluss auf ein solches „Integrationszeitfenster“ hat, konnte ebenfalls bestätigt werden (Dixon and Spitz, 1980; Zampini et al., 2003; für eine Übersicht siehe auch Alais et al., 2010).

Wichtig erscheint die Flexibilität der Fensterweite für audio-taktile Stimulus-Kombinationen auch insofern, da die Informationsübertragung von verschiedenen Körperteilen zu S1 unterschiedlich lang benötigt (Bergenheim et al., 1996; Menning et al., 2005). Daher sollte in zukünftigen Studien überprüft werden, inwieweit die Wahrnehmung von Gleichzeitigkeit und Salienz zusammenhängen. Also ob sich in Abhängigkeit von der Salienz der Abstand zwischen der JND und dem PSS vergrößert. Zudem sollte untersucht werden, ob die Steigerung der Detektionsleistung bzw. der Sensitivität bei asynchroner Präsentation von der Wahrnehmung der Gleichzeitigkeit abhängt.

Eine weitere Frage bezieht sich auf den Unterschied der hier präsentierten Ergebnisse zu denen von Gillmeister and Eimer (2007): Wieso werden bei gleicher SOA einmal Unterschiede zwischen synchroner und asynchroner Darbietung gefunden und ein anderes Mal nicht? Eine mögliche Erklärung könnte darin liegen, dass die JND für akustische und taktile Vibrationsreize kleiner ist als dies für taktile Druckreize und akustische Reize der Fall ist. Die gemeinsame Eigenschaft von Vibration und akustischem Reiz, die Frequenz, könnte daher bei der zeitlichen Auflösung einen Vorteil bieten (Fain, 2003).

15 Allgemeine Diskussion

15.1 Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

Auf Verhaltensebene wurde eine Steigerung der Detektionsleistung akustischer Reize durch aufgabenirrelevante taktile Stimuli beobachtet, wobei die Leistungssteigerung durch die Veränderung der perzeptuellen Sensitivität (d') moduliert wurde. Dieses Ergebnis konnte erstmals mit erhöhten Aktivierungen in A1, aber auch im PT, in Verbindung gebracht werden. Außerdem konnte gezeigt werden, dass A1 und PT während synchroner Darbietung, und PT während asynchroner Darbietung, mit einem Netzwerk aus subkortikalen, somatosensorischen und heteromodalen Regionen verbunden sind. Zudem co-variiert diese Verbindung mit der Wahrnehmungssensitivität der Versuchsperson. Die anschließende Untersuchung der zeitlichen Dynamik ergab, dass die Höhe der *Mean*-Amplituden bei einer linksseitigen Stimulation zwischen 30 und 60 ms durch gleichzeitige taktile Stimulation moduliert wird. Eine Korrelation dieser Modulation mit Verhaltensparametern wurde jedoch nicht gefunden. Eine Veränderung in der Höhe der Amplitude wurde außerdem auch in späteren Zeitbereichen beobachtet (80 - 110 ms und 150 - 180 ms). Zudem korrelierte die Differenz der *Peak*-Amplitude $[(AT - T) - A]$ zwischen 80 und 110 ms mit dem Verhaltensgewinn der Reaktionszeit $[AT - A]$. Für die rechtsseitige Stimulation wurde eine Modulation der Amplitude zwischen 80 und 110 ms und eine Korrelation mit der Reaktionszeit im späten Zeitbereich gefunden.

Es kann weiterhin festgehalten werden, dass audio-taktile Interaktion sowohl auf Verhaltensebene, als auch auf der Ebene der zugrunde liegenden physiologischen Prozesse Asymmetrien aufweist. Für den Verhaltensgewinn bei linksseitiger Stimulation wurden einerseits neuronale Korrelate in A1 und PT gefunden, andererseits Amplitudenmodulationen im Bereich von 50 bis 180 ms.

15.2 Einordnung der Ergebnisse in die Literatur

Zusammengenommen sprechen die hier vorgestellten Ergebnisse dafür, dass auch im Menschen die Interaktion von auditorischen und taktilen Informationen bereits in A1 stattfinden könnte. Die im fMRT-Experiment identifizierten Areale A1 und PT könnten Generatoren der im EEG-Experiment gefundenen Komponenten darstellen. Diese Annahme kann allerdings mit Hilfe der erhobenen Daten und angewandten Analysemethoden nicht belegt werden. Aufgrund der geringen Elektrodenzahl (32 Kanäle) wurde keine Quellenanalyse durchgeführt.

Die auf die Ergebnisse von Lakatos et al. (2007) gründende These, dass auch im Menschen audio-taktile Interaktion bereits in A1 stattfindet, konnte durch die in Experiment 3 erbrachten Resultate bestätigt werden. Lakatos et al. (2007) lieferten Hinweise darauf, dass in A1 beim Makaken taktile Reize modulatorisch auf die Verarbeitung von akustischen Reizen wirken. Sie konnten die supragranulären Schichten in A1 als Quelle des somatosensorischen Inputs ausmachen. Allerdings wurde keine direkte Änderung von Aktionspotentialen beobachtet, sondern Veränderungen des Feldpotentials, welches wiederum das Auslösen eines Aktionspotentials durch akustische Reize erleichtert (siehe auch Meredith und Allman, 2009). Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass dieser Einfluss modulatorisch ist. Aufgrund des somatosensorischen Inputs in supragranulären Schichten, argumentieren sie, dass es sich um Feedforward-Projektionen aus dem nicht-spezifischen Teil des Thalamus (Jones, 1998; de la Mothe et al., 2006) handelt. Feedback-Projektionen schließen sie aus, da keine Veränderungen in den infragranulären Schichten gefunden wurden (Felleman and Van Essen, 1991). Auch der zeitliche Ablauf des somatosensorischen Inputs, welcher bereits nach 9 ms in den supragranulären Schichten von A1 endet, deutet auf einen Feedforward-Mechanismus hin.

Es stellt sich nun die Frage warum in früheren audio-taktilen Studien am Menschen nur im auditorischen Assoziationskortex (A2 und höhere Areale) multisensorische Effekte gefunden wurden (Foxe et al., 2000, 2002; Lütkenhöner et al., 2002; Gobbelé et al., 2003; Sperdin et al.,

2009). Dies könnte unter anderem daran liegen, dass die Versuchspersonen die Stimuli oftmals nur passiv verfolgen mussten (Foxe et al., 2000, 2002; Lütkenhöner et al., 2002; Gobbelé et al., 2003) oder daran dass hoch-saliente Reize verwendet wurden (Foxe et al., 2000, 2002; Lütkenhöner et al., 2002; Gobbelé et al., 2003; Murray et al., 2005; Sperdin et al., 2009). Für diese Annahme spricht weiterhin, dass Studien, deren Ergebnisse auf eine späte multisensorischen Verarbeitung hindeuten (Kennett et al., 2001; McDonald et al., 2003; Bonath et al., 2007), hauptsächlich mit hoch-salienten, komplexen Reizen arbeiten und sich oftmals mit kognitiven Prozessen wie Aufmerksamkeit, Gedächtnis, Sprache oder illusorischen Phänomenen (z. B. Bauchredner-Effekt) beschäftigen. Inwieweit die Salienz bei multisensorischen fMRT-Untersuchungen eine Rolle spielt, ist wenig erforscht (Noesselt et al., 2010; Werner and Noppeney, 2010a, 2010b). Bei EEG-Untersuchungen hingegen gibt es konträre Ergebnisse. Ebenso wie bei Senkowski et al. (2011) wurden im hier vorgestellten EEG-Experiment Amplitudenmodulationen für kortikale Komponenten in frühen Zeitbereichen (< 100 ms) nur für niedrig-saliente Stimuli gefunden. In anderen Studien konnten ähnliche Modulationen auch mit hoch-salienten Stimuli beobachtet werden (z. B. Foxe et al., 2000; Murray et al., 2005).

Neben der Verwendung von sehr einfachen schwelennahen akustischen Stimuli wurde in allen in dieser Arbeit vorgestellten Experimenten (mit Ausnahme von Experiment 5) eine einfache Detektionsaufgabe verwendet. Die Umstände, dass weder eine komplexe Aufgabe (z. B. zeitliche und räumliche Paradigmen) noch komplexe Stimuli (z. B. Sprachreize) benutzt wurden, könnten erklären warum im vorgestellten fMRT-Experiment beim Vergleich der unisensorischen auditorischen Bedingung mit der audio-taktilen Bedingung keine Aktivierungen im STS gefunden wurden. Bei Studien mit audio-visuellen Reizen konnten hingegen auch bei nicht-komplexen Reizen und Aufgaben Aktivierungen im STS beobachtet werden (z. B. Beauchamp et al., 2008; Noesselt et al., 2010). Beauchamp et al. (2004a) stellten zudem die Vermutung auf, dass der STS besonders stark auf „reale“ Stimuli reagiert, d. h. Aktivierungen bei verrauschten akustischen

Reizen sind geringer als bei nicht verrauschten, ebenso auf bekannte und kongruente Reizkombinationen (Hein et al., 2007; Doehrmann et al., 2010). Diese Annahme passt zu den hier beobachteten fMRT-Befunden, dass in Experiment 3 keine direkten Aktivierungen im STS gefunden wurden, da es sich bei dem hier verwendeten akustischen Reiz um weißes Rauschen handelte. Des Weiteren wird angenommen, dass der STS besonders stark an der Verarbeitung von auditorischen und visuellen Stimuli beteiligt ist (Beauchamp, 2005b). Der Einfluss von taktilen Reizen auf Aktivierungen im STS könnte sich auf Zusatzinformationen bei der zwischenmenschlichen Kommunikation beschränken (Beauchamp et al., 2008). Auch die Ergebnisse der PPI-Analyse in Experiment 3 sprechen für einen Einfluss des STS auf die Verarbeitung audio-taktile Stimuli, aber wie genau dieser Einfluss aussieht, kann mit dieser Analyse nicht bestimmt werden. Zudem wurde eine Verbindung des auditorischen Kortex mit den SMG identifiziert, welchem die Eigenschaft zugeschrieben wird, vor allem bei somatosensorischen Reizen im körpernahen Raum, von Bedeutung zu sein (Bjoertomt et al., 2009). Welche Rolle heteromodale Areale wie der STS und SMG bei audio-taktile Interaktion spielen, kann mit Hilfe funktioneller Konnektivitätsanalysen wie DCM und Granger Kausalität weiterführend untersucht werden. Diese bieten die Möglichkeit genauere Aussagen über die Art der Verbindung zu treffen, jedoch war eine Anwendung dieser Verfahren auf die vorliegenden fMRT-Daten nicht möglich.

15.3 Zusammenspiel sensorisch-spezifischer und heteromodaler Areale bei MSI

Wie schon in der Einleitung beschrieben (siehe Abschnitt 9.5), wird vermutet, dass sensorisch-spezifische und heteromodale Regionen, ebenso wie auch bei unisensorischen Prozessen, bei der MSI unterschiedlichen Aufgaben dienen. In sensorisch-spezifischen Regionen stellt die Modulation der Verarbeitung von unisensorischen Stimuli durch eine zweite Modalität vermutlich Interaktionsprozesse dar. Heteromodale Regionen hingegen sind potenziell für die Integration von Reizen verschiedener sensorischer Modalitäten zu einem Perzept und für die Abbildung der

Umwelt als ein Gesamtbild zuständig. Der PFC spielt beispielsweise eine Schlüsselrolle bei der zeitlichen Integration sowie bei übergeordneten Kontrollprozessen von kognitiven Prozessen (z. B. Burgess and Shallice, 1996; D'Esposito and Postle, 1999; Duncan and Owen, 2000). Der posteriore Parietalkortex ist einer der Hauptregionen im visuellen „Wo“-Pfad und zuständig für die Verarbeitung räumlicher Informationen und die Umsetzung von geplanten Bewegungen (Husain and Nachev, 2007; Reichenbach et al., 2011; Ogawa and Inui, 2012). Der intraparietale Sulcus wird mit visueller Aufmerksamkeit und der Koordination von Wahrnehmung und Bewegung in Zusammenhang gebracht (Husain und Nachev, 2007; Cotti et al., 2011; Davranche et al., 2011). Der posteriore STS bildet einen Teil des auditorischen „Wo“-Pfades und ist somit auch an der Verarbeitung räumlicher Informationen beteiligt, u. a. von Bewegung (Rauschecker and Tian, 2000). Im Parietal- und Frontalkortex (Downar et al., 2000; Bremmer et al., 2001), aber auch im STS (Beauchamp et al., 2008) gibt es zudem Bereiche, die sowohl auf visuelle, als auch auditorische und taktile Reize, reagieren. Allerdings enthalten all diese Regionen neben Bereichen mit multisensorischen Neuronen auch Teilregionen, die überwiegend für die Verarbeitung nur einer Modalität zuständig sind (Beauchamp et al., 2004a). Die Theorie, dass sich die Verarbeitung multisensorischer Stimuli zwischen sensorisch-spezifischen und heteromodalen Regionen unterscheidet, wird auch durch Daten von Einzelzell-Studien bestärkt (Meredith et al., 2012). In verschiedenen kortikalen und subkortikalen Regionen unterscheidet sich das Verhältnis unimodaler und bimodaler Neurone, was sich in der Qualität und Quantität multisensorischer Interaktion bzw. Integration niederschlägt (Perrault et al., 2005). Neben uni- und multisensorischen Neuronen, wurde in vielen Arealen ein dritter Typ von Neuronen (*subthreshold*; siehe Abschnitt 9.4, sowie Abbildung 2) entdeckt (Allman and Meredith, 2007; Allman et al., 2008; Keniston et al., 2009; Meredith et al., 2009). Diese reagieren bei unisensorischer Stimulation nur auf die von ihnen präferierte Modalität. Allerdings kann ein Reiz in einer zweiten Modalität, welcher allein keine Antwort auslösen würde, dafür sorgen, dass z. B.

