

Stimulus-, aufgaben- und aufmerksamkeitsrelatierte Determinanten audiovisueller Integration

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.-Psych. Björn Bonath

geb. am 17.06.1977 in Magdeburg

Gutacher:

Prof. Dr. Tömme Noesselt

PD Dr. Marcus Naumer

Eingereicht am: 24.08.2010

Verteidigt am: 30.03.2011

DANKSAGUNG

Für die fachliche Unterstützung meiner Arbeit möchte ich mich ganz herzlich bei Herrn Prof. Dr. Toemme Noesselt bedanken. Seine hilfreiche Unterstützung und fachlichen Anregungen haben mir bei der Erstellung der Doktorarbeit sehr geholfen. Für seine umfassende Betreuung während meiner Promotionszeit an der Klinik für Neurologie möchte ich mich recht herzlich bedanken. Ebenfalls möchte ich mich bei meinem zweiten Supervisor aus San Diego, Prof. Dr. Steven Hillyard, für seine fachkundige Unterstützung bedanken. Weiterhin möchte ich mich bei den Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern der Klinik für Neurologie sowie dem gesamten MRT Team für die fachkundige Unterstützung bedanken, die dazu beigetragen haben, dass diese Arbeit erfolgreich erstellt werden konnte. Meinen Eltern, Klaus- und Gabriele Bonath, meinen Großeltern, Erhard- und Lieselotte Rösicke und meiner Schwester Inga Bonath möchte ich für die moralische- und monetäre Unterstützung danken, die sie mir während der Studien- und Promotionszeit zuteil kommen ließen. Besonders bedanken möchte ich mich bei meiner Frau Susan und meinen beiden Söhnen Vincent- und Matteo Bonath. Durch Sie hatte ich die Kraft, die Motivation und den Grund mir dieses ehrgeizige Ziel zu stecken und entschlossen zu verfolgen.

gewidmet

meinen Söhnen Vincent & Matteo Bonath, meiner Frau Susan Bonath,
meinen Großeltern Erhard & Liselotte Rösicke sowie meiner Schwester Inga Bonath
und meinen Eltern Klaus & Gabriele Bonath

Zusammenfassung

Die alltägliche Umwelt bietet dem menschlichen Gehirn, eine Vielzahl von Sinnesreizen, wie beispielsweise dem Sehen, Hören, Schmecken, Riechen oder Fühlen, welche zu wahrnehmbaren Informationen verarbeitet werden. Diese Sinnesmodalitäten werden durch das menschliche Gehirn so zusammengeführt, dass wir es als ein einheitliches Perzept erleben. Die Kombination von Informationen der unterschiedlichsten Modalitäten führt entweder zu einer Segregation der einzelnen Sinneswahrnehmungen in mehrere Objekte oder zu einer Integration derselben. Zusätzlich ist das Gehirn in der Lage, alle gehörten- und gesehenen Informationen, „bottom-up“ gesteuert, sowohl räumlich- als auch zeitlich zueinander in Bezug zu setzen. Hierbei gibt es allerdings modalitätsspezifische Genauigkeitsunterschiede bei der Ausprägung der zeitlichen- und räumlichen Eigenschaften. Diesbezüglich zeigte sich in diversen Verhaltensexperimenten, dass die auditorische-, im Gegensatz zur visuellen Modalität, eine höhere zeitliche Auflösung besitzt, jedoch die visuelle-, im Gegensatz zur auditorischen Modalität, räumliche Eigenschaften genauer kodiert. Die daraus resultierenden Konsequenzen sind Wahrnehmungswahrnehmungen. Eine der bekanntesten Illusionen ist die sogenannte Bauchrednerillusion, die als eine perzeptuelle Verschiebung der Tonquelle in Richtung eines gleichzeitig aber räumlich versetzt auftretenden Lichtreizes erlebt wird. In der vorliegenden Arbeit werden audiovisuelle Interaktionsprozesse eingehend analysiert. Im ersten Experiment wird mit Hilfe der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT) die neuronale Basis für zeitlich- bzw. räumlich relevante audiovisuelle Interaktionsprozesse untersucht. Hier konnte gezeigt werden, dass die multisensorische Raumverarbeitung in zentralen Thalamusregionen und die zeitlichen Verarbeitungsprozesse in posterioren Thalamusregionen repräsentiert sind. In den folgenden Experimenten wird das Hauptaugenmerk auf die Bauchrednerillusion, als Wahrnehmungskonsequenz aus dem räumlichen Zusammenführen audiovisuell präsentierter Reize, gelegt. In einer Vorstudie konnten wir bereits zeigen, dass die Bauchrednerillusion mit einer neuronalen Suppression im auditorischen Planum temporale kovariert. In einer Folgestudie untersuchten wir, ob die synchrone bzw. asynchrone Präsentation audiovisueller Reize den Bauchrednereffekt beeinflusst. Wie in der Vorstudie zeigte sich, dass die Bauchrednerillusion, als Konsequenz aus der multisensorischen Raumintegration, hauptsächlich durch suppressive Verarbeitungsprozesse in auditorischen und visuellen Regionen entsteht. Dabei wiesen synchrone audiovisuelle Reize, im Gegensatz zu

asynchronen, stärkere Suppressionseffekte auf. Darüber hinaus zeigte sich in einer weiteren Studie, dass die Bauchrednerillusion, entgegen herkömmlicher Ergebnisse, mit crossmodalen Aufmerksamkeitsprozessen interagiert. Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass räumliche Integrationsprozesse audiovisuell dargebotener Reize über visuelle- und auditorische Regionen vernetzt sind. Des Weiteren zeigen die Ergebnisse, dass multimodale Stimuluseigenschaften wie Synchronizität einen wesentlichen Einfluss auf die Integrationsleistung haben, ebenso wie der jeweilige Ort des Aufmerksamkeitsfokus. Die volitionale Steuerung dieser Integrationsleistungen wird dabei über ein Netzwerk, das neben den sensorisch-spezifischen Kortexarealen auch thalamische Kerngebiete umfasst, organisiert.

Summary

In the past perception has been subdivided into separate modalities that are processed independently. But real-world events often appear in a multimodal manner; so that these different senses have to be merged across modalities to experience a multimodal object as unified. A fundamental question in multisensory neuroscience is how information from the eyes and ears is combined in the brain to produce unified perceptual experiences of the objects and events in the natural world. Audiovisual objects are considered to be different in terms of, temporal perception or spatial perception. Here it is well known that audition prevails over vision while vision is dominant over audition. The well-known “ventriloquist illusion” reflects a perceptual consequence of spatial multisensory integration, whereby a sound coming from one location is perceived as if it came from the location of a concurrent visual event. The first goal of this thesis is to investigate the neural basis of audio – visual interactions and especially the neural modulations when the task demands to focus on temporal- versus spatial aspects of audiovisual stimuli. To determine the neural correlate of spatial- vs. temporal task-demands event-related fMRI was used. Here the effects of spatial task-demands modulated central regions of the thalamus while the temporal task modulated the posterior region of the thalamus. Using fMRI the following experiments examined a special case of spatial audiovisual integration, the ventriloquist illusion. In a pilot study we found suppressive effects in auditory planum temporale that co-varied with the ventriloquist illusion. In a follow-up experiment we investigated whether temporal alignment of audiovisual stimuli would affect the ventriloquist illusion and its neural correlate. We found stronger suppression effects within visual and auditory regions for perceived illusions when auditory and visual stimuli were presented synchronously (compared to asynchronously presented stimuli). Finally, we investigated whether the ventriloquist illusion is cognitively impenetrable, as others have suggested. In contrast, here we found that the amount of ventriloquist illusions can in fact be altered by paying attention to the visual stimuli. In conclusion, we have found that audiovisual spatial integration is mediated by a network of visual and auditory regions; and can be affected by multisensory stimulus features (e.g. synchrony) plus the locus of the attentional focus. The volitional control of these integration processes is organized via a network of sensory-specific cortices and most notably thalamic nuclei.

INHALTSVERZEICHNIS

DANKSAGUNG.....	II
INHALTSVERZEICHNIS.....	VII
ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS	VI
ABBILDUNGSVERZEICHNIS	IX
0 AUFBAU DER ARBEIT	1
1 ALLGEMEINE EINLEITUNG.....	1
1.1 MULTIMODALE INTEGRATION.....	3
1.1.1 Theorien multimodaler Integration	3
1.1.2 Perzeptuelle und behaviorale Konsequenzen der MI.....	7
1.2 UNIMODALE VERARBEITUNG	9
1.2.1 Visuelle Verarbeitung	10
1.2.2 Auditorische Verarbeitung	12
1.2.3 Multimodale Verarbeitung.....	14
1.2.3.1 Multimodale Verarbeitung in unimodalen Arealen.....	15
1.2.3.2 Multimodale Verarbeitung in multimodalen Arealen.....	21
1.2.4 Multisensorische anatomische Verbindungen.....	26
1.2.4.1 Kortiko-kortikale Verbindungen.....	27
1.2.4.2 Kortiko-Thalamo-kortikale Verbindungen	28
1.3 AUFMERKSAMKEITSPROZESSE	30
1.3.1 Räumliche Aufmerksamkeitsprozesse	32
1.3.2 Zeitliche Aufmerksamkeitsprozesse.....	33
1.3.3 Cross-modale Aufmerksamkeitsprozesse	35
1.4 FRAGESTELLUNGEN.....	38
2 ALLGEMEINE METHODIK	39
2.1 FUNKTIONELLE MAGNETRESONANZTOMOGRAFIE	39
2.1.1 Datenvorverarbeitung	40
2.2 STATISTISCHE DATENANALYSE	40
2.2.1 individuelle Analyse und Gruppenanalyse	40
3 EXPERIMENTE.....	41
3.1 EXPERIMENT 1:	42
3.1.1 Einführung	42
3.1.2 Fragestellung	44
3.1.3 Methodik.....	44
3.1.3.1 Probanden	44

3.1.3.2 Stimuli und Prozedur	44
3.1.3.3 fMRI Messungen	46
3.1.3.4 statistische Auswertung	47
3.1.4 <i>Ergebnisse</i>	48
3.1.4.1 Verhaltensdaten	48
3.1.4.2 fMRT-Daten	50
3.1.4.2.1 Experimentelle Kontraste	50
3.1.4.2.1.1 Räumlich versus Zeitlich	51
3.1.4.2.1.2 Zeitlich versus Räumlich	52
3.1.4.2.1.3 Einzelprobandennachweis	53
3.1.4.2.2 Region of Interest (ROI-) Analyse	53
3.1.4.2.2.1 Posteriorer Thalamus	54
3.1.4.2.2.2 zentraler Thalamus	54
3.1.5 <i>Diskussion</i>	55
3.1.5.1 Verhaltensdaten	55
3.1.5.2 fMRT-Daten	58
3.1.5.2.1 Posteriorer Thalamus	59
3.1.5.2.2 Zentraler Thalamus	61
3.1.5.3 Zusammenfassung	64
3.1.5.4 Implikationen	65
3.2 EXPERIMENT 2:	67
3.2.1 <i>Einführung</i>	67
3.2.2 <i>Fragestellung</i>	69
3.2.2.1 Kontraste	69
3.2.2.1.1 Lokalisationskontraste	69
3.2.2.1.2 Experimentelle Kontraste der Bedingungen: ACVL und ACVR	70
3.2.2.1.3 Experimentelle Kontraste der Bedingungen: ARVL und ALVR	72
3.2.3 METHODIK	72
3.2.3.1 Probanden	72
3.2.3.2 Stimuli und Prozedur	72
3.2.3.3 fMRI Messungen	76
3.2.3.3.1 statistische Auswertung	76
3.2.4 <i>Ergebnisse</i>	78
3.2.4.1 Verhaltensdaten	78
3.2.4.1.1 Auditorische Reizpräsentation	78
3.2.4.1.2 Audiovisuelle Reizpräsentation	79
3.2.4.1.2.1 ACVL und ACVR	79
3.2.4.1.2.2 ALVR und ARVL	81
3.2.4.2 fMRT-Daten	82
3.2.4.2.1 Lokalisationsdurchgang	82
3.2.4.2.2 Experimentelle Kontraste 1:	83

zentral präsentierter Ton (AC) und peripher präsentierte visuelle Stimuli (VL und VR)	83
3.2.4.2.2.1 ACVL/VR syn Nichtillusion > ACVL/VR syn Illusion.....	83
3.2.4.2.2.2 ACVL/VR syn Illusion > ACVL/VR syn Nichtillusion.....	85
3.2.4.2.2.3 ACVL/VR asyn Illusion > ACVL/VR syn Illusion	86
3.2.4.2.2.4 syn Nichillusion versus Illusion > asyn Nichillusion versus Illusion	86
3.2.4.2.2.5 syn Illusion versus Nichillusion > asyn Illusion versus Nichillusion	87
3.2.4.2.3 Experimentelle Kontraste 2	88
periphere Töne (AL versus AR) mit kontralateral visueller Stimuluspräsentation (VL und VR)	88
3.2.4.2.3.1 ALVR/ARVL Nichtillusion > milde Illusion	88
3.2.4.2.3.2 ALVR/ARVL Illusion > keine Illusion	89
3.2.5 Diskussion	90
3.2.5.1 Verhaltensdaten	90
3.2.5.1.1 Unimodal präsentierte Töne (AL, AC, AR).....	90
3.2.5.1.2 Zentral präsentierter Ton (AC) und peripher präsentierte visuelle Stimuli (VL und VR).....	91
3.2.5.1.3 peripher präsentierter Ton (AL / AR) und kontralateral präsentierter visueller Stimulus (VL versus VR)	94
3.2.5.1.4 Zusammenfassung Verhaltensdaten	95
3.2.5.2 fMRT Daten.....	95
3.2.5.2.1 ACVL und ACVR	95
3.2.5.2.2 ARVL und ALVR.....	101
3.2.5.2.3 Zusammenfassung fMRT	103
3.3 EXPERIMENT 3:.....	104
3.3.1 Einführung	104
3.3.2 Fragestellung	106
3.3.3 Methodik.....	106
3.3.3.1 Probanden	106
3.3.3.2 Stimuli und Prozedur	107
3.2.3.3 Ergebnisse.....	110
3.3.3.3.1 auditorische Reizpräsentation.....	110
3.3.3.3.2 audiovisuelle Reizpräsentation.....	110
3.3.3.3.2.1 ACVL und ACVR	110
3.3.3.3.2.2 ARVL und ALVR	112
3.3.4 Diskussion	114
3.3.4.1 Zusammenfassung.....	121
4 GESAMTDISKUSSION	122
5 LITERATURANGABEN.....	126
6 ANHANG.....	160
LEBENS LAUF	168
ERKLÄRUNG	170

ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS

A1	primärer auditorischer Kortex – Heschl-Querwindung
Abb.	Abbildung
ALM	Allgemeines lineares Modell
A _L	auditorisch linke Seite
A _C	auditorisch Mitte
A _R	auditorisch rechte Seite
AV	audio-visuell
BOLD	blood oxygen level dependent
CGL	corpus geniculatum laterale
CGM	corpus geniculatum mediale
Cu	Cuneus
CS	Sulcus Calcarinus
CSF	Cerebrospinalflüssigkeit
DLPFC	dorsolateraler präfrontaler Kortex
EEG	Elektroencephalographie
EKP	Ereigniskorreliertes Potential
et al.	übersetzt: und andere
FEF	frontaly eye field
fMRT	funktionelle Magnetresonanztomographie
GI	Gyrus Insularis
GTM	Gyrus temporalis medialis
GL	Gyrus Lingualis

GOI	Gyrus okzipitalis inferior
GO	Gyrus okzipitalis
GC	Gyrus cingularis
GO	Gyrus orbitalis
HG	Heschl'schen Gyri
Hz	Hertz
HRF	Hämodynamische Responsefunktion
IPS	Sulcus intraparietalis
IPL	Lobus intraparietalis
IR-EPI	inversion-recovery-echo planar image
IZD	interaurale Zeitdifferenz
ILD	interaurale Lautstärkedifferenz
ISI	Interstimulus-Intervall
LED	Light Emitting Diode
LIP	laterale intraparietale Region
MD	medialer Thalamus
ms	ms
mSTS	multisensorischer STS
MIP	mediale intraparietale Region
PET	Positionemissionstomographie
PPC	posteriorer Parietalkortex
PFC	präfrontaler Kortex
PT	Planum Temporale

RF	Radiofrequenz
ROI	Region of interest
RT	Reaktionszeit
SC	superior Colliculus
STS	Sulcus temporalis superior
STG	Gyrus temporalis superior
SPO	Sulcus parietookzipitalis
TNR	Nucleus reticularis thalami
V1	primäres visuelles Areal – sulcus calcarinus
VIP	ventral intraparietale Region
VLPFC	ventrolateraler Präfrontalkortex

ABBILDUNGSVERZEICHNIS

ABBILDUNG 1: VENTRALE UND DORSALE VERARBEITUNGSPFADE	13
ABBILDUNG 2: SCHEMATISCHE ÜBERSICHT DER (SUB)KORTIKALEN MULTISENSORISCHEN AREALE	15
ABBILDUNG 3: VERHALTENS DATEN BAUCHREDNEREFFEKT.....	18
ABBILDUNG 4: EXPERIMENTELLE BEDINGUNGEN	20
ABBILDUNG 5: MÖGLICHE NEURONALE VERBINDUNGEN.....	27
ABBILDUNG 6: THALAMO-KORTIKALE VERBINDUNGEN	30
ABBILDUNG 7: SCHEMATISCHE ABBILDUNG DES EXPERIMENTALAUFBAUS 1	45
ABBILDUNG 8: SCHICHTLAGE.....	47
ABBILDUNG 9: VERHALTENS DATEN EXPERIMENT 1	49
ABBILDUNG 10: AKTIVIERUNGSKARTE DER EFFEKTE	51
ABBILDUNG 11: FMRT GRUPPENRESULTAT 1	52
ABBILDUNG 12: FMRT GRUPPENRESULTAT 2	52
ABBILDUNG 13: FMRT RESULTATE VON 4 EINZELPROBANDEN	53
ABBILDUNG 14: PRINZIP DER ILLUSIONSENTSTEHUNG	68
ABBILDUNG 15: SCHEMATISCHE ABBILDUNG DES EXPERIMENTALAUFBAUS 2	74
ABBILDUNG 16: VERHALTENS ERGEBNISSE 1 EXPERIMENT 2	78
ABBILDUNG 17: VERHALTENS ERGEBNISSE 2 EXPERIMENT 2	80
ABBILDUNG 18: VERHALTENS ERGEBNISSE 3 EXPERIMENT 2	81
ABBILDUNG 19: SENSORISCH-SPEZIFISCHE BOLD-AKTIVIERUNGEN.....	83
ABBILDUNG 20: NICHTILLUSION VERSUS ILLUSION	84
ABBILDUNG 21: ILLUSION VERSUS NICHTILLUSION	85
ABBILDUNG 23: INTERAKTIONSKONTRASTE1	87
ABBILDUNG 24: INTERAKTIONSKONTRASTE2	88
ABBILDUNG 25: NICHTILLUSION VERSUS MILDE ILLUSION.....	89
ABBILDUNG 26: ARVL NICHTILLUSION VERSUS ILLUSION.....	102
ABBILDUNG 27: SCHEMATISCHE ABBILDUNG DES EXPERIMENTALAUFBAUS 3.....	108
ABBILDUNG 28: VERHALTENS DATEN 1 EXPERIMENT 3	111
ABBILDUNG 29: VERHALTENS DATEN 2 EXPERIMENT 3	113
ABBILDUNG 30: CROSSMODALE AUFMERKSAMKEITSAUSBREITUNG	119
ABBILDUNG 33: REAKTIONZEITABHÄNGIGE BOLD-SIGNALE	160

0 AUFBAU DER ARBEIT

In der vorliegenden Arbeit werden die neuronalen Korrelate von audiovisuellen Interaktionsprozessen, bei räumlicher- und zeitlicher Aufgabenbearbeitung im Menschen mittels funktioneller Magnetresonanztomographie (fMRT) untersucht. In diesem Zusammenhang ist der sogenannte Bauchrednereffekt eine der bekanntesten Wahrnehmungssillusionen, welcher bei der auditorischen Raumlokalisierung audiovisuell präsentierter Reize entsteht. Dabei soll in einem zweiten Experiment untersucht werden, ob sich die behaviorale Abschwächung jener Illusionsperzepte in Folge eines zeitlichen Abstandes zwischen visuell- und auditorisch präsentierten Reizen auch in der Modulation der neuronalen Antworten widerspiegelt und ob diese Hirnmodulationen sowohl in auditorisch- als auch in visuell assoziierten Regionen wiederzufinden sind. Im letzten Experiment soll überprüft werden, ob jener Effekt eine Folge aus endogenen Aufmerksamkeitsprozessen darstellt oder einen wahren audiovisuellen Integrationsprozess widerspiegelt. Am Anfang möchte ich die Prinzipien und theoretischen Grundlagen der uni- und multimodalen sensorischen Verarbeitung erklären, um dann die Faktoren der perzeptuellen Einflussnahme zwischen jenen Modalitäten näher zu beleuchten. Zum Schluss werden relevante Studien aus dem Fachbereich der multimodalen Integration dargestellt. Diesbezüglich werden Fragestellungen abgeleitet, welche für die durchgeführten Untersuchungen von wissenschaftlichem Interesse sind. Im zweiten Teil meiner Arbeit werde ich einen methodischen Überblick liefern, um darzulegen wie die ermittelten Fragestellungen beantwortet worden. Anschließend sollen die durchgeführten Untersuchungen und Ergebnisse dargestellt werden, um sie nacheinander vor dem Hintergrund der aktuellen Forschungsliteratur zu diskutieren. Abschließend sollen die dargestellten Ergebnisse zusammenfassend diskutiert werden.