die Schwelle, die für das Auslösen eines Aktionspotentials überschritten werden muss, gesenkt wird. Da sich das Verhältnis von unisensorischen zu *subthreshold* zu multisensorischen Neuronen je nach Region ändert, könnte dies eine Erklärung dafür darstellen, warum durch multisensorische Stimulation in verschiedenen Regionen unterschiedliche Antwortmuster ausgelöst werden; von sub- bis superadditiven Effekten oder sogar keine Aktivierung. Vor allem in heteromodalen Arealen wurden bisher multisensorische Neurone gefunden, aber auch unimodale und *subthreshold* Neurone; in unisensorisch spezifischen Arealen vor allem die letzten beiden Neuronentypen. Dass neben unimodalen vor allem *subthreshold* Neurone in sensorisch-spezifischen Regionen vorkommen, unterstützt die Annahme, dass in diesen Regionen hauptsächlich modulatorische Interaktionsprozesse ablaufen; ebenso wie die Tatsache, dass in heteromodalen Arealen vermehrt multisensorische Neurone vorkommen, welche Signale integrieren. Dieser Befund bietet somit einen weiteren Baustein für die Annahmen der moderat-interaktive Theorie.

Wie bereits angedeutet handelt es sich bei der Salienz um eine Stimulus-Eigenschaft, die bei der Erforschung der MSI nicht außer Acht gelassen werden sollte. Es wurden vermehrt Unterschiede in der Verarbeitung von hoch- und niedrig-salienten Stimuli gefunden (z. B. Odgaard et al., 2003, 2004; Gillmeister und Eimer, 2007b; Noesselt et al., 2010; Werner und Noppeney, 2010a, 2010b; 14.3.2). Beschrieben wurde dies bereits in der Regel der inversen Effektivität (Stein und Meredith, 1993). Gerade bei der Untersuchung komplexer Reize wird die Salienz oftmals nicht ausreichend beachtet und den Versuchspersonen werden nur hoch-saliente Reize dargeboten (für einige wenige Ausnahmen: Stevenson and James, 2009; Doehrmann et al., 2010; Werner and Noppeney, 2010a, 2010b). In einer der Studien (Werner und Noppeney, 2010a) wurden den Versuchspersonen intakte oder verrauschte komplexe visuelle sowie auditorische bzw. audio-visuelle Reize gezeigt, welche sie passiv betrachten oder einer von zwei Kategorien zuordnen mussten. Ihre Ergebnisse deuten darauf hin, dass es bei der Verarbeitung intakter audio-visueller

Stimuli zu subadditiven oder gar suppressiven Effekten im STS kommt; erst bei verrauschten Stimuli konnten additive Effekte beobachtet werden. Außerdem konnten sie zeigen, dass sich anhand des Benefits, den die Versuchspersonen aus der zusätzlich präsentierten Modalität zogen, die Aktivierung im STS vorhersagen ließ. Superadditive Effekte traten nur bei solchen Versuchspersonen auf, die auch von der audio-visuellen Präsentation profitierten. Darüber hinaus fanden sie nur im STS Aktivierungen für die Kategorisierungsaufgabe, nicht jedoch in frühen sensorischen Arealen. Diese Ergebnisse sprechen dafür, dass auch auf Ebene von Neuronenpopulationen die Regel der inversen Effektivität Gültigkeit aufweist. Die Ergebnisse des EEG-Experimentes und der Studie von Senkowski et al. (2011) sprechen ebenfalls für eine Einhaltung dieser Regel. Allerdings gibt es auch gegensätzliche Befunde. Wie bereits berichtet, zeigen die Ergebnisse einiger EEG-Studien, trotz Verwendung hoch-salienter Reize, multisensorische Effekte in Zeitbereichen vor 100 ms auf. Auch in der vorliegenden Arbeit gab es Ergebnisse, die nicht mit der inversen Effektivität übereinstimmen. Im ersten Experiment löste nicht der ineffektivste taktile Reiz (niedrigste Intensität) die höchste Steigerung in der Detektionsleistung akustischer Stimuli aus, sondern der Reiz mittlerer Intensität. Dass inverse Effektivität bei MSI nicht zwangsläufig zutreffen muss, berichteten auch Ross et al. (2007b). Sie fanden einen umgekehrt u-förmigen Zusammenhang zwischen dem Leistungsanstieg und dem Signal-Rausch-Verhältnis der präsentierten Stimuli. Inwieweit das Prinzip der inversen Effektivität Allgemeingültigkeit hat, bleibt somit offen. Um Ergebnisse hinsichtlich der inversen Effektivität besser vergleichen zu können, sollten sich zukünftige Studien beim Design und der Datenanalyse an den Vorgaben von Holmes (2009) orientieren (z. B. Beachtung des Deckeneffekts). Wie bereits in der Einleitung erwähnt, ist es auch umstritten, ob Superadditivität ein grundlegendes Kriterium für MSI ist. Die Daten des fMRT-Experimentes sprechen dafür, dass nicht nur superadditive Antworten zu einer Verbesserung von Verhalten führen können. Denn auch bei

linksseitiger asynchroner Darbietung der audio-taktilen Reize kam es zu einer verbesserten Detektion des akustischen Reizes, obwohl die BOLD-Antwort in PT nicht superadditiv war.

Die vorgestellten Studien und Ergebnisse deuten darauf hin, dass es Unterschiede in der Aktivierung zwischen sensorisch-spezifischen und heteromodalen Arealen gibt, je nachdem welche Art von Aufgabe oder Stimulusmaterial verwendet wird. Die Arbeitshypothese, ob Aktivierungsunterschiede in primären sensorischen Arealen vor allem bei geringer Komplexität in heteromodale Areale bei hoher Komplexität zu finden sind und in welchem Zusammenhang ein etwaiger Effekt mit der Salienz steht, sollte überprüft werden. Es wäre zu erwarten, dass in Regionen wie A1 nur dann ein MSI-Effekt gefunden wird, wenn ein einfacher akustischer Reiz schwellennah präsentiert wird. Ausgehend davon wäre es wesentlich zu untersuchen, ob und in welchen Regionen des Gehirns es Überschneidungen bzw. Unterschiede in der Verarbeitung von einfachen und komplexen Reizen gibt. Zusätzlich sollte die Salienz und Aufgabenkomplexität variiert werden. Das gleiche gilt für den Faktor Aufgabenkomplexität. Für heteromodale Regionen kann, ausgehend von den Resultaten von Werner und Noppeney (2010a, 2010b) und Beauchamp et al. (2004b), angenommen werden, dass vor allem bei hoher Komplexität, aber niedriger Salienz, multisensorische Integration beobachtet werden kann. Die Ergebnisse von Beauchamp et al. (2004b) geben Hinweise darauf, dass der STS besonders stark auf „reale“ Stimuli reagiert, d. h. Aktivierungen bei verrauschten Reizen geringer sind als bei intakten. Werner und Noppeney (2010a, 2010b) zeigten in ihren Studien eine höhere Aktivierung im STS bei niedrig salienten Reizen. Dies ist insofern schlüssig, da Aktivierungen von geringer Intensität mehr verstärkt werden können, als solche die bereits eine hohe Intensität aufweisen. Diese Ergebnisse sprechen für einen Aspekt der Arbeitshypothese, welcher besagt, dass in heteromodalen Regionen die Höhe des BOLD-Signals von der Komplexität und der Salienz eines Stimulus abhängig ist. Von besonderem Interesse wäre hierbei die Untersuchung, ob Salienz bzw. Komplexität einen Grenzwert aufweisen und diese beiden Faktoren interagieren.

15.4 Multisensorische Interaktion versus Multisensorische Integration

Die Vermutung liegt nahe, dass man multisensorische Interaktion und Integration voneinander abgrenzen sollte (für eine ähnliche Ansicht siehe auch Kayser und Logothetis, (2007)). Unter multisensorischer Interaktion sollten dabei die Prozesse zusammengefasst werden, die automatisch ablaufen (*bottom-up*). Dies schließt z. B. einfache Aufgaben wie Detektion eines Reizes oder die schnellstmögliche Reaktion auf einen Reiz (*speeded response task*) ein. Die Untersuchung dieser Prozesse dient vor allem dem Verständnis grundlegender Mechanismen und Prinzipien beim Zusammenspiel mehrerer Modalitäten, ähnlich wie bei den drei Grundregeln der MSI. Vor allem bei Tierstudien ist diese Art der Untersuchung von Relevanz, da hier die Eigenschaften von einzelnen Zellen, kleineren Neuronengruppen und deren Verschaltung untersucht werden kann. Außerdem kann angenommen werden, dass die interaktiven und modulatorischen Prozesse der MSI bereits in primären sensorischen Arealen stattfinden.

Unter multisensorischer Integration könnte man im Gegenzug die Verarbeitung von komplexeren Stimuli verstehen, die dazu dient Objekte zu erkennen. Solche Prozesse wiederum unterliegen oftmals kognitiven Prozessen wie Aufmerksamkeit und Gedächtnis und erfordern Feedback (Spence and Driver, 2004; Talsma et al., 2007). Informationen aus verschiedenen Modalitäten können dementsprechend entweder direkt in heteromodalen Arealen oder durch Feedback-Projektionen in sensorisch-spezifische Areale integriert werden. Als Konsequenz sollte bei zukünftigen Untersuchungen der Verarbeitung multisensorischer Reize ein besonderes Augenmerk darauf gerichtet werden auf welchem Prozess (Interaktion oder Integration), der Fokus liegt.

15.5 Potenzielle Kommunikationswege in MSI-Netzwerk

Wie bereits angedeutet ist neben dem Wissen über den Ort der Interaktion bzw. Integration von multisensorischen Reizen auch das Verständnis essentiell, wie die einzelnen Regionen bzw. die darin befindlichen Neuronenverbände miteinander verbunden sind oder gar kommunizieren.

Bezüglich der Verschaltung zwischen verschiedenen Regionen gibt es bereits Erkenntnisse aus Tierstudien. Schroeder et al. (2001) fanden heraus, dass die Region CM robuste Aktivierungen bei somatosensorischer Reizung zeigt. Bei taktilem Input in CM, ebenso wie bei auditorischem Input, wird zuerst die vierte Schicht erregt. Diese Erregung breitet sich anschließend über die extragranulären Schichten aus. Daraus schlossen Schroeder et al. (2001), dass es sich um einen Feedforward-Mechanismus handelt (Rockland and Pandya, 1979; Felleman and Van Essen, 1991). Ein anderes Muster fanden Lakatos et al. (2007) bei der Untersuchung der Region A1 und machten als Quelle des somatosensorischen Inputs die supragranulären Schichten aus. Die Antwort auf den taktilen Reiz zeigte sich in einer Veränderung des Feldpotentials, ohne dass sich dies in einer Aktionspotentialveränderung widerspiegelte. Dies deutet daraufhin, dass es sich um einen modulatorischen Einfluss taktilen Inputs auf A1 handelt. Der Input in die supragranulären Schichten gibt einen Hinweis darauf, dass der Input über das nicht-spezifische thalamische System (Jones, 1998) oder die multisensorischen Thalamuskern (Morel and Kaas, 1992; de la Mothe et al., 2006) nach A1 gelangt. Bei Studien zur Verschaltung zwischen auditorischen und visuellen sensorischen Arealen erlangte man ein anderes Ergebnis. Der von V1 nach A1 projizierende Input endet in infragranulären Schichten was auf einen Feedback-Mechanismus schließen lässt (Schroeder et al., 2003). Projektionen aus dem auditorischen Kortex enden meist in den peripheren Bereichen von V1 (Falchier et al., 2002). Dass bei MSI mit visuellen Stimuli vornehmlich Feedback-Projektionen gefunden werden, kann durch Unterschiede in der Inputschicht und außerdem verschiedenen Signalübertragungszeiten erklärt werden. Die Zeit, die ein visuelles Signal vom Auge nach V1 braucht, ist 10 - 20 ms länger als für auditorische und

taktile Signale um nach A1 bzw. S1 zu gelangen. Entsprechend würde visueller Input über thalamische oder laterale Verbindungen erst nach dem auditorischen und somatosensorischen Input in den betreffenden Regionen eingehen. Lakatos et al. (2007) konnten in ihren Daten zeigen, dass somatosensorischer Input in A1 vor dem auditorischen Input erreicht und somit eine „vorbereitende Wirkung“ hat, indem die Neurone empfänglicher gegenüber Entladungen, ausgelöst durch Signale der sensorische-spezifischen Modalität, werden. Der somatosensorische Input in A1 führt außerdem zu einem Phasen-*Reset* (Rücksetzung der Phase einer Schwingung, Makeig et al., 2004; Lakatos et al., 2005, 2007; Mercier et al., 2013). Dass der somatosensorische Input vermutlich über den nicht-spezifischen Thalamus nach A1 gelangt, passt mit der Hypothese von Jones (2001) zusammen, dass dieser Teil des Thalamus eine wichtige Rolle bei der Synchronisierung kortikaler Prozesse spielt.