1 ALLGEMEINE EINLEITUNG

Es liegt in der Natur der Dinge, dass viele Ereignisse in der Außenwelt gleichzeitig mehrere Modalitäten anregen. Diesbezüglich war es bis vor wenigen Jahren Usus, dass die Informationsverarbeitung, der einzelnen Sinne, getrennt, in entsprechenden modalitätsspezifischen Arealen ablaufen. Eine Vielzahl an neurowissenschaftlichen

Konferenzen und neurowissenschaftlichen- und psychologischen Journalen sind auf nur eine Modalität begrenzt (z.B. 'Journal of Vision' oder 'Hearing Research').

Die traditionelle Sichtweise war demnach, dass die multisensorische Integration erst dann stattfindet, wenn die unisensorischen Informationen intensiv Vorverarbeitung wurden (Felleman and Van Essen 1991). Neuere Forschungsergebnisse scheinen dieser Ansicht jedoch zu widersprechen. Für uns Menschen ist die multisensorische räumliche bzw. zeitliche Verknüpfung von Sehen und Hören auf der Verhaltensebene besonders relevant. Bezüglich des räumlichen Aspektes der Wahrnehmung scheint das visuelle System im Vorteil zu sein, weil optischen Reize, über die Retina räumlich hochauflösend kodiert sind und daher auch monokular abgebildet werden. Im Gegensatz dazu kann die Richtung des Schalls nicht direkt wahrgenommen werden, sondern muss aus binauralen Intensitätsunterschieden oder Laufzeitdifferenzen und Echoeigenschaften abgeleitet werden. Natürlich erfolgte die Entwicklung des menschlich auditorischen Systems vor dem Hintergrund, dass der Mensch fähig ist sein räumliches Hörvermögen auch in völliger Dunkelheit anzuwenden. Die Auditorik ergänzt das Sehen bezüglich der räumlichen Wahrnehmung ganz massiv, weil der Mensch mit seinen Augen nur einen begrenzten Bereich seines räumlichen Umfeldes erfasst, wohingegen das auditorische System eine „komplette“ 360° umfassende räumliche Abbildung liefert. Somit wird auch das sonst unbemerkte Geschehen außerhalb unseres Gesichtsfeldes in unsere multimodale Wahrnehmung miteingeschlossen. Ein häufig benutztes Beispiel zur Veranschaulichung audiovisueller Integration ist der Bauchrednereffekt. Hier ist es so, dass das wahrgenommene Sprachsignal nicht seiner Ursprungsquelle, sondern aus der Richtung der sich bewegenden Handpuppe zugeordnet wird (Bertelson and Radeau 1981). Dieser Effekt wirft eine ganze Reihe von Fragen und Problemen für die Objekterkennung auf. In einem unimodalen Experimentalparadigma gäbe es zwei unterschiedliche Objekthypothesen, wobei im Ergebnis für das Sehen und das räumliche Hören eindeutig unterscheidbare Richtungen erkannt werden würden. Für eine sequentielle- und separate Objektanalyse, müsste die Aufmerksamkeit ständig zwischen beiden Objektpositionen hin- und herverlagert werden, was wiederum einen reizbezogenen Antagonismus zwischen räumlicher Trennung und zeitlicher Korrelation aufweisen würde. Unser Gehirn versucht diesen audiovisuellen Widerspruch aufzulösen, indem es die auditorische Raumrepräsentation an die visuelle Szene anpasst. In meiner Arbeit verwende ich psychophysiologische Methoden, welche sich mit den Mechanismen audiovisuellen Lokalisationsverhalten beschäftigen. Diese Resultate

werden unter Verwendung von bildgebenden Verfahren die zugrunde liegenden neuronalen Prozesse und ihrer damit assoziierten neuronalen Zeitverläufe identifizieren.

1.1 multimodale Integration

Die Möglichkeit der Integration unimodaler Sinnesreize in sinnvolle Einheiten bietet uns behaviorale Vorteile, um beispielsweise Sprache verständlicher werden zu lassen. Durch die enorme Selektivität des auditorischen Systems ist es möglich, einer Stimme auch in einer lauten Umgebung aufmerksam zu verfolgen. Bei gleichzeitiger Betrachtung der Gesichts- und Lippenbewegungen einer sprechenden Person, wird das Verständnis stark gesteigert. Die Wahrnehmung der einen Modalität wird durch eine zusätzlich wahrgenommene Modalität beeinflusst, da beide Bestandteile in einer widerspruchsfreien Interpretation multimodal zusammengeführt und interpretiert werden (Schwartz, et al. 2004). Die multisensorische Objektintegration kann somit schon auf der untersten Wahrnehmungsebene ereignen. Die multimodale Integration ist zudem vom jeweiligen Kontext abhängig, so dass ein niedrigsalienter Reiz, welcher nicht eindeutig interpretiert werden kann, durch einen anderen Sinn eine Steigerung der Wahrnehmungsleistung zur Folge haben kann. Bei Verschlechterung der Umgebungsverhältnisse wird beispielsweise die auditive Wahrnehmung für die räumliche Orientierung wichtiger. Die optimale multimodale Integration ist nicht zu hundert Prozent von der jeweiligen Verlässlichkeit einer Modalität abhängig und ob sie dadurch über eine Zweite Modalität dominiert, sondern muss vor dem Hintergrund der jeweiligen Situation bezüglich seiner Verlässlichkeit immer wieder neu bewertet werden. Die Bewertung der Verlässlichkeit ist mit Faktoren wie Erfahrung, Aufmerksamkeit, Motivation und Vorwissen assoziiert, so dass multimodale Integration nicht auf starr ablaufende Verarbeitungsroutinen in multimodalen Neuronen reduziert werden kann. Wie diese flexible Integration von Informationen geleistet werden kann, wird von unterschiedlichen Theorien unterschiedlich beantwortet.

1.1.1 Theorien multimodaler Integration

Die Autoren Welch und Warren (Welch and Warren 1980) beschreiben in ihrer Modalitätseignungshypothese, dass die unterschiedlichen Modalitäten verschiedene Stimuluseigenschaften unterschiedlich gut verarbeiten. Die Autoren gehen in ihrer Hypothese beispielsweise davon aus, dass der visuelle Reiz, bei zusätzlicher auditorischer Stimulation, räumlich bearbeitete Aufgaben dominiert, der auditorische Reiz jedoch keinerlei