Der Forschungszweig, welcher sich mit Oszillationen und deren Wirken auf MSI beschäftigt, wird immer populärer. Die Untersuchung von Oszillationen stellt eine Möglichkeit dar, die Frage zu beantworten, wie Neuronenverbände über weite Entfernungen, z. B. zwischen A1 und S1, ihre Aktivität koordinieren, um Informationen zu enkodieren. Als Oszillation wird die repetitive Synchronisation der Feuerrate von Neuronen bezeichnet (Womelsdorf and Fries, 2007). Durch ihre Dynamik bildet sie einen flexiblen Mechanismus, der funktionelle Konnektivität auch über größere Entfernungen ermöglicht. Oszillationen können sowohl bei Studien an Tieren als auch am Menschen untersucht werden. Dabei müssen verschiedene Frequenzbänder unterschieden werden, die, so wird vermutet, verschiedene Funktionen erfüllen. Gamma-Oszillationen (>30 Hz) werden beispielsweise eher mit aktiver Verarbeitung und Feedbackmechanismen in Verbindung gebracht (Salinas and Sejnowski, 2001; Womelsdorf and Fries, 2006; Womelsdorf et al., 2006), Beta-Oszillationen (12 - 30 Hz) mit der Ansammlung sensorischer Informationen (Kisley and Cornwell, 2006; Senkowski et al., 2006; Donner and Siegel, 2011) und Alpha-Oszillationen (8 - 12 Hz) mit funktioneller Inhibition (Romei et al., 2007; Jensen et al., 2012).

Es konnten in den letzten Jahren vermehrt Hinweise erbracht werden, dass neuronale Oszillationen eine wesentliche Rolle bei MSI spielen. So konnte beispielsweise gezeigt werden, dass Signale zwischen unisensorischen, aber auch unisensorischen und multisensorischen Kortizes, mit der Wahrnehmungsleistung oder auch der Kohärenz von multisensorischen Reizen variieren (Schneider et al., 2008; Senkowski et al., 2008; Fiebelkorn et al., 2011, 2013; Thorne et al., 2011; Diederich et al., 2012). Dabei wird einerseits davon ausgegangen, dass die Phasenübereinstimmung mehrerer neuronaler Signale für das Filtern relevanter Informationen und die effiziente Vermittlung zwischen verschiedenen Arealen förderlich ist. Außerdem wird angenommen, dass oszillatorische Prozesse in einer Region oszillatorische Prozesse in einer anderen Region beeinflussen können (Phasen-Reset, z. B. Lakatos et al., 2007; Kayser et al., 2008), wobei ein solcher Reset nicht zwingend eine Erhöhung neuronaler Aktivität auslösen muss (Makeig et al., 2004; Shah et al., 2004; Becker et al., 2008). Die Ergebnisse der bisherigen Studien lassen verschiedene hypothetische Szenarien zu, auf welcher Ebene im Gehirn Oszillationen auftreten (Senkowski et al., 2008). Dabei ist wie in der anfangs beschriebenen offen (siehe Abschnitt 9.5, sowie Abbildung 3), ob oszillatorische Prozesse eher zwischen sensorisch-spezifischen und multisensorischen oder nur zwischen sensorisch-spezifischen Regionen stattfindet. Weiterhin wird auch die Möglichkeit diskutiert, ob nur innerhalb multisensorischer Areale Übereinstimmung der neuronalen Signale durch Oszillationen verändert werden kann, oder sogar über sensorisch-spezifische, multisensorische und thalamische Regionen. Die Untersuchung von Oszillation könnte daher zusätzliches Licht in die Verknüpfung und den Einfluss zwischen verschiedenen Regionen bei MSI bringen.

15.6 Ausblick

Neue Analysemethoden wie Wavelets, mit Hilfe der Oszillationen analysiert werden können, und andere funktionelle Konnektivität (z. B. ICA (Naumer et al., 2011)), ebenso wie neue Messmethoden (TMS (Romei et al., 2007), DTI (Beer et al., 2011)) oder die Kombination von

verschiedenen Techniken (z. B. EEG-fMRI) können helfen das Verständnis über MSI zu erweitern. Auch die Einbeziehung von Verhaltensparameter kann dabei entscheidende Hinweise liefern (Sperdin et al., 2009, 2010; Noesselt et al., 2010; Werner and Noppeney, 2010a, 2010b; Van der Burg et al., 2011). Vor allem die Anwendung von Techniken, die Verbindungen zwischen Regionen im Gehirn weiter aufdecken, können helfen die weiterhin offene Frage bezüglich der Asymmetrie MSI zu klären. Ob die Beteiligung der Hemisphären, sowie auch bestimmter Areale (z. B. STS), von der wahrgenommenen Modalität abhängig ist, sollte insbesondere durch Experimente aufgedeckt werden, welche mehr als nur zwei Sinne auf einmal untersuchen (siehe z. B. Diederich and Colonius, 2004; Beauchamp, 2005b; Beauchamp et al., 2008; Hecht et al., 2008; Di Luca et al., 2009). Auch Erkenntnisse aus der medizinischen Forschung können dazu beitragen MSI besser zu verstehen. Dies gilt sowohl für somatische Erkrankungen (Hörverlust (Hötting and Röder, 2009), Sehbehinderung (Collignon et al., 2009), Cochlea Implantat-Träger (Rouger et al., 2007), Tinnitus (Dehmel et al., 2008; Basura et al., 2012), Synästhesie (Ro et al., 2007; Beauchamp and Ro, 2008)) als auch für psychische Erkrankungen (Schizophrenie (Foxe et al., 2005; Ross et al., 2007a; Stone et al., 2011; Stekelenburg et al., 2013), Autismus (Bebko et al., 2006; Foss-Feig et al., 2010; Russo et al., 2010)).

Zusammengenommen deuten die vorgestellten Ergebnisse darauf hin, dass audio-taktile Interaktion bereits in frühen auditorischen Arealen wie A1 stattfindet, ähnlich wie bei audiovisueller Interaktion. Die gesteigerte Detektionsleistung des akustischen Reizes welche sich in der Veränderung der perzeptuellen Sensitivität (d') widerspiegelt, deutet zudem darauf hin, dass es sich bei der audio-taktilen Interaktion um einen sensorischen Prozess handelt. Zudem scheint bei audio-taktile Interaktion ein Lateralisierungseffekt vorzuliegen. Sowohl die Verhaltensdaten, als auch die neuronalen Korrelate und zeitlichen Dynamiken wiesen Unterschiede zwischen links- und rechtsseitiger Stimulation auf. Ob dies an der Art der Stimulation (taktile Druckreiz, niedrig-salienter akustischer Reiz) liegt, sollte in Folgeexperimenten genauer untersucht werden.

16 Literaturverzeichnis

- Alais D, Newell FN, Mamassian P (2010) Multisensory processing in review: from physiology to behaviour. *Seeing and perceiving* 23:3–38 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20507725> [Accessed November 5, 2012].
- Allman BL, Keniston LP, Meredith MA (2008) Subthreshold auditory inputs to extrastriate visual neurons are responsive to parametric changes in stimulus quality: sensory-specific versus non-specific coding. *Brain Res* 1242:95–101.
- Allman BL, Keniston LP, Meredith MA (2009) Not just for bimodal neurons anymore: the contribution of unimodal neurons to cortical multisensory processing. *Brain topography* 21:157–167.
- Allman BL, Meredith MA (2007) Multisensory processing in “unimodal” neurons: cross-modal subthreshold auditory effects in cat extrastriate visual cortex. *J Neurophysiol* 98:545–549.
- Amedi A, Von Kriegstein K, Van Atteveldt NM, Beauchamp MS, Naumer MJ (2005) Functional imaging of human crossmodal identification and object recognition. *Exp Brain Res* 166:559–571.
- Basura GJ, Koehler SD, Shore SE (2012) Multi-sensory integration in brainstem and auditory cortex. *Brain Res* 1485:95–107.
- Beauchamp MS (2005a) Statistical criteria in fMRI studies of multisensory integration. *Neuroinformatics* 3:93–113.
- Beauchamp MS (2005b) See me, hear me, touch me: multisensory integration in lateral occipital-temporal cortex. *Current opinion in neurobiology* 15:145–153.
- Beauchamp MS, Argall BD, Bodurka J, Duyn JH, Martin A (2004a) Unraveling multisensory integration: patchy organization within human STS multisensory cortex. *Nat Neurosci* 7:1190–1192.
- Beauchamp MS, Lee KE, Argall BD, Martin A (2004b) Integration of auditory and visual information about objects in superior temporal sulcus. *Neuron* 41:809–823.
- Beauchamp MS, Nath AR, Pasalar S (2010) fMRI-Guided transcranial magnetic stimulation reveals that the superior temporal sulcus is a cortical locus of the McGurk effect. *J Neurosci* 30:2414–2417.
- Beauchamp MS, Ro T (2008) Neural substrates of sound-touch synesthesia after a thalamic lesion. *J Neurosci* 28:13696–13702.
- Beauchamp MS, Yasar NE, Frye RE, Ro T (2008) Touch, sound and vision in human superior temporal sulcus. *NeuroImage* 41:1011–1020.

- Bebko JM, Weiss J a, Demark JL, Gomez P (2006) Discrimination of temporal synchrony in intermodal events by children with autism and children with developmental disabilities without autism. *Journal of child psychology and psychiatry, and allied disciplines* 47:88–98.
- Becker R, Ritter P, Villringer A (2008) Influence of ongoing alpha rhythm on the visual evoked potential. *NeuroImage* 39:707–716.
- Beer AL, Plank T, Greenlee MW (2011) Diffusion tensor imaging shows white matter tracts between human auditory and visual cortex. *Exp Brain Res* 213:299–308.
- Békésy G von (1959) Similarities between hearing and skin sensations. *Psychological Review* 66:1–22.
- Bergenheim M, Johansson H, Granlund B, Pedersen J (1996) Experimental evidence for a synchronization of sensory information to conscious experience. In: *Toward a science of consciousness: The First Tucson Discussions and Debates* (Hameroff S, Kaszniak A, Scott A, eds), pp.303–310. Cambridge, Mass.: MIT Press.
- Bertelson P, Radeau M (1981) Cross-modal bias and perceptual fusion with auditory-visual spatial discordance. *Perception & psychophysics* 29:578–584.
- Bjoertomt O, Cowey A, Walsh V (2009) Near space functioning of the human angular and supramarginal gyri. *Journal of neuropsychology* 3:31–43 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19338715> [Accessed April 4, 2013].
- Bonath B, Noesselt T, Martinez A, Mishra J, Schwiecker K, Heinze H-J, Hillyard S a (2007) Neural basis of the ventriloquist illusion. *Curr Biol* 17:1697–1703.
- Bonath B, Tyll S, Budinger E, Krauel K, Hopf J-M, Noesselt T (2013) Task-demands and audio-visual stimulus configurations modulate neural activity in the human thalamus. *NeuroImage* 66:110–118.
- Bremmer F, Schlack A, Shah NJ, Zafiris O, Kubischik M, Hoffmann K, Zilles K, Fink GR (2001) Polymodal motion processing in posterior parietal and premotor cortex: a human fMRI study strongly implies equivalencies between humans and monkeys. *Neuron* 29:287–296.
- Bresciani J-P, Ernst MO, Drewing K, Bouyer G, Maury V, Kheddar A (2005) Feeling what you hear: auditory signals can modulate tactile tap perception. *Exp Brain Res* 162:172–180.
- Brosch M, Selezneva E, Scheich H (2005) Nonauditory events of a behavioral procedure activate auditory cortex of highly trained monkeys. *J Neurosci* 25:6797–6806.
- Budinger E, Heil P, Hess A, Scheich H (2006) Multisensory processing via early cortical stages: Connections of the primary auditory cortical field with other sensory systems. *Neuroscience* 143:1065–1083.
- Budinger E, Laszcz A, Lison H, Scheich H, Ohl FW (2008) Non-sensory cortical and subcortical connections of the primary auditory cortex in Mongolian gerbils: bottom-up and top-down processing of neuronal information via field AI. *Brain Res* 1220:2–32.