Einflussmöglichkeit besitzt, um den visuellen Stimulus in seiner Raumwahrnehmung zu beeinflussen (Bertelson and Radeau 1981). Die Ursachen sind in der unterschiedlichen Sensitivität der einzelnen Modalitäten zu suchen. Die Retina reagiert beispielsweise sehr sensibel auf die Richtung aus der das Licht auf sie trifft. Dagegen reagiert das auditorische System weniger sensibel auf die Lokalisierung von. Dieser sogenannte ‚visual capture Effekt‘ schlägt in das Gegenteil um (‚auditory capture Effekt‘), wenn die Aufgabe darin besteht, die audiovisuell präsentierten Reize bezüglich ihrer zeitlichen Relation zu beurteilen. Bislang wurde angenommen, dass jene Dominanzeffekte grundsätzlich bestehen. Neuere Resultate (Alais and Burr 2004) zeigten jedoch, dass die Beurteilung der auditorischen Raumposition, bei audiovisueller Stimuluspräsentation, in Abhängigkeit der Deutlichkeit (Reliabilität) der präsentierten visuellen Reize, auch durch die auditorische Modalität dominiert werden kann. Stein und Kollegen (Stein and Meredith 1993) fanden an Hand von neurophysiologischen Studien am superioren Colliculus (SC) bei Katzen drei generelle Prinzipien heraus, die den multisensorischen Integrationsprozess am besten beschreiben, obwohl es kritische Anmerkungen gibt, welche besagen, dass diese Prinzipien statistischen Artefakten unterliegen (Holmes 2007; Holmes 2009a; Holmes 2009b). Die räumliche Regel (Meredith and Stein 1986) besagt beispielsweise, dass die Feuerrate multisensorischer Neurone im superioren Colliculus (SC) steigt, wenn die unisensorischen Reize dieselbe Raumposition einnehmen. Die zeitliche Regel (Meredith, et al. 1987) besagt, dass die Feuerrate multisensorischer Neurone ansteigt, wenn die unisensorischen Reize ungefähr zum selben Zeitpunkt auftreten. Die dritte Regel ist die inverse Effektivitäts-Regel (Stein and Meredith 1993), welche eine Steigerung der neuronalen Feuerrate multisensorischer Neurone im SC beschreibt, wenn sich bei einem bimodalen Objekt die Perzepte der Einzelmodalitäten an der Wahrnehmungsgrenze befinden. Die Ausgabe ist relativ gesehen maximal, wenn beide Modalitäten allein kaum eine reliable Antwort hervorrufen. Wenn Ereignisse verschiedener Modalitäten in räumlich- und zeitlich ähnlichen Abständen präsentiert werden, kann, im Vergleich zur unimodalen Darbietung, eine höhere neuronale Feuerrate für „multimodale Objekte“ festgestellt werden. Wenn die multimodale Antwort größer als die Summe der einzelnen unimodalen Reizkomponenten ist, wird diese superadditive Differenz (Super- oder Supraaddition) als ein neuronales Korrelat für multimodale Integration angesehen. Ist diese Differenz geringer als die Summe der beiden unimodalen neuronalen Antworten, spricht man von der Subadditivität (Macaluso and Driver 2005; Stein and Stanford 2008). Eine wachsende Anzahl an bildgebenden Studien (PET, fMRT), welche zum besseren Verständnis der neuronalen Prozesse der multimodalen Verarbeitung im Menschen durchgeführt wurden (Bushara, et al.

2001; Calvert, et al. 2000; Calvert, et al. 2001; Giard and Peronnet 1999; Klucharev, et al. 2003; Macaluso, et al. 2000b; Molholm, et al. 2004) interpretierten die gefundenen Ergebnisse auf die gleiche Weise, wie es in neurophysiologischen Tierstudien mit Einzelzelleableitung eine allgemein anerkannte Methode ist. Die Analyse der Subadditivität [$AV < (A+V)$], Supraadditivität [$AV > (A+V)$] und der Additivität [$AV = (A+V)$], welche aus dem Bereich der Einzelzelleableitung stammt, wurde auch in bildgebenden Studien angewendet (Beauchamp, et al. 2004b). In diesem Zusammenhang entstand berechtigterweise die Frage nach der Reliabilität der Ergebnisse, denn die Resultate der Einzelzellstudien müssen nicht zwangsläufig dasselbe bedeuten wie für die Studien mit großen neuronalen Populationen (Laurienti, et al. 2005). So kann es beispielsweise vorkommen, dass die erhöhte Hirnaktivität bei multimodaler Stimulation, selbst für ein einzelnes Voxel (beinhaltet viele zehntausend Neurone), anstatt durch ein und dieselbe Neuronenpopulation, durch zwei unabhängige Neuronenpopulationen zustande kommt und die oben aufgezeigten Formeln aus der Tierphysiologie (Einzelzelleableitung) somit nicht angewandt werden sollte. In diesem Zusammenhang kann man durch das direkte Vergleichen der entsprechenden Bedingungen (Hillyard Prinzip) jenes Additivitätsproblem elegant umgehen. Hierbei werden physikalisch gleiche Stimuli, die unter verschiedenen top-down gesteuerten Voraussetzungen bearbeitet werden, miteinander verglichen. Beispielsweise konnten Heinze et al. (Heinze, et al. 1994) an Hand einer kombinierten EKP/PET Studie zeigen, dass die neuronale Antwort für einen visuellen Reiz signifikant höher ausfiel, wenn er aus der Richtung des zu beachtenden Hemifeldes erschien, (versus, wenn jener Reiz aus dem unbeachteten Hemifeld erschien).

Der neuronale Effekt der Nichtlinearität in Verbindung mit multimodaler Wahrnehmung, wird heute oft mit dem Bayes-Theorem assoziiert (Anastasio, et al. 2000; Patton, et al. 2002). Dieses mathematische Modell geht davon aus, dass die Eigenschaften (z.B. räumliche- oder zeitliche Auflösung) der verschiedenen Modalitäten, unterschiedlich zuverlässig sind und sich deren Reliabilität mit dem Umweltkontext bzw. der Aufgabenstellung ändern kann. Das Gehirn müsste die verschiedenen Modalitäten, je nach Kontext, unterschiedlich bewerten, um diese flexibel zu einem einzigen Objekt zu fusionieren.

Alais und Burr (2004) verglichen beispielsweise in einem Experiment, auditorische- und visuelle Sinnesperzepte mithilfe eines einfachen Tests. Die Probanden sollten die Positionen von auditorischen- sowie visuellen Stimuli bestimmen. Die visuelle Aufgabe bestand darin, zwei Kreise, welche nacheinander auf einem Bildschirm aufblitzten, richtungsbestimmend so zu beurteilen, dass der mehr linkspräsentierte Reiz durch einen

entsprechenden Tastendruck berichtet wurde. Ebenso wurden zwei kurz hintereinander eingespielte Töne präsentiert, wobei die Probanden erneut den linksseitigen Reiz bestimmen sollten. Die Probanden zeigten bei der Lokalisierung der Kreise bessere Ergebnisse, als bei der Richtungsbestimmung der Lautsignale. In der Hauptuntersuchung kombinierten die Forscher die visuellen- und auditorischen Stimuli, so dass der visuelle Reiz und der Ton zur gleichen Zeit erschienen, gefolgt vom zweiten Paar. Die Probanden führten wiederum eine Lokalisationsaufgabe durch. Hierbei transportierten das Lautsignal und der visuelle Stimulus mitunter widersprüchliche Informationen. Manchmal war der Kreis etwas leicht nach links versetzt, während der Ton von rechts kam. Diese audiovisuelle Stimuluskombination brachte ein interessantes Muster hervor: Waren die visuellen Reize, hier Kreise, nämlich kleiner und ihre Ränder klar abgegrenzt, so verließen sich die Versuchsteilnehmer wie zuvor auf die visuelle Stimulusposition. Wenn die Kreise jedoch größer und unschärfer präsentiert wurden, so war die auditorische Stimulusposition enorm wichtig. Die Probanden benutzten nun die Position der Lautsignale zur Stimulusortung. Jenen Effekt taufte die Autoren "umgekehrtes Bauchreden" und führen ihn darauf zurück, dass die großen und verschwommenen Kreise als weniger reliabel eingestuft werden. Die Bayes- Methode gewichtet demnach die relevanten Eigenschaften der einzelnen Modalitäten bezüglich der kontextuellen Reliabilitäten und passt, wenn der Kontext die modalitätsspezifischen Eigenschaften (Helligkeit, Schärfe, Pitch usw.) ändert, jene Gewichte darüber hinaus dynamisch an (Yuille and Bülthoff 1996). Viele weitere Verhaltensdaten zeigen diesbezüglich konsistente Resultate, so dass davon ausgegangen wird, dass das Gehirn die Bayessche Verarbeitungsmethode anwendet (Ernst and Banks 2002; Jacobs and Fine 1999; Knill 1998). Der obige Abschnitt sollte dem Leser einen Überblick über die verschiedenen Ansätze von Theorien zur multimodalen Integration auf neuronaler- und Verhaltensebene geben und sollte unter anderem aufzeigen, dass die ursprüngliche Annahme, dass verschiedene Modalitäten unterschiedlich gut geeignet sind, bestimmte Stimuluseigenschaften im menschlichen Gehirn zu verarbeiten durch einen probabilistischen Ansatz, dass die relevanten Eigenschaften der einzelnen Modalitäten bezüglich der kontextuellen Reliabilitäten dynamisch gewichtet werden, ersetzt werden. Jene Integrationstheorien werden als Grundlagen angesehen, welche dazu beitragen, daß die menschliche Wahrnehmung niemals ein hundertprozentiges Abbild unserer multimodalen Umwelt ist, sondern immer durch bestimmte Ereignisse bzw. Objekte verändert oder beeinflusst werden kann. Diese multimodalen Wahrnehmungsphänomene sollen im folgenden Abschnitt an Hand von Beispielen näher beschrieben werden.

1.1.2 Perzeptuelle und behaviorale Konsequenzen der MI

Bei der menschlichen Wahrnehmung der unterschiedlichsten Modalitäten (z.B. visuelle- und auditorische Informationen) müssen jene unimodalen Ereignisse für die multimodale Objektbildung bezüglich ihrer räumlichen-, zeitlichen- oder semantischen Eigenschaftskonvergenz beurteilt werden. Nur wenn diese Parameter übereinstimmen, können einheitliche, multimodale Perzepte erstellt werden. Um die Interaktion der verschiedenen Sinne zu untersuchen, müssen die verschiedenen Modalitäten mit widersprüchlichen Informationen (räumlich, zeitlich) systematisch durchvariiert werden (Sluzky & Recanzone 2001). Das klassische Beispiel einer gelungenen Integration räumlicher Parameter, bei multimodal präsentierten Ereignissen, ist die Bauchrednerillusion. Der audiovisuelle Bauchrednereffekt beschreibt folgendes Wahrnehmungsphänomen: Bei räumlich inkongruenter auditorischer- und visueller Stimulation wird der auditorische Stimulus perzeptuell zum Ort der Lichtquelle verschoben. Die Verhaltenseffekte der Bauchrednerillusion sind dabei bereits charakterisiert worden: So untersuchten Bertelson und Radeau (1981) den Parameterraum der perzeptuellen Verzerrung räumlich inkongruenter audiovisueller Stimuli, hinsichtlich des visuellen Einflusses auf die Lokalisierung auditorischer Stimuli und des auditorischen Einflusses auf die Lokalisierung visueller Stimuli. Sie berichteten, dass die räumlich präzisere visuelle Modalität, trotz dem Instruktionshinweis nur die auditorische Modalität zu beachten, einen starken Einfluss auf auditorische Lokalisationsgenauigkeit hatte. Hingegen fiel der Einfluss einer unbeachteten auditorischen Modalität auf die visuelle Lokalisationsgenauigkeit viel geringer aus. Außerdem ist bekannt, dass eine wahrgenommene Tonquelle aus der Richtung eines taktil präsentierten Reizes wahrgenommen wird (Caclin, et al. 2002, Bruns & Röder 2010, Bruns, et al. 2011). Ein weiteres audiovisuelles Verhaltensexperiment deren Konsequenz eine visuelle Wahrnehmungssillusion ist (Kitagawa and Ichihara 2002), basiert auf den bekannten visuellen Bewegungsnacheffekt (Mather, et al. 1998; Wade 1994). Der Bewegungsnacheffekt entsteht, wenn man zunächst ein Quadrat, das sich verkleinert (sich weg bewegt), beobachtet und anschließend ein Weiteres, dessen Größe konstant bleibt. Es scheint als vergrößere sich dieses statisch gleiche Quadrat (kommt näher), obwohl gar nichts geschieht. Mit den Tönen verhält sich das auf ähnliche Weise. Hier ist es z.B. so, dass bei einem zunehmend leiser werdenden (entfernt sich) Ton, welcher von einem zweiten Ton in gleichbleibender Lautstärke gefolgt wird, dann konnte beobachtet werden, dass der Folgeton lauter wird beziehungsweise näher kommt (Dong, et al. 2000; Grantham 1989; Reinhardt-Rutland and Anstis 1982). Im

Folgenden sollte nun kontrolliert werden, inwieweit die Nacheffekte beeinflussbar sind. Die Autoren gewöhnten die Versuchspersonen an audiovisuelle Reize, welche einmal lauter bzw. leiser wurden oder sich bezüglich ihrer visuellen Eigenschaften verändern konnten (Quadrat auf einem Computerbildschirm wurde größer versus kleiner). Anschließend spielten sie ihnen einen einzigen Ton vor, der seine Lautstärke nicht veränderte, und die Teilnehmer sollten entscheiden, ob er lauter oder leiser wird. Die Versuchspersonen, welche in der Adaptationsphase ebenfalls Töne zu hören bekamen, zeigten im folgenden Durchgang den erwarteten Nachtoneffekt. Versuchspersonen, die vorher nur visuelle Erfahrungen sammeln durften, zeigten crossmodale Effekte, so dass der Ton seine Lautstärke proportional zur veränderten Größe des präsentierten Versuchsquadrates veränderte. Wurde beispielsweise das Quadrat vorher kleiner (sich weg bewegt), empfanden die Probanden den Ton als lauter werdend beziehungsweise näherkommend. Zur Kontrolle ließen die Autoren die Versuchspersonen in einem weiteren Experiment nach der auditorischen Gewöhnungsphase ein gleichbleibendes Viereck beobachten. Die Teilnehmer empfanden, ganz der Realität entsprechend, keinerlei Veränderung, so dass man sagen kann, dass bei den Nacheffekten die visuelle Wahrnehmung stark dominierte. Die Autoren konnte zeigen, dass dieser perzeptuelle Nacheffekt, welcher durch crossmodale Adaptationsprozesse entstanden sein muss, Bewegungswahrnehmung von Tiefeneindrücken entstehen lässt, welche zwar durch das auditorische System, nicht aber durch das visuelle System verarbeitet wurden. Das auditorische System reagiert somit auf beide Modalitäten, d.h. der Intensitätsänderung der auditorischen Stimuli bzw. der Änderung der visuellen Tiefeneindrücke. Da solche Nacheffekte mit Veränderungen auf der perzeptuellen Ebene erklärt werden, deuten diese Ergebnisse auf einer Verbindung zwischen visueller- und auditorischer perzeptueller Ebene hin.