- Buettner UW (2005) Akustisch Evozierte Potentiale (AEP). In: Evozierte Potentiale (Stöhr M, Dichigans J, Buettner UW, Hess CW, eds), pp.369–431. Heidelberg, Deutschland: Springer.
- Bulkin DA, Groh JM (2006) Seeing sounds: visual and auditory interactions in the brain. *Current opinion in neurobiology* 16:415–419.
- Van der Burg E, Talsma D, Olivers CNL, Hickey C, Theeuwes J (2011) Early multisensory interactions affect the competition among multiple visual objects. *NeuroImage* 55:1208–1218.
- Burgess PW, Shallice T (1996) Response suppression, initiation and strategy use following frontal lobe lesions. *Neuropsychologia* 34:263–272.
- Bushara KO, Grafman J, Hallett M (2001) Neural correlates of auditory-visual stimulus onset asynchrony detection. *J Neurosci* 21:300–304.
- Bushara KO, Weeks R a, Ishii K, Catalan MJ, Tian B, Rauschecker JP, Hallett M (1999) Modality-specific frontal and parietal areas for auditory and visual spatial localization in humans. *Nature neuroscience* 2:759–766 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10412067>.
- Busse L, Roberts KC, Crist RE, Weissman DH, Woldorff MG (2005) The spread of attention across modalities and space in a multisensory object. *PNAS* 102:18751–18756.
- Caetano G, Jousmäki V (2006) Evidence of vibrotactile input to human auditory cortex. *NeuroImage* 29:15–28.
- Callan DE, Jones J a, Munhall K, Kroos C, Callan AM, Vatikiotis-Bateson E (2004) Multisensory integration sites identified by perception of spatial wavelet filtered visual speech gesture information. *J Cogn Neurosci* 16:805–816.
- Calvert G a. (1997) Activation of Auditory Cortex During Silent Lipreading. *Science* 276:593–596.
- Calvert GA, Thesen T (2004) Multisensory integration: methodological approaches and emerging principles in the human brain. *J Physiol Paris* 98:191–205.
- Cappe C, Barone P (2005) Heteromodal connections supporting multisensory integration at low levels of cortical processing in the monkey. *Eur J Neurosci* 22:2886–2902.
- Cappe C, Morel A, Barone P, Rouiller EM (2009a) The thalamocortical projection systems in primate: an anatomical support for multisensory and sensorimotor interplay. *Cereb Cortex* 19:2025–2037.
- Cappe C, Rouiller EM, Barone P (2009b) Multisensory anatomical pathways. *Hear Res* 258:28–36.
- Cappe C, Thut G, Romei V, Murray MM (2010) Auditory-visual multisensory interactions in humans: timing, topography, directionality, and sources. *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience* 30:12572–12580 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20861363> [Accessed June 18, 2013].

- Carlson NR (2004) *Physiologische Psychologie*, 8th ed. Addison-Wesley Verlag.
- Clavagnier S, Falchier A, Kennedy H (2004) Long-distance feedback projections to area V1: implications for multisensory integration, spatial awareness, and visual consciousness. *Cognitive, affective & behavioral neuroscience* 4:117–126.
- Clemo HR, Keniston LP, Meredith MA (2012) Structural Basis of Multisensory Processing. In: *The Neural Bases of Multisensory Processes* (Murray MM, Wallace MT, eds), pp.3–14. Boca Raton (FL), USA: CRC Press.
- Cohen L, Rothschild G, Mizrahi A (2011) Multisensory integration of natural odors and sounds in the auditory cortex. *Neuron* 72:357–369.
- Collignon O, Davare M, Olivier E, De Volder a G (2009) Reorganisation of the right occipito-parietal stream for auditory spatial processing in early blind humans. A transcranial magnetic stimulation study. *Brain topography* 21:232–240.
- Cotti J, Rohenkohl G, Stokes M, Nobre AC, Coull JT (2011) Functionally dissociating temporal and motor components of response preparation in left intraparietal sulcus. *NeuroImage* 54:1221–1230.
- D'Esposito M, Postle BR (1999) The dependence of span and delayed-response performance on prefrontal cortex. *Neuropsychologia* 37:1303–1315.
- Dale a M (1999) Optimal experimental design for event-related fMRI. *Hum Brain Mapp* 8:109–114.
- Dalton P, Doolittle N, Nagata H, Breslin P a (2000) The merging of the senses: integration of subthreshold taste and smell. *Nature neuroscience* 3:431–432 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10769380>.
- Davranche K, Nazarian B, Vidal F, Coull J (2011) Orienting attention in time activates left intraparietal sulcus for both perceptual and motor task goals. *Journal of cognitive neuroscience* 23:3318–3330.
- Dehmel S, Cui YL, Shore SE (2008) Cross-modal interactions of auditory and somatic inputs in the brainstem and midbrain and their imbalance in tinnitus and deafness. *American journal of audiology* 17:S193–209.
- Dehner LR (2004) Cross-modal Circuitry Between Auditory and Somatosensory Areas of the Cat Anterior Ectosylvian Sulcal Cortex: A “New” Inhibitory Form of Multisensory Convergence. *Cereb Cortex* 14:387–403.
- Delorme A, Makeig S (2004) EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of neuroscience methods* 134:9–21.
- Delwiche J (2004) The impact of perceptual interactions on perceived flavor. *Food Quality and Preference* 15:137–146 Available at: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0950329303000417> [Accessed May 31, 2013].

- Delwiche JF, Heffelfinger AL (2005) Cross-modal additivity of taste and smell. *Journal of Sensory Studies* 20:512–525.
- Desmedt JE, Huy NT, Bourguet M (1983) The cognitive P40, N60 and P100 components of somatosensory evoked potentials and the earliest electrical signs of sensory processing in man. *Electroencephalography and clinical neurophysiology* 56:272–282.
- Diederich A, Colonius H (2004) Bimodal and trimodal multisensory enhancement: effects of stimulus onset and intensity on reaction time. *Percept Psychophys* 66:1388–1404.
- Diederich A, Schomburg A, Colonius H (2012) Saccadic reaction times to audiovisual stimuli show effects of oscillatory phase reset. *PLoS one* 7:e44910.
- Dixon NF, Spitz L (1980) The detection of auditory visual desynchrony. *Perception* 9:719–721.
- Doehrmann O, Weigelt S, Altmann CF, Kaiser J, Naumer MJ (2010) Audiovisual functional magnetic resonance imaging adaptation reveals multisensory integration effects in object-related sensory cortices. *J Neurosci* 30:3370–3379.
- Donner TH, Siegel M (2011) A framework for local cortical oscillation patterns. *Trends in cognitive sciences* 15:191–199.
- Downar J, Crawley AP, Mikulis DJ, Davis KD (2000) A multimodal cortical network for the detection of changes in the sensory environment. *Nat Neurosci* 3:277–283.
- Driver J, Noesselt T (2008) Multisensory interplay reveals crossmodal influences on “sensory-specific” brain regions, neural responses, and judgments. *Neuron* 57:11–23.
- Duncan J, Owen M (2000) Common regions of the human frontal lobe recruited by diverse cognitive demands. *Trends in neurosciences* 23:475–483.
- Eickhoff SB, Paus T, Caspers S, Grosbras M-H, Evans AC, Zilles K, Amunts K (2007) Assignment of functional activations to probabilistic cytoarchitectonic areas revisited. *NeuroImage* 36:511–521.
- Elias WJ, Zheng Z a, Domer P, Quigg M, Pouratian N (2012) Validation of connectivity-based thalamic segmentation with direct electrophysiologic recordings from human sensory thalamus. *NeuroImage* 59:2025–2034 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22036683> [Accessed June 21, 2013].
- Ernst MO, Banks MS (2002) Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature* 415:429–433.
- Van Essen DC, Anderson CH, Felleman DJ (1992) Information processing in the primate visual system: an integrated systems perspective. *Science* 255:419–423.
- Evans EF, Whitfield IC (1964) CLASSIFICATION OF UNIT RESPONSES IN THE AUDITORY CORTEX OF THE UNANAESTHETIZED AND UNRESTRAINED CAT. *The Journal of physiology* 171:476–493.

- Fain GL (2003) *Sensory Transduction*. Sunderland, MA, USA: Sinauer Associates.
- Falchier A, Clavagnier S, Barone P, Kennedy H (2002) Anatomical evidence of multimodal integration in primate striate cortex. *J Neurosci* 22:5749–5759.
- Felleman DJ, Van Essen DC (1991) Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb Cortex* 1:1–47 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/1822724>.
- Fiebelkorn IC, Foxe JJ, Butler JS, Mercier MR, Snyder AC, Molholm S (2011) Ready, set, reset: stimulus-locked periodicity in behavioral performance demonstrates the consequences of cross-sensory phase reset. *J Neurosci* 31:9971–9981.
- Fiebelkorn IC, Snyder a C, Mercier MR, Butler JS, Molholm S, Foxe JJ (2013) Cortical cross-frequency coupling predicts perceptual outcomes. *NeuroImage* 69:126–137.
- Fishman MC, Michael P (1973) Integration of auditory information in the cat's visual cortex. *Vision research* 13:1415–1419.
- Forscher EC, Li W (2012) Hemispheric asymmetry and visuo-olfactory integration in perceiving subthreshold (micro) fearful expressions. *J Neurosci* 32:2159–2165.
- Fort A, Delpuech C, Pernier J, Giard M-H (2002) Dynamics of cortico-subcortical cross-modal operations involved in audio-visual object detection in humans. *Cereb Cortex* 12:1031–1039.
- Foss-Feig JH, Kwakye LD, Cascio CJ, Burnette CP, Kadivar H, Stone WL, Wallace MT (2010) An extended multisensory temporal binding window in autism spectrum disorders. *Exp Brain Res* 203:381–389.
- Foxe JJ, Molholm S (2009) Ten years at the Multisensory Forum: musings on the evolution of a field. *Brain topography* 21:149–154.
- Foxe JJ, Morocz IA, Murray MM, Higgins BA, Javitt DC, Schroeder CE (2000) Multisensory auditory–somatosensory interactions in early cortical processing revealed by high-density electrical mapping. *Cognitive Brain Research* 10:77–83 Available at: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0926641000000240> [Accessed October 19, 2011].
- Foxe JJ, Murray MM, Javitt DC (2005) Filling-in in schizophrenia: a high-density electrical mapping and source-analysis investigation of illusory contour processing. *Cereb Cortex* 15:1914–1927.
- Foxe JJ, Wylie GR, Martinez A, Schroeder CE, Javitt DC, Guilfoyle D, Ritter W, Murray MM, C D (2002) Auditory-somatosensory multisensory processing in auditory association cortex: an fMRI study. *J Neurophysiol* 88:540–543.
- Frank RA, Ducheny K, Mize SJS (1989) Strawberry odor, but not red color, enhances the sweetness of sucrose solutions. *Chemical Senses* 14:371–377.

- Frank RA, Van der Klaauw NJ, Schifferstein HN (1993) Both perceptual and conceptual factors influence taste-odor and taste-taste interactions. *Perception & psychophysics* 54:343–354.
- Friston KJ, Buechel C, Fink GR, Morris J, Rolls E, Dolan RJ (1997) Psychophysiological and modulatory interactions in neuroimaging. *NeuroImage* 6:218–229.
- Friston KJ, Harrison L, Penny W (2003) Dynamic causal modelling. *NeuroImage* 19:1273–1302.
- Friston KJ, Zarahn E, Josephs O, Henson RN, Dale a M (1999) Stochastic designs in event-related fMRI. *NeuroImage* 10:607–619.
- Fu K-MG, Johnston TA, Shah AS, Arnold L, Smiley J, Hackett TA, Garraghty PE, Schroeder CE (2003) Auditory cortical neurons respond to somatosensory stimulation. *J Neurosci* 23:7510–7515.
- Fujisaki W, Nishida S (2010) A common perceptual temporal limit of binding synchronous inputs across different sensory attributes and modalities. *Proceedings Biological sciences* 277:2281–2290.
- Fujisaki W, Shimojo S, Kashino M, Nishida S (2004) Recalibration of audiovisual simultaneity. *Nature neuroscience* 7:773–778.
- Gescheider GA, Kane MJ, Sager LC, Ruffolo LJ (1974) The Effect of Auditory Stimulation on Responses to Tactile Stimuli. *Bulletin of the Psychonomic Society* 3:204–206.
- Ghazanfar A a, Maier JX, Hoffman KL, Logothetis NK (2005) Multisensory integration of dynamic faces and voices in rhesus monkey auditory cortex. *J Neurosci* 25:5004–5012.
- Ghazanfar AA, Schroeder CE (2006) Is neocortex essentially multisensory? *Trends in cognitive sciences* 10:278–285 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16713325> [Accessed March 1, 2012].
- Giard MH, Peronnet F (1999) Auditory-visual integration during multimodal object recognition in humans: a behavioral and electrophysiological study. *J Cogn Neurosci* 11:473–490.
- Gillmeister H, Eimer M (2007) Tactile enhancement of auditory detection and perceived loudness. *Brain research* 1160:58–68 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17573048> [Accessed October 17, 2011].
- Gobbelé R, Schürmann M, Forss N, Juottonen K, Buchner H, Hari R (2003) Activation of the human posterior parietal and temporoparietal cortices during audiotactile interaction. *NeuroImage* 20:503–511.
- Gondan M, Niederhaus B, Rösler F, Röder B (2005) Multisensory processing in the redundant-target effect: a behavioral and event-related potential study. *Perception & psychophysics* 67:713–726.
- Gondan M, Röder B (2006) A new method for detecting interactions between the senses in event-related potentials. *Brain Res* 1073-1074:389–397.