Ein ähnlicher Nacheffekt tritt bei der Bauchrednerillusion auf. In einer Gewöhnungsphase wurden den Versuchspersonen räumlich diskordante, auditorische- und visuelle Reize präsentiert mit der Aufgabenstellung die Töne zu lokalisieren. In einer anschließenden Testphase, in der nur noch die Töne präsentiert wurden, haben die Versuchspersonen, selbst ohne visuelle Kostimulation, weiterhin „Bauchrednerillusionen“ wahrgenommen (Woods and Recanzone 2004a). Die Autoren erklären diesen Nacheffekt mit einer Rekalibrierung des visuellen- und auditorischen Systems bezüglich ihrer räumlichen Kodierung auf modalitätsspezifischer Ebene, was ebenfalls mit crossmodaler Plastizität bzw. crossmodalen Lerneffekten assoziiert wird. Der McGurk-Effekt ist als eine weitere semantische Wahrnehmungssillusion im Jahre 1976 von McGurk und MacDonald (McGurk

and MacDonald 1976) beschrieben wurden. Eher zufällig stießen die Wissenschaftler während einer Untersuchung mit Kleinkindern auf diesen Effekt. Sie entdeckten eine Illusion, die visuelle und hörbare Sprachsignale kombiniert. Wenn beispielsweise die visuelle Information mit der akustischen Information im Konflikt steht, entsteht ein völlig neues Sprachsignal. Shipley (Shipley 1964) konnte einen zeitlichen Effekt zeigen, bei dem das wahrgenommene Lichtblinken durch auditorische Klickfrequenzen beeinflusst wurde (Berger, et al. 2003; Vergheze and Stone 1995. In diesem Zusammenhang konnte Noesselt et al. (Noesselt, et al. 2008b; Noesselt, et al. 2005) ebenfalls zeigen, dass die Beurteilung von visuellen Blinkraten stark von den auditorischen Klickfrequenzen getrieben wurde. Shams et al. (Shams, et al. 2000) zeigten, dass sich die visuelle Präsentation eines einzelnen Lichtblitzes durch die Kostimulation zweier irrelevanter Töne zu einer visuellen Wahrnehmung von zwei Lichtblitzen wandelte. Ein anderes Beispiel für eine perzeptuelle Konsequenz der multisensorischen Integration ist die sogenannte „bouncing illusion“. Den Probanden wurden zwei gleiche visuelle Stimuli präsentiert, welche sich von zwei verschiedenen Startpositionen (oben links und rechts) auf die gegenüberliegenden Endpositionen (unten rechts und links) so zubewegten, dass sich dabei Ihre Pfade kreuzten. Wenn sich beide visuellen Stimuli überkreuzen, nehmen die Probanden entweder eine Bewegungsrichtungänderung an oder aber sie haben das Gefühl, dass sich die beiden Reize voneinander abstoßen. Sekuler et al. (Sekuler, et al. 1997) präsentierten zusätzlich zu den visuellen Reizen zum Zeitpunkt des Überkreuzens einen kurzen auditorischen Reiz, der dazu führt, dass das Perzept des visuellen „bouncing“ Effektes (Abstoßeffekt beider visueller Reize) signifikant anstieg. Die hier vorgestellten Beispiele sollten demonstrieren, wie das menschliche Gehirn das Zusammenspiel der unterschiedlichsten Modalitäten bezüglich räumlicher-, zeitlicher bzw. semantischer Eigenschaften zu multimodalen Objekten vollzieht bzw. welche perzeptuelle Konsequenz durch jene Integrationsprozesse entstehen. Im Folgenden werde ich die anatomischen Grundlagen sowie die modalitätsspezifische Verarbeitung des visuellen- und des auditorischen Systems überblicksartig abhandeln, welche stark mit multisensorischen Integrationsprozessen assoziiert sind.

1.2 Unimodale Verarbeitung

Im folgenden Abschnitt werden kurz modalitätsspezifische Regionen, ihre Funktion und die Organisation des visuellen- und auditorischen Systems im menschlichen Kortex dargestellt.

Diese Übersicht basiert auf aktuellen Wissenschaftsergebnissen und fundamentalen Lehrbüchern (Birbaumer and Schmidt 1999; Zilles and Rehkämper 1998, Goldstein 2002).

1.2.1 Visuelle Verarbeitung

Der Weg der visuellen Verarbeitung beginnt an den retinalen Photorezeptorzellen. Diese Photorezeptoren sind spezialisierte Sinneszellen der Netzhaut des Auges bei Wirbeltieren. Des Weiteren werden die Photorezeptoren in zwei unterschiedliche Zelltypen aufgegliedert, die sogenannten Zapfen und Stäbchen. Am Außensegment der Photorezeptoren wird das Molekül Opsin in Iodopsin (bei den Zapfen) bzw. in Rhodopsin (bei den Stäbchen) umgewandelt. Zapfen sind nur bei ausreichender Lichtintensität aktiv und ermöglichen die Farbwahrnehmung, das sogenannte photopische Sehen. Die Stäbchen hingegen sind für monochromatische Wahrnehmung sensibel. Hierbei reagieren die Rezeptorzellen auf bestimmte Wellenlängen des Lichts (Schwarz-Weiß-Sehen). Des Weiteren wird die visuelle Wahrnehmung innerhalb der Retina durch Bipolarzellen, Amakrinzellen und Ganglienzellen gesteuert (Goldstein 2002). Die Bipolar- und Amakrinzellen werden danach in den nachgeschalteten Ganglienzellen weiter prozessiert. Von hier aus werden die visuellen Informationen über den Sehnerv (Nervus opticus) zu einer nachgeschalteten Ebene, dem Corpus geniculatum laterale (CGL), im Thalamus weitergeleitet (Zilles and Rehkämper, 1998). Jene Photorezeptorzellen spielen darüber hinaus bei der Transmission von retinalen Informationen zu entsprechenden rezeptiven Feldern eine große Rolle. Diese Informationen konvergieren über die Photorezeptoren auf nur wenige nachgeschaltete Ganglienzellen. Des Weiteren gibt es sogenannte rezeptive Felder, welche sich in ein Zentrum und in ein Umgebungsfeld einteilen lassen (Hubel and Wiesel 1962). Hierbei sind Zentrum und Umfeld entgegengesetzt verschaltet, sodass sie als antagonistisch angesehen werden müssen, denn ein rezeptives Feld reagiert nur dann optimal, wenn ein visueller Reiz nur das Zentrum anspricht. Dieser Zentrum-Umfeld Antagonismus führt zu einer hohen Kontrastfähigkeit des Auges, was beispielsweise dazu führen kann, dass die Kanten von visuellen Reizen besser wahrgenommen werden können (Goldstein 2002). Der visuellen Informationsweiterleitung in den retinalen Regionen folgt die elektrische Reizweiterleitung über den Nervus opticus durch das Chiasma opticum und den Tractus opticus zum Corpus geniculatum laterale (CGL). Neunzig Prozent der retinalen Ganglienzellen projizieren zum CGL, der wichtigsten subkortikalen Schaltstation zwischen Retina und Kortex. Das CGL besteht aus sechs übereinanderliegenden Zellschichtebenen. Schicht 1 und 2 sind relativ große (magno-) Neuronen, wohingegen die Schichten 3 bis 6 aus kleinen (parvo-) Neuronen bestehen. Durch