- Gonzalez Andino SL, Murray MM, Foxe JJ, De Peralta Menendez RG (2005) How single-trial electrical neuroimaging contributes to multisensory research. *Exp Brain Res* 166:298–304.
- Graziano MS (1999) Where is my arm? The relative role of vision and proprioception in the neuronal representation of limb position. *PNAS* 96:10418–10421.
- Green DM, Swets JA (1966) *Signal Detection Theory and Psychophysics*. New York: Wiley.
- Guest S, Catmur C, Lloyd D, Spence C (2002) Audiotactile interactions in roughness perception. *Exp Brain Res* 146:161–171.
- Hackett TA, De La Mothe LA, Ulbert I, Karmos G, Smiley J, Schroeder CE (2007a) Multisensory convergence in auditory cortex, II. Thalamocortical connections of the caudal superior temporal plane. *J Comp Neurol* 502:924–952.
- Hackett TA, Smiley JF, Ulbert I, Karmos G, Lakatos P, De la Mothe LA, Schroeder CE (2007b) Sources of somatosensory input to the caudal belt areas of auditory cortex. *Perception* 36:1419–1430.
- Hall D a., Hart HC, Johnsrude IS (2003) Relationships between Human Auditory Cortical Structure and Function. *Audiology and Neuro-Otology* 8:1–18.
- Hecht D, Reiner M, Karni A (2008) Enhancement of response times to bi- and tri-modal sensory stimuli during active movements. *Exp Brain Res* 185:655–665.
- Hein G, Doehrmann O, Müller NG, Kaiser J, Muckli L, Naumer MJ (2007) Object familiarity and semantic congruency modulate responses in cortical audiovisual integration areas. *J Neurosci* 27:7881–7887.
- Helmholtz H (1853) *Über einige Gesetze der Vertheilung elektrischer Ströme in körperlichen Leitern mit Anwendung auf die thierisch-elektrischen Versuche*. *Ann Physik und Chemie* 9:211–233.
- Hickey C, McDonald JJ, Theeuwes J (2006) Electrophysiological evidence of the capture of visual attention. *J Cogn Neurosci* 18:604–613.
- Hillyard SA, Vogel EK, Luck SJ (1998) Sensory gain control (amplification) as a mechanism of selective attention: electrophysiological and neuroimaging evidence. *Philosophical transactions of the Royal Society of London Series B, Biological sciences* 353:1257–1270.
- Hinrichs H, Scholz M, Tempelmann C, Woldorff MG, Dale AM, Heinze HJ (2000) Deconvolution of event-related fMRI responses in fast-rate experimental designs: tracking amplitude variations. *J Cogn Neurosci* 12 Suppl 2:76–89.
- Hofer M, Tyll S, Kanowski M, Brosch M, Schoenfeld MA, Heinze H-J, Noesselt T (2013) Tactile stimulation and hemispheric asymmetries modulate auditory perception and neural responses in primary auditory cortex. *NeuroImage*.
- Holmes NP (2007) The law of inverse effectiveness in neurons and behaviour: multisensory integration versus normal variability. *Neuropsychologia* 45:3340–3345.

- Holmes NP (2009) The principle of inverse effectiveness in multisensory integration: some statistical considerations. *Brain topography* 21:168–176.
- Hötting K, Röder B (2009) Auditory and auditory-tactile processing in congenitally blind humans. *Hear Res* 258:165–174.
- Huang R-S, Sereno MI (2007) Dodecapus: An MR-compatible system for somatosensory stimulation. *NeuroImage* 34:1060–1073.
- Hubel DH, Wiesel TN (1962) Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *The Journal of physiology* 160:106–154.
- Husain M, Nachev P (2007) Space and the parietal cortex. *Trends in cognitive sciences* 11:30–36.
- Iannetti G., Porro C., Pantano P, Romanelli P., Galeotti F, Cruccu G (2003) Representation of different trigeminal divisions within the primary and secondary human somatosensory cortex. *NeuroImage* 19:906–912.
- Jaśkowski P, Verleger R (1999) Amplitudes and latencies of single-trial ERP's estimated by a maximum-likelihood method. *IEEE Trans Biomed Eng* 46:987–993.
- Jaśkowski P, Verleger R (2000) An evaluation of methods for single-trial estimation of P3 latency. *Psychophysiology* 37:153–162.
- Jasper HH (1958) Report of the committee on methods of clinical examination in electroencephalography. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology* 10:370–375.
- Jensen O, Bonnefond M, VanRullen R (2012) An oscillatory mechanism for prioritizing salient unattended stimuli. *Trends in cognitive sciences* 16:200–206.
- Jola C, Davis A, Haggard P (2011) Proprioceptive integration and body representation: insights into dancers' expertise. *Exp Brain Res* 213:257–265.
- Jones EG (1998) Viewpoint: the core and matrix of thalamic organization. *Neurosci* 85:331–345.
- Jones EG (2001) The thalamic matrix and thalamocortical synchrony. *Trends in neurosciences* 24:595–601.
- Jones EG (2009) Synchrony in the interconnected circuitry of the thalamus and cerebral cortex. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1157:10–23.
- Jones EG, Powell TP (1970) An anatomical study of converging sensory pathways within the cerebral cortex of the monkey. *Brain* 93:793–820.
- Jousmäki V, Hari R (1998) Parchment-skin illusion: sound-biased touch. *Curr Biol* 8:R190.
- Kayser C, Logothetis NK (2007) Do early sensory cortices integrate cross-modal information? *Brain Struct Funct* 212:121–132.

- Kayser C, Petkov CI, Augath M, Logothetis NK (2005) Integration of touch and sound in auditory cortex. *Neuron* 48:373–384.
- Kayser C, Petkov CI, Logothetis NK (2008) Visual modulation of neurons in auditory cortex. *Cereb Cortex* 18:1560–1574.
- Keniston LP, Allman BL, Meredith M a, Clemo HR (2009) Somatosensory and multisensory properties of the medial bank of the ferret rostral suprasylvian sulcus. *Exp Brain Res* 196:239–251.
- Kennett S, Eimer M, Spence C, Driver J (2001) Tactile-visual links in exogenous spatial attention under different postures: convergent evidence from psychophysics and ERPs. *J Cogn Neurosci* 13:462–478.
- Kisley M a, Cornwell ZM (2006) Gamma and beta neural activity evoked during a sensory gating paradigm: effects of auditory, somatosensory and cross-modal stimulation. *Clinical neurophysiology* 117:2549–2563.
- Kriegeskorte N, Simmons WK, Bellgowan PSF, Baker CI (2009) Circular analysis in systems neuroscience: the dangers of double dipping. *Nat neurosci* 12:535–540.
- Kurata K (1994) Information processing for motor control in primate premotor cortex. *Behavioural Brain Research* 61:135–142.
- De la Mothe LA, Blumell S, Kajikawa Y, Hackett TA (2006) Thalamic connections of the auditory cortex in marmoset monkeys: core and medial belt regions. *J Comp Neurol* 496:72–96.
- Lakatos P, Chen C-M, O’Connell MN, Mills A, Schroeder CE (2007) Neuronal oscillations and multisensory interaction in primary auditory cortex. *Neuron* 53:279–292.
- Lakatos P, Shah AS, Knuth KH, Ulbert I, Karmos G, Schroeder CE (2005) An oscillatory hierarchy controlling neuronal excitability and stimulus processing in the auditory cortex. *J Neurophysiol* 94:1904–1911.
- Lancaster JL, Rainey LH, Summerlin JL, Freitas CS, Fox PT, Evans a C, Toga a W, Mazziotta JC (1997) Automated labeling of the human brain: a preliminary report on the development and evaluation of a forward-transform method. *Hum Brain Mapp* 5:238–242.
- Lancaster JL, Woldorff MG, Parsons LM, Liotti M, Freitas CS, Rainey L, Kochunov P V, Nickerson D, Mikiten S a, Fox PT (2000) Automated Talairach atlas labels for functional brain mapping. *Hum Brain Mapp* 10:120–131.
- Laurienti PJ, Perrault TJ, Stanford TR, Wallace MT, Stein BE (2005) On the use of superadditivity as a metric for characterizing multisensory integration in functional neuroimaging studies. *Exp Brain Res* 166:289–297.
- Lee YS, Lueders H, Dinner DS, Lesser RP, Hahn J, Klem G (1984) Recording of auditory evoked potentials in man using chronic subdural electrodes. *Brain* 107 (Pt 1):115–131.

- Lewis R, Noppeney U (2010) Audiovisual synchrony improves motion discrimination via enhanced connectivity between early visual and auditory areas. *J Neurosci* 30:12329–12339.
- Lloyd DM, Calvert GA, Hansen PC, McGlone XLF (2001) Visuo-Tactile Integration Sites are Modulated by Task and Attention. In: Society for Neuroscience. San Diego, CA.
- Di Luca M, Machulla T, Ernst MO (2009) Recalibration of multisensory simultaneity: cross-modal transfer coincides with a change in perceptual latency. *Journal of vision* 9:7.1–16 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20053098> [Accessed June 4, 2013].
- Lütkenhöner B, Lammertmann C, Simões C, Hari R (2002) Magnetoencephalographic correlates of audiotactile interaction. *NeuroImage* 15:509–522.
- Macaluso E, Frith CD, Driver J (2000) Modulation of human visual cortex by crossmodal spatial attention. *Science* 289:1206–1208.
- Macaluso E, Frith CD, Driver J (2002) Crossmodal spatial influences of touch on extrastriate visual areas take current gaze direction into account. *Neuron* 34:647–658.
- Macmillan NA (1993) Signal detection theory as data analysis method and psychological decision model. In: *A handbook for data analysis in the behavioral sciences: Methodological issues* (Keren G, Lewis C, eds), pp.21–57. Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Makeig S, Debener S, Onton J, Delorme A (2004) Mining event-related brain dynamics. *Trends in cognitive sciences* 8:204–210.
- Mangun GR, Hillyard SA (1991) Modulations of sensory-evoked brain potentials indicate changes in perceptual processing during visual-spatial priming. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 17:1057–1074.
- Martuzzi R, Murray MM, Michel CM, Thiran J-P, Maeder PP, Clarke S, Meuli R a (2007) Multisensory interactions within human primary cortices revealed by BOLD dynamics. *Cereb Cortex* 17:1672–1679.
- McDonald JJ, Teder-Sälejärvi W a, Di Russo F, Hillyard S a (2003) Neural substrates of perceptual enhancement by cross-modal spatial attention. *J Cogn Neurosci* 15:10–19.
- McGurk H, MacDonald J (1976) Hearing lips and seeing voices. *Nature* 264:746–748.
- Menning H, Ackermann H, Hertrich I, Mathiak K (2005) Spatial auditory attention is modulated by tactile priming. *Exp Brain Res* 164:41–47.
- Mercier MR, Foxe JJ, Fiebelkorn IC, Butler JS, Schwartz TH, Molholm S (2013) Auditory-driven phase reset in visual cortex: Human electrocorticography reveals mechanisms of early multisensory integration. *NeuroImage* 79C:19–29.
- Meredith MA, Allman BL (2009) Subthreshold multisensory processing in cat auditory cortex. *Neuroreport* 20:126–131.

- Meredith MA, Allman BL, Keniston LP, Clemo HR (2009) Auditory influences on non-auditory cortices. *Hear Res* 258:64–71.
- Meredith MA, Allman BL, Keniston LP, Clemo HR (2012) Are Bimodal Neurons the Same throughout the Brain? In: *The Neural Bases of Multisensory Processes* (Murray MM, Wallace MT, eds), pp.51–64. Boca Raton (FL), USA: CRC Press.
- Meredith MA, Keniston LR, Dehner LR, Clemo HR (2006) Crossmodal projections from somatosensory area SIV to the auditory field of the anterior ectosylvian sulcus (FAES) in Cat: further evidence for subthreshold forms of multisensory processing. *Exp Brain Res* 172:472–484.
- Meredith MA, Nemitz JW, Stein BE (1987) Determinants of multisensory integration in superior colliculus neurons. I. Temporal factors. *J Neurosci* 7:3215–3229.
- Miller LM, D'Esposito M (2005) Perceptual fusion and stimulus coincidence in the cross-modal integration of speech. *J Neurosci* 25:5884–5893.
- Mishra J, Martinez A, Sejnowski TJ, Hillyard S a (2007) Early cross-modal interactions in auditory and visual cortex underlie a sound-induced visual illusion. *J Neurosci* 27:4120–4131.
- Molholm S (2004) Multisensory Visual-Auditory Object Recognition in Humans: a High-density Electrical Mapping Study. *Cereb Cortex* 14:452–465.
- Molholm S, Ritter W, Murray MM, Javitt DC, Schroeder CE, Foxe JJ (2002) Multisensory auditory-visual interactions during early sensory processing in humans: a high-density electrical mapping study. *Cogn Brain Res* 14:115–128.
- Morel A, Kaas JH (1992) Subdivisions and connections of auditory cortex in owl monkeys. *The Journal of comparative neurology* 318:27–63.
- Morosan P, Rademacher J, Schleicher A, Amunts K, Schormann T, Zilles K (2001) Human primary auditory cortex: cytoarchitectonic subdivisions and mapping into a spatial reference system. *NeuroImage* 13:684–701.
- Morrell F (1972) Visual system's view of acoustic space. *Nature* 238:44–46.
- Mountcastle VB (1957) Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex. *J Neurophysiol* 20:408–434.
- Mountcastle VB, Davies PW, Berman AL (1957) Response properties of neurons of cat's somatic sensory cortex to peripheral stimuli. *J Neurophysiol* 20:374–407.
- Mulert C, Lemieux L eds. (2010) *EEG-fMRI Physiological Basis, Technique and Application*, 1st ed. Heidelberg, Germany: Springer.
- Murray MM, Molholm S, Michel CM, Heslenfeld DJ, Ritter W, Javitt DC, Schroeder CE, Foxe JJ (2005) Grabbing your ear: rapid auditory-somatosensory multisensory interactions in low-level sensory cortices are not constrained by stimulus alignment. *Cereb Cortex* 15:963–974.

- Musacchia G, Schroeder CE (2009) Neuronal mechanisms, response dynamics and perceptual functions of multisensory interactions in auditory cortex. *Hear Res* 258:72–79.
- Näätänen R, Gaillard AW, Mäntysalo S (1978) Early selective-attention effect on evoked potential reinterpreted. *Acta psychologica* 42:313–329.
- Naumer MJ, Van den Bosch JJF, Wibrals M, Kohler A, Singer W, Kaiser J, Van de Ven V, Muckli L (2011) Investigating human audio-visual object perception with a combination of hypothesis-generating and hypothesis-testing fMRI analysis tools. *Exp Brain Res* 213:309–320.
- Naumer MJ, Doehrmann O, Müller NG, Muckli L, Kaiser J, Hein G (2009) Cortical plasticity of audio-visual object representations. *Cereb Cortex* 19:1641–1653.
- Navarra J, Soto-Faraco S, Spence C (2007) Adaptation to audiotactile asynchrony. *Neuroscience letters* 413:72–76.
- Noesselt T, Rieger JW, Schoenfeld MA, Kanowski M, Hinrichs H, Heinze H-J, Driver J (2007) Audiovisual temporal correspondence modulates human multisensory superior temporal sulcus plus primary sensory cortices. *J Neurosci* 27:11431–11441.
- Noesselt T, Tyll S, Boehler CN, Budinger E, Heinze H-J, Driver J (2010) Sound-induced enhancement of low-intensity vision: multisensory influences on human sensory-specific cortices and thalamic bodies relate to perceptual enhancement of visual detection sensitivity. *J Neurosci* 30:13609–13623.
- Occelli V, Spence C, Zampini M (2011) Audiotactile interactions in temporal perception. *Psychonomic bulletin & review* 18:429–454.
- Odgaard EC, Arieh Y, Marks LE (2003) Cross-modal enhancement of perceived brightness: sensory interaction versus response bias. *Percept Psychophys* 65:123–132.
- Odgaard EC, Arieh Y, Marks LE (2004) Brighter noise: sensory enhancement of perceived loudness by concurrent visual stimulation. *Cognitive, affective & behavioral neuroscience* 4:127–132.
- Ogawa K, Inui T (2012) Reference frame of human medial intraparietal cortex in visually guided movements. *J Cogn Neurosci* 24:171–182.
- Pekkola J, Ojanen V, Autti T, Jääskeläinen IP, Möttönen R, Tarkiainen A, Sams M (2005) Primary auditory cortex activation by visual speech: an fMRI study at 3 T. *Neuroreport* 16:125–128.
- Penfield W, Boldrey E (1937) Somatic motor and sensory representation in the cerebral cortex of man as studied by electrical stimulation. *Brain* 60:389–443.
- Perrault TJ, Vaughan JW, Stein BE, Wallace MT (2005) Superior colliculus neurons use distinct operational modes in the integration of multisensory stimuli. *J Neurophysiol* 93:2575–2586.
- Portnow LH, Vaillancourt DE, Okun MS (2013) The history of cerebral PET scanning: from physiology to cutting-edge technology. *Neurology* 80:952–956.

- Rach S, Diederich A, Colonius H (2011) On quantifying multisensory interaction effects in reaction time and detection rate. *Psychol Res* 75:77–94.
- Rademacher J, Bürgel U, Zilles K (2002) Stereotaxic Localization, Intersubject Variability, and Interhemispheric Differences of the Human Auditory Thalamocortical System. *NeuroImage* 17:142–160.
- Rademacher J, Morosan P, Schleicher A, Freund HJ, Zilles K (2001) Human primary auditory cortex in women and men. *Neuroreport* 12:1561–1565.
- Raeva S, Vainberg N, Tikhonov Y, Tsetlin I (1999) Analysis of evoked activity patterns of human thalamic ventrolateral neurons during verbally ordered voluntary movements. *Neuroscience* 88:377–392 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10197761>.
- Ramos-Estebanez C, Merabet LB, Machii K, Fregni F, Thut G, Wagner TA, Romei V, Amedi A, Pascual-Leone A (2007) Visual phosphene perception modulated by subthreshold crossmodal sensory stimulation. *J Neurosci* 27:4178–4181.
- Rauschecker JP, Tian B (2000) Mechanisms and streams for processing of “what” and “where” in auditory cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97:11800–11806.
- Rauschecker JP, Tian B, Hauser M (1995) Processing of complex sounds in the macaque nonprimary auditory cortex. *Science* 268:111–114.
- Recanzone GH, Guard DC, Phan ML (2000) Frequency and intensity response properties of single neurons in the auditory cortex of the behaving macaque monkey. *J Neurophysiol* 83:2315–2331.
- Reichenbach A, Bresciani J-P, Peer A, Bühlhoff HH, Thielscher A (2011) Contributions of the PPC to online control of visually guided reaching movements assessed with fMRI-guided TMS. *Cereb Cortex* 21:1602–1612.
- Rentería ME (2012) Cerebral asymmetry: a quantitative, multifactorial, and plastic brain phenotype. *Twin research and human genetics: the official journal of the International Society for Twin Studies* 15:401–413.
- Ro T, Farnè A, Johnson RM, Wedeen V, Chu Z, Wang ZJ, Hunter J V, Beauchamp MS (2007) Feeling sounds after a thalamic lesion. *Ann Neurol* 62:433–441.
- Ro T, Hsu J, Yasar NE, Elmore LC, Beauchamp MS (2009) Sound enhances touch perception. *Exp Brain Res* 195:135–143.
- Rockland KS, Pandya DN (1979) Laminar origins and terminations of cortical connections of the occipital lobe in the rhesus monkey. *Brain res* 179:3–20.
- Roebroek A, Formisano E, Goebel R (2005) Mapping directed influence over the brain using Granger causality and fMRI. *NeuroImage* 25:230–242.

- Romei V, Murray MM, Cappe C, Thut G (2009) Preperceptual and stimulus-selective enhancement of low-level human visual cortex excitability by sounds. *Curr Biol* 19:1799–1805.
- Romei V, Murray MM, Merabet LB, Thut G (2007) Occipital transcranial magnetic stimulation has opposing effects on visual and auditory stimulus detection: implications for multisensory interactions. *J Neurosci* 27:11465–11472 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17959789> [Accessed March 1, 2013].
- Ross LA, Saint-Amour D, Leavitt VM, Molholm S, Javitt DC, Foxe JJ (2007a) Impaired multisensory processing in schizophrenia: deficits in the visual enhancement of speech comprehension under noisy environmental conditions. *Schizophrenia research* 97:173–183.
- Ross LA, Saint-Amour D, Leavitt VM, Javitt DC, Foxe JJ (2007b) Do you see what I am saying? Exploring visual enhancement of speech comprehension in noisy environments. *Cereb Cortex* 17:1147–1153.
- Rouger J, Lagleyre S, Fraysse B, Deneve S, Deguine O, Barone P (2007) Evidence that cochlear-implanted deaf patients are better multisensory integrators. *PNAS* 104:7295–7300.
- Ruhm H, Walker E, Flanigin H (1967) Acoustically-evoked potentials in man: mediation of early components. *The Laryngoscope* 77:806–822.
- Russo N, Foxe JJ, Brandwein AB, Altschuler T, Gomes H, Molholm S (2010) Multisensory processing in children with autism: high-density electrical mapping of auditory-somatosensory integration. *Autism research* 3:253–267.
- Sadaghiani S, Maier JX, Noppeney U (2009) Natural, metaphoric, and linguistic auditory direction signals have distinct influences on visual motion processing. *J Neurosci* 29:6490–6499.
- Salinas E, Sejnowski TJ (2001) Book Review: Gain Modulation in the Central Nervous System: Where Behavior, Neurophysiology, and Computation Meet. *The Neuroscientist* 7:430–440.
- Sathian K, Zangaladze A, Hoffman JM, Grafton ST (1997) Feeling with the mind's eye. *Neuroreport* 8:3877–3881.
- Schneider TR, Debener S, Oostenveld R, Engel AK (2008) Enhanced EEG gamma-band activity reflects multisensory semantic matching in visual-to-auditory object priming. *NeuroImage* 42:1244–1254.
- Schroeder CE, Foxe JJ (2002) The timing and laminar profile of converging inputs to multisensory areas of the macaque neocortex. *Cogn Brain Res* 14:187–198.
- Schroeder CE, Lindsley RW, Specht C, Marcovici A, Smiley JF, Javitt DC (2001) Somatosensory input to auditory association cortex in the macaque monkey. *J Neurophysiol* 85:1322–1327.
- Schroeder CE, Smiley J, Fu KG, McGinnis T, O'Connell MN, Hackett TA (2003) Anatomical mechanisms and functional implications of multisensory convergence in early cortical processing. *International journal of psychophysiology: official journal of the International Organization of Psychophysiology* 50:5–17.

- Schürmann M, Caetano G, Hlushchuk Y, Jousmäki V, Hari R (2006) Touch activates human auditory cortex. *NeuroImage* 30:1325–1331.
- Schürmann M, Caetano G, Jousmäki V, Hari R (2004) Hands help hearing: Facilitatory audiotactile interaction at low sound-intensity levels. *The Journal of the Acoustical Society of America* 115:830.
- Sekuler R, Sekuler AB, Lau R (1997) Sound alters visual motion perception. *Nature* 385:308.
- Senkowski D, Molholm S, Gomez-Ramirez M, Foxe JJ (2006) Oscillatory beta activity predicts response speed during a multisensory audiovisual reaction time task: a high-density electrical mapping study. *Cereb Cortex* 16:1556–1565.
- Senkowski D, Saint-Amour D, Höfle M, Foxe JJ (2011) Multisensory interactions in early evoked brain activity follow the principle of inverse effectiveness. *NeuroImage* 56:2200–2208.
- Senkowski D, Schneider TR, Foxe JJ, Engel AK (2008) Crossmodal binding through neural coherence: implications for multisensory processing. *Trends in neurosciences* 31:401–409.
- Senkowski D, Talsma D, Grigutsch M, Herrmann CS, Woldorff MG (2007) Good times for multisensory integration: Effects of the precision of temporal synchrony as revealed by gamma-band oscillations. *Neuropsychologia* 45:561–571.
- Seubert J (2010) Multisensory integration of emotionally valenced olfactory–visual information in patients with schizophrenia and healthy controls. *Journal of Psychiatry & Neuroscience* 35:185–194 Available at: <http://www.cma.ca/jpn/vol-35/issue-3/185> [Accessed June 21, 2013].
- Seubert J, Kellermann T, Loughhead J, Boers F, Brensinger C, Schneider F, Habel U (2010) Processing of disgusted faces is facilitated by odor primes: a functional MRI study. *NeuroImage* 53:746–756.
- Shah AS, Bressler SL, Knuth KH, Ding M, Mehta AD, Ulbert I, Schroeder CE (2004) Neural dynamics and the fundamental mechanisms of event-related brain potentials. *Cereb Cortex* 14:476–483.
- Shams L, Iwaki S, Chawla A, Bhattacharya J (2005) Early modulation of visual cortex by sound: an MEG study. *Neuroscience letters* 378:76–81.
- Shams L, Kamitani Y, Shimojo S (2002) Visual illusion induced by sound. *Cogn Brain Res* 14:147–152.
- Shams L, Kamitani Y, Thompson S, Shimojo S (2001) Sound alters visual evoked potentials in humans. *Neuroreport* 12:3849–3852.
- Sherman SM (2007) The thalamus is more than just a relay. *Current opinion in neurobiology* 17:417–422.
- Smiley JF, Falchier A (2009) Multisensory connections of monkey auditory cerebral cortex. *Hear Res* 258:37–46.

- Smiley JF, Hackett TA, Ulbert I, Karmas G, Lakatos P, Javitt DC, Schroeder CE (2007) Multisensory convergence in auditory cortex, I. Cortical connections of the caudal superior temporal plane in macaque monkeys. *J Comp Neurol* 502:894–923 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17447261> [Accessed March 17, 2012].
- Spence C, Driver J (2004) *crossmodal space and crossmodal attention*, 1st ed. New York, NY, USA: Oxford University Press.
- Sperdin HF, Cappe C, Foxe JJ, Murray MM (2009) Early, low-level auditory-somatosensory multisensory interactions impact reaction time speed. *Frontiers in integrative neuroscience* 3:2.
- Sperdin HF, Cappe C, Murray MM (2010) The behavioral relevance of multisensory neural response interactions. *Frontiers in neuroscience* 4:9.
- Stanislaw H, Todorov N (1999) Calculation of signal detection theory measures. *Behavior research methods, instruments, & computers: a journal of the Psychonomic Society, Inc* 31:137–149.
- Stein BE, Meredith M a (1990) Multisensory integration. Neural and behavioral solutions for dealing with stimuli from different sensory modalities. *Annals of the New York Academy of Sciences* 608:51–65; discussion 65–70.
- Stein BE, Meredith MA (1993) *The Merging of the Senses* (Gazzaniga MS, ed), 1st ed. Cambridge, Mass.: A Bradford Books, The MIT Press.
- Stein BE, Meredith MA, Huneycutt WS, McDade L (1989) Behavioral Indices of Multisensory Integration: Orientation to Visual Cues is Affected by Auditory Stimuli. *J Cogn Neurosci* 1:12–24.
- Stekelenburg JJ, Maes JP, Van Gool AR, Sitskoorn M, Vroomen J (2013) Deficient multisensory integration in schizophrenia: An event-related potential study. *Schizophrenia research* 147:253–261.
- Stekelenburg JJ, Vroomen J (2007) Neural correlates of multisensory integration of ecologically valid audiovisual events. *J Cogn Neurosci* 19:1964–1973.
- Stekelenburg JJ, Vroomen J (2012) Electrophysiological correlates of predictive coding of auditory location in the perception of natural audiovisual events. *Frontiers in Integrative Neuroscience* 6:1–7.
- Stevenson RA, James TW (2009) Audiovisual integration in human superior temporal sulcus: Inverse effectiveness and the neural processing of speech and object recognition. *NeuroImage* 44:1210–1223.
- Stone DB, Urrea LJ, Aine CJ, Bustillo JR, Clark VP, Stephen JM (2011) Unisensory processing and multisensory integration in schizophrenia: a high-density electrical mapping study. *Neuropsychologia* 49:3178–3187.

- Talsma D, Doty TJ, Woldorff MG (2007) Selective attention and audiovisual integration: is attending to both modalities a prerequisite for early integration. *Cereb Cortex* 17:679–690.
- Talsma D, Woldorff M (2005) Selective attention and multisensory integration: multiple phases of effects on the evoked brain activity. *J Cogn Neurosci* 17:1098–1114.
- Teder-Sälejärvi W a, McDonald JJ, Di Russo F, Hillyard S a (2002) An analysis of audio-visual crossmodal integration by means of event-related potential (ERP) recordings. *Brain res* 14:106–114.
- Teder-Sälejärvi W a, Di Russo F, McDonald JJ, Hillyard S a (2005) Effects of spatial congruity on audio-visual multimodal integration. *J Cogn Neurosci* 17:1396–1409.
- Thorne JD, De Vos M, Viola FC, Debener S (2011) Cross-modal phase reset predicts auditory task performance in humans. *J Neurosci* 31:3853–3861.
- Treisman AM, Gelade G (1980) A feature-integration theory of attention. *Cognitive psychology* 12:97–136.
- Tyll S, Bonath B, Schoenfeld MA, Heinze H-J, Ohl FW, Noesselt T (2013) Neural basis of multisensory looming signals. *NeuroImage* 65:13–22.
- Tyll S, Budinger E, Noesselt T (2011) Thalamic influences on multisensory integration. *Communicative & integrative biology* 4:378–381.
- Vroomen J, Keetels M (2010) Perception of intersensory synchrony: a tutorial review. *Attention, perception & psychophysics* 72:871–884.
- Wallace MT, Ramachandran R, Stein BE (2004) A revised view of sensory cortical parcellation. *PNAS* 101:2167–2172.
- Wang Y, Celebrini S, Jouffrais C, Trotter Y, Barone P (2005) Visuo-auditory integration in the monkey: behavioral and neuronal evidences in the primary visual cortex. In: 6th International Multisensory Research Forum, Rovereto.
- Van Wassenhove V, Grant KW, Poeppel D (2005) Visual speech speeds up the neural processing of auditory speech. *PNAS* 102:1181–1186.
- Watkins S, Shams L, Josephs O, Rees G (2007) Activity in human V1 follows multisensory perception. *NeuroImage* 37:572–578.
- Watkins S, Shams L, Tanaka S, Haynes J-D, Rees G (2006) Sound alters activity in human V1 in association with illusory visual perception. *NeuroImage* 31:1247–1256.
- Werner S, Noppeney U (2010a) Superadditive responses in superior temporal sulcus predict audiovisual benefits in object categorization. *Cereb Cortex* 20:1829–1842.
- Werner S, Noppeney U (2010b) Distinct functional contributions of primary sensory and association areas to audiovisual integration in object categorization. *J Neurosci* 30:2662–2675.

- Woldorff MG, Gallen CC, Hampson S a, Hillyard S a, Pantev C, Sobel D, Bloom FE (1993) Modulation of early sensory processing in human auditory cortex during auditory selective attention. *PNAS* 90:8722–8726.
- Womelsdorf T, Fries P (2006) Neuronal coherence during selective attentional processing and sensory-motor integration. *J Physiol Paris* 100:182–193.
- Womelsdorf T, Fries P (2007) The role of neuronal synchronization in selective attention. *Current opinion in neurobiology* 17:154–160.
- Womelsdorf T, Fries P, Mitra PP, Desimone R (2006) Gamma-band synchronization in visual cortex predicts speed of change detection. *Nature* 439:733–736.
- Zampini M, Shore DI, Spence C (2003) Multisensory temporal order judgments: the role of hemispheric redundancy. *Int J Psychophysiol* 50:165–180.
- Zampini M, Spence C (2004) the Role of Auditory Cues in Modulating the Perceived Crispness and Staleness of Potato Chips. *Journal of Sensory Studies* 19:347–363.
- Zampini M, Torresan D, Spence C, Murray MM (2007) Auditory-somatosensory multisensory interactions in front and rear space. *Neuropsychologia* 45:1869–1877.
- Zatorre RJ, Mondor T a, Evans a C (1999) Auditory attention to space and frequency activates similar cerebral systems. *NeuroImage* 10:544–554.
- Zellner DA, Bartoli AM, Eckard R (1991) Influence of color on odor identification and liking ratings. *The American journal of psychology* 104:547–561.
- Zellner DA, Kautz MA (1990) Color affects perceived odor intensity. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 16:391–397.
- Zhou YD, Fuster JM (1997) Neuronal activity of somatosensory cortex in a cross-modal (visuo-haptic) memory task. *Exp Brain Res* 116:551–555.
- Zhou YD, Fuster JM (2000) Visuo-tactile cross-modal associations in cortical somatosensory cells. *PNAS* 97:9777–9782.

17 Anhang

A Experiment 1

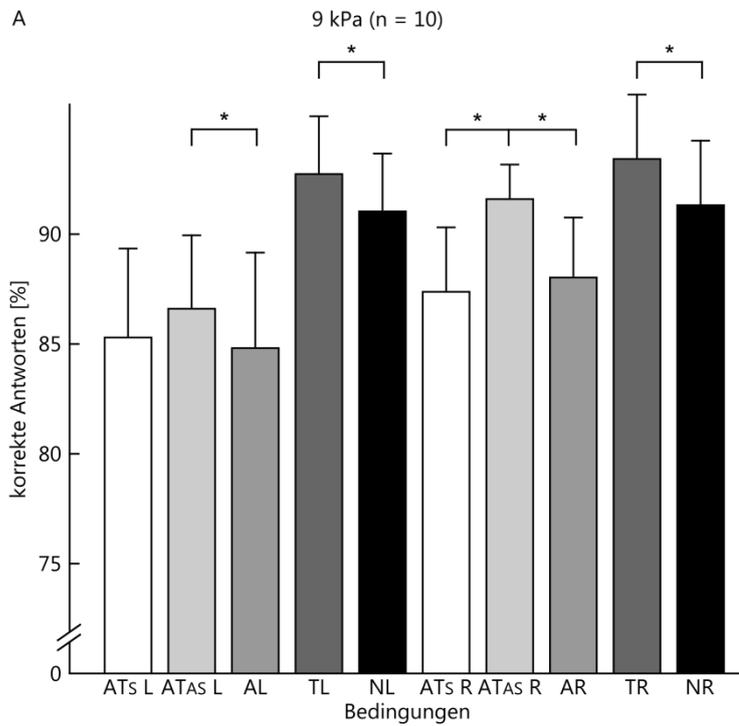


Abbildung 27. Verhaltensergebnisse Experiment 1: Prozentualer Anteil an korrekten Antworten (\pm SEM) für alle Bedingungen in Gruppe 1 (n = 10) mit niedriger Intensität (9 kPa). * $p < .05$.

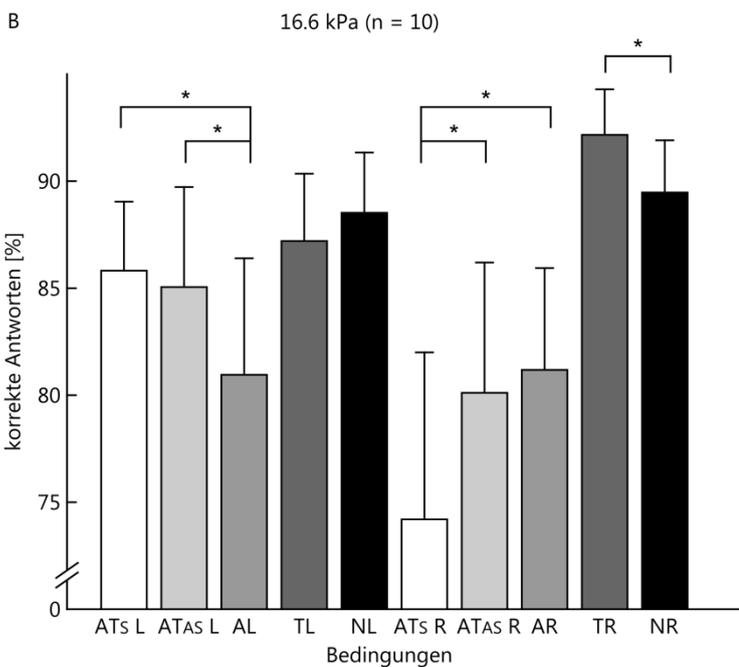


Abbildung 28. Verhaltensergebnisse Experiment 1: Prozentualer Anteil an korrekten Antworten (\pm SEM) für alle Bedingungen in Gruppe 2 (n = 10) mit mittlerer Intensität (16.6 kPa). * $p < .05$.

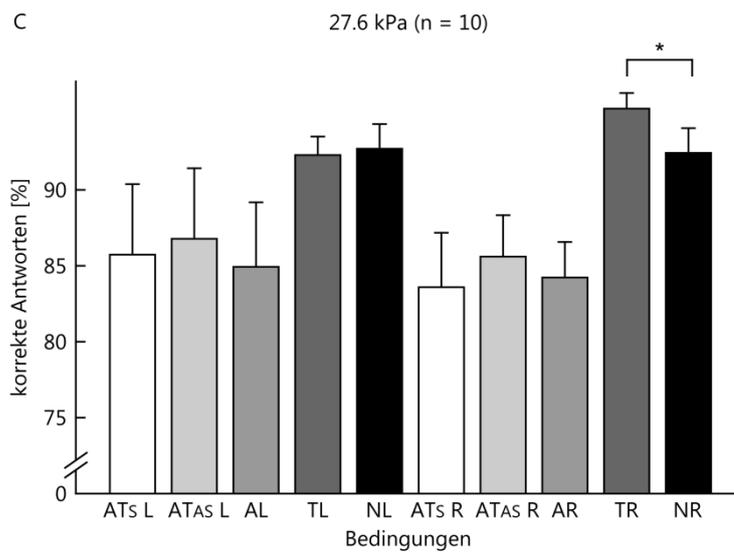


Abbildung 29. Verhaltensergebnisse Experiment 1: Prozentualer Anteil an korrekten Antworten (\pm SEM) für alle Bedingungen in Gruppe 3 (n = 10) mit hoher Intensität (27.6 kPa). * $p < .05$.

B Experiment 2

Tabelle 21. d-prime Experiment 2. *T*-Tests. *T*- und *p*-Werte für die einzelnen Vergleiche (df = 21).

Vergleiche	<i>T</i>	<i>p</i>
AT _S L > AL	2.236	.018
AT _S L > AT _{AS} L	0.605	.276
AT _{AS} L > AL	1.628	.060
AT _S R > AR	-2.496	.011
AT _S R > AT _{AS} R	-2.015	.029
AT _{AS} R > AR	-0.089	.465

Tabelle 22. Statistische Kennwerte für die Varianzanalyse des Kriteriums für Seite (links, rechts) und Sound (A, AT_S und AT_{AS}) in Experiment 2.

Effekte	df	<i>F</i>	<i>p</i>
Seite	1, 21	3.209	.088
Sound	2, 42	0.828	.444
Seite x Sound	2, 42	2.222	.121

C Experiment 3

Tabelle 23. Statistische Kennwerte für die Varianzanalyse des d-primas für Seite (links, rechts) und Sound (A, AT_S und AT_{AS}) in Experiment 3.

Effekte	df	<i>F</i>	<i>p</i>
Seite	1, 22	1.142	.297
Sound	2, 44	0.087	.917
Seite x Sound	2, 44	1.828	.173

Tabelle 24. Statistische Kennwerte für die Varianzanalyse des Kriteriums für Seite (links, rechts) und Sound (A, AT_S und AT_{AS}) in Experiment 3.

Effekte	df	<i>F</i>	<i>p</i>
Seite	1, 22	4.963	.036
Sound	2, 44	0.056	.945
Seite x Sound	2, 44	1.918	.159

Tabelle 25. Statistische Kennwerte für die Varianzanalyse der Reaktionszeiten für Sound (vorhanden, nicht vorhanden), Touch (vorhanden, nicht vorhanden) und Seite (links, rechts) in Experiment 3.

Effekte	df	<i>F</i>	<i>p</i>
Sound	1, 22	53.118	.001
Touch	1, 22	165.101	.001
Seite	1, 22	0.292	.594
Sound x Touch	1, 22	76.462	.001
Sound x Seite	1, 22	0.061	.808
Touch x Seite	1, 22	2.312	.143
Sound x Touch x Seite	1, 22	15.584	.001

Tabelle 26. Reaktionszeiten Experiment 3. t-Tests. T - und p -Werte für die einzelnen Vergleiche (df = 22).

Vergleiche	T	p
AT _S L > AL	-0.956	.175
AT _S L > AT _{AS} L	-3.997	.001
AT _{AS} L > AL	4.069	.001
TL > NL	-8.135	.001
AT _S R > AR	2.548	.009
AT _S R > AT _{AS} R	-2.082	.025
AT _{AS} R > AR	3.107	.003
TR > NR	-8.150	.001

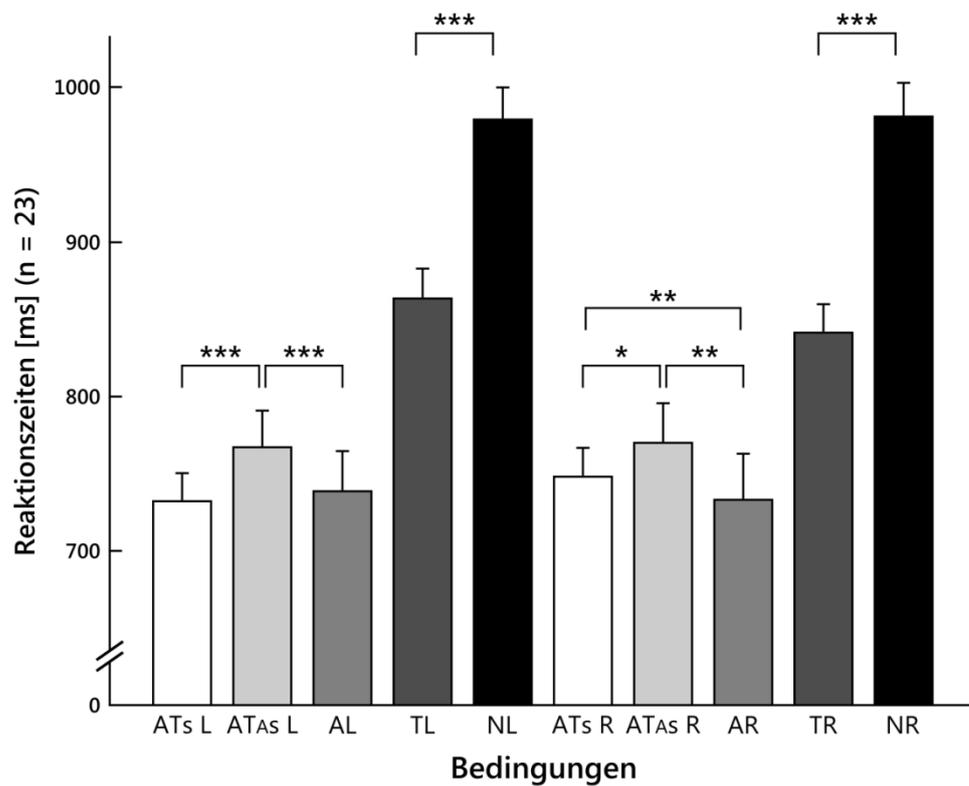


Abbildung 30. Verhaltensergebnisse Experiment 3: Reaktionszeiten (\pm SEM) in ms für alle Bedingungen (n = 23). * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$.

D Experiment 4

Tabelle 27. Korrekte Antworten Experiment 4. *T*-Tests. *T*- und *p*-Werte für die einzelnen Vergleiche (df = 19).

Vergleiche	<i>T</i>	<i>p</i>
ATL leise > AL leise	-0.505	.310
TL > NL	0.193	.425
ATR leise > AR leise	-1.849	.040
TR > NR	3.834	.001
ATL laut > AL laut	-0.567	.048
ATR laut > AR laut	-2.979	.004
ATL leise > ATR leise	2.964	.004
AL leise > AR leise	1.128	.137

Tabelle 28. Statistische Kennwerte für die Varianzanalyse des *d*-primes für Seite (links, rechts) und Bedingung (A, AT_S und AT_{AS}) in Experiment 4.

Effekte	df	<i>F</i>	<i>p</i>
Bedingung	1, 19	0.034	.857
Seite	2, 18	3.727	.069
Bedingung x Seite	2, 18	0.056	.815

Tabelle 29. Statistische Kennwerte für die Varianzanalyse des Kriteriums für Seite (links, rechts) und Bedingung (A, AT_S und AT_{AS}) in Experiment 4.

Effekte	df	<i>F</i>	<i>p</i>
Bedingung	1, 19	2.255	.150
Seite	2, 18	2.596	.124
Bedingung x Seite	2, 18	4.456	.048

Tabelle 30. Kriterium Experiment 4. *T*-Tests. *T*- und *p*-Werte für die einzelnen Vergleiche (df = 19).

Vergleiche	<i>T</i>	<i>p</i>
ATL leise > AL leise	0.052	.480
ATR leise > AR leise	2.902	.005
ATL leise > ATR leise	-2.418	.013
AL leise > AR leise	0.426	.340

Tabelle 31. Vergleich der *Mean*-Amplituden für AT und [AT + N] in Experiment 4 innerhalb eines Zeitbereichs (T1, T2 und T3). *T*-Tests. *T*- und *p*-Werte für die einzelnen Vergleiche (df = 19).

Vergleiche	<i>T</i>	<i>p</i>
T1 ATL > T1 [ATL + Blank L]	-0.101	.920
T2 ATL > T2 [ATL + Blank L]	-0.008	.994
T3 ATL > T3 [ATL + Blank L]	0.025	.981
T1 ATR > T1 [ATR + Blank R]	0.711	.486
T2 ATR > T2 [ATR + Blank R]	0.511	.615
T3 ATR > T3 [ATR + Blank R]	-0.459	.651

Tabelle 32. Statistische Kennwerte für die Varianzanalyse der EKPs bei lauter akustischer Reizung für Seite (links, rechts), Bedingung (A, [AT - T]) und Zeit (T1, T2 und T3) in Experiment 3.

Effekte	df	<i>F</i>	<i>p</i>
Seite	1, 19	.215	.648
Bedingung	1, 19	0.451	.510
Zeit	2, 38	83.625	.001
Seite x Bedingung	1, 19	3.723	.069
Seite x Zeit	2, 38	3.168	.053
Bedingung x Zeit	2, 38	5.925	.006
Seite x Bedingung x Zeit	2, 38	1.301	.284

Tabelle 33. Vergleich der *Mean*-Amplituden für A und [AT - T] in Experiment 4 bei lauter akustischer Stimulation innerhalb eines Zeitbereichs (T1, T2 und T3). *T*-Tests. *T*- und *p*-Werte für die einzelnen Vergleiche (df = 19).

Vergleiche	<i>T</i>	<i>p</i>
AR T1 > [ATR-TR] T1	-0.382	.353
AR T2 > [ATR-TR] T2	-2.362	.015
AR T3 > [ATR-TR] T3	0.570	.288
AL T1 > [ATL-TL] T1	0.550	.294
AL T2 > [ATL-TL] T2	-1.023	.160
AL T3 > [ATL-TL] T3	2.840	.005

Tabelle 34. Korrelation (nach Pearson) der *Peak*-Amplitudendifferenz [(AT - T) - A] in den Zeitbereichen T1, T2 und T3 mit der Trefferrate und der Reaktionszeit in Experiment 4.

Parameter	Seite	Korrelation mit T1 (ρ)	Korrelation mit T2 (ρ)	Korrelation mit T3 (ρ)
Trefferrate	Links	-.132 (.578)	-.163 (.492)	.198 (.402)
	Rechts	.238 (.312)	-.215 (.362)	.079 (.740)
Reaktionszeit	Links	.374 (.104)	.568 (.010)	.336 (.148)
	Rechts	-.045 (.850)	.299 (.200)	.476 (.034)

18 Lebenslauf

Persönliche Daten

Name	Maria Höfer
Geburtsdatum	31.10.1984
Geburtsort	Erfurt

Studium und Schulbildung

08/2009 – 06/2013	Promotionsstudium im Fachbereich Psychologie Otto-von-Guericke Universität (OvGU), Magdeburg Thema der Dissertation: „Neuronale Korrelate audio-taktiler Integration“
10/2005 – 07/2009	Hauptstudium der Neurobiologie OvGU, Magdeburg Thema der Diplomarbeit: „Investigations of brain networks underlying the dynamic integration of partly occluded figures using fMRI“
10/2003 – 09/2005	Grundstudium der Biologie Justus-Liebig-Universität, Gießen
1995 – 2003	Königin-Luise-Gymnasium, Erfurt

Berufserfahrung

08/2009 – 06/2013	Wissenschaftliche Mitarbeiterin in der Abteilung Biologische Psychologie der OvGU, Magdeburg
09/2006 – 07/2009	Wissenschaftliche Hilfskraft in der Abteilung für Neurologie am Universitätsklinikum in Magdeburg

Magdeburg, 30.05.2013

Maria Höfer

19 Eidesstattliche Erklärung

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

„Neuronale Grundlagen und zeitliche Dynamiken audio-taktiler Interaktionen“

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

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

Magdeburg, den 24.06.2013


Dipl.-Biol. Maria Höfer