die Überkreuzung der Retinafasern (nasalen Retinahälften) erhält jedes CGL seine Inputs von den Ganglienzellen, welche auf Reize aus der gegenüberliegenden Gesichtsfeldhälfte sensibel reagieren. Die Axone, welche die visuellen Informationen aus dem kontralateralen Gesichtsfeld der nasalen Retinahälfte weiterleiten enden in den Schichten 1, 4 und 6. Die visuellen Informationen der anderen Retinahälfte des ipsilateralen Gesichtsfeldes enden in den Schichten 2, 3 und 5. Über die Radiatio optica werden jene Informationen vom CGL zum primären visuellen Areal (Sulcus calcarinus) weitergeleitet. Ein alternativer Verarbeitungsweg verläuft über den SC, das visuelle Zentrum des Mittelhirns. Die Colliculi superior initiieren die Sakkadenbewegungen und helfen somit visuell räumliche Orientierung zu prozessieren (Krebs et al. 2010). Darüberhinaus unterscheidet man zwei visuelle Verarbeitungspfade, dem sogenannten temporalen-, auch ventralen- und dem parietalen-, auch dorsalen Pfad. Der ventrale Pfad, dient der Erkennung von Objekten, und ist mit der Verarbeitung von Farbe und Form assoziiert. Dem dorsalen Pfad ordnete man die Objektlokalisierung zu (Abb.1). Aus diesem Grund werden sie auch häufig als „Was- Bahn“ und „Wo-Bahn“ bezeichnet (Ungerleider and Haxby 1994). Im späteren Verlauf wurden mit der ventralen Bahn die Objekterkennung- und mit der dorsalen Bahn die Verarbeitung von Bewegung assoziiert (Goodale & Milner 1992). Diese Trennung kann vor dem heutigen Hintergrund wissenschaftlicher Erkenntnisse nicht mehr als absolut angesehen werden. Die ventralen Informationen werden mit bewusster visueller Wahrnehmung von Objekten in Verbindung gebracht (Milner & Goodale 1992). Wie man aber heute weiß, zeichnet sich das visuelle Verarbeitungssystem durch eine hochgradig parallele Architektur aus. Die kortikale Weiterverarbeitung von den primären zu den sekundären visuellen Systemen wird demnach nicht als strikt getrenntes System mit paralleler Verarbeitung, sondern als stark untereinander vernetztes System angesehen (Felleman and Van Essen 1991). Heute weiß man, dass visuelle Objektmerkmale wie etwa Farbe, Form oder Bewegung in unterschiedlichen Kortexarealen kodiert sind und dort analysiert werden. Diese Befunde belegen, dass die Repräsentation der visuellen Objekte nicht dadurch zu erklären ist, dass nur einzelne wenige Neurone mit entsprechenden Verarbeitungsprozessen assoziiert sind, sondern ebenfalls durch weit verteilte Neuronenverbände in den unterschiedlichsten Arealen (Haxby, et al. 2001). Damit wird deutlich, dass es ein Integrations- bzw. Bindungsproblem zu einem visuellen Gesamtobjekt für die einzelnen Eigenschaften, wie Farbe, Form oder Bewegung zu geben scheint. In theoretischen Arbeiten wurde diesbezüglich vorgeschlagen, dass ein zeitlicher Integrationsmechanismus die Lösung für dieses Problem sein könnte (zur Übersicht s. (Engel,

et al. 2001). Somit wäre das synchrone Feuern der Neurone ein Mechanismus, um die ganzheitliche Wahrnehmung der visuellen Eindrücke zu gewährleisten.

1.2.2 Auditorische Verarbeitung

Die Schallwellen der auditorischen Reize treffen auf das Ohr und versetzen das Trommelfell so in Schwingungen, dass das Knöchelchen den Amboss und dieser wiederum den Steigbügel bewegt. Der Steigbügel überträgt die Schwingungen auf das ovale Fenster (Foramen ovale). Von hier aus werden die Schallwellen in der Perilymphe und Endolymphe in der Cochlea des Innenohrs als Wanderwellen weitergeleitet. Die Schwingungen führen dazu, dass es zu einer gegen die Decke gerichtete Verschiebung der Basilarmembran in den Bogengängen kommt. Dadurch werden die äußeren Haarzellen so erregt, dass entsprechende Aktionspotentiale ausgelöst werden. Hierbei ist es wichtig zu erwähnen, dass nach der Dekomposition des Schalldrucksignals in die einzelnen Frequenzbestandteile durch Haarsinneszellen in der Cochlea eine frequenzgeordnete Repräsentation des akustischen Signals (tonotope Organisation), ähnlich wie im visuellen System (retinotope Organisation), über den gesamten auditiven Verarbeitungsweg bis hin zum auditorischen Kortex erhalten bleibt. Die im Innenohr, durch die Haarzellen der Cochlea entstandene Aktionspotentiale, werden über die Fasern des Nervus acusticus zu den Nuclei cochlearis geleitet. Hierbei sind akustische Informationen der Tonfrequenz, der Tonintensität und die Tondauer im Muster des Aktionspotentials kodiert. Während die Cochleariskerne monoaurale akustische Informationen erhalten (nur von einem Ohr), werden die nachfolgenden Ebenen mit binauralen Informationen (aus beiden Ohren) versorgt. Im weiteren Verlauf der Informationsweiterleitung werden die elektrischen Signale über den superioren Olivenkern den inferioren Colliculus zum Corpus geniculatum mediale (Lang and Lang, 2007) zum primären auditorischen Kortex (A1) innerhalb der sylvischen Fissur weitergeleitet. Im hinteren Abschnitt jener supratemporalen Ebene existieren Querwindungen, von denen die vorderste (Heschlsche Querwindung), der Gyrus temporalis transversus, als Sitz des primären Hörzentrums gilt. Die Kernregion des auditorischen Kortex erhält Projektionen aus dem CGM. Die verarbeiteten Informationen aus den Kernregionen projizieren dann ihrerseits wieder in den auditiven Gürtel (belt) des auditorischen Kortex. Diese Gürtel-Region projiziert zum tertiären auditorischen Kortex (parabelt), welcher die Kern- und Gürtel-Region umlagert. Das aktuelle Modell der auditorischen Informationsverarbeitung (Rauschecker 1998) zeigt, dass akustische Reize via paralleler- und serieller Prozesse im primären- und sekundären auditorischen Kortex verarbeitet werden. Diese verschiedenen Felder lassen sich an der Art

ihrer tonotopen Organisation und an den Antworteigenschaften der Neurone in den jeweiligen Arealen unterscheiden (Phillips et al. 1993). Rauschecker (Rauschecker 1998) schlug, ähnlich wie für das visuelle System, eine ähnliche Trennung für die Organisation der auditiven Informationen, einen dorsalen „Wo“- und einen ventralen „Was“-Pfad, vor (Abb.1). Diesbezüglich konnten Einzelzellstudien im Hörzentrum bei Affen zeigen, dass der posteriore Bereich bevorzugt auf die Position von Geräuschquellen anspricht und weniger auf die Art des Geräusches (Tian, et al. 2001). Jene posteriore Regionen des auditorischen Kortex projizieren in den parietalen Kortex und superiore Frontalhirnregionen und sind demnach Teil des auditorischen „Wo“-Pfades. Im Gegensatz dazu sind die anterioren Areale des auditorischen Kortex eng mit inferioren Frontalhirnregionen verknüpft und können somit als Pendant zum visuellen „Was“-Pfad angesehen werden, welche zur Geräuschidentifikation beitragen.

Zur Abschätzung der Position von Schallquellen sind die interaurale Zeitdifferenz (IZD) und die interaurale Lautstärkedifferenz (ILD) von besonderer Bedeutung. IZD und ILD werden bereits subkortikal im medialen und lateralen SC ausgewertet. Darüberhinaus spielen Zellformationen des CGM und die inferioren Colliculi (IC) für die Lokalisation von Schallquellen eine herausragende Rolle (Kuwada, et al. 1984; Yin, et al. 1984). Jene vorverarbeiteten Parameter der auditiven Intensität bzw. der binauralen Differenzen, werden anschließend im auditorischen Kortex zu Wahrnehmungsgrößen wie Lautheit und Schallquellenrichtung weiterverarbeitet (Schroger 1996).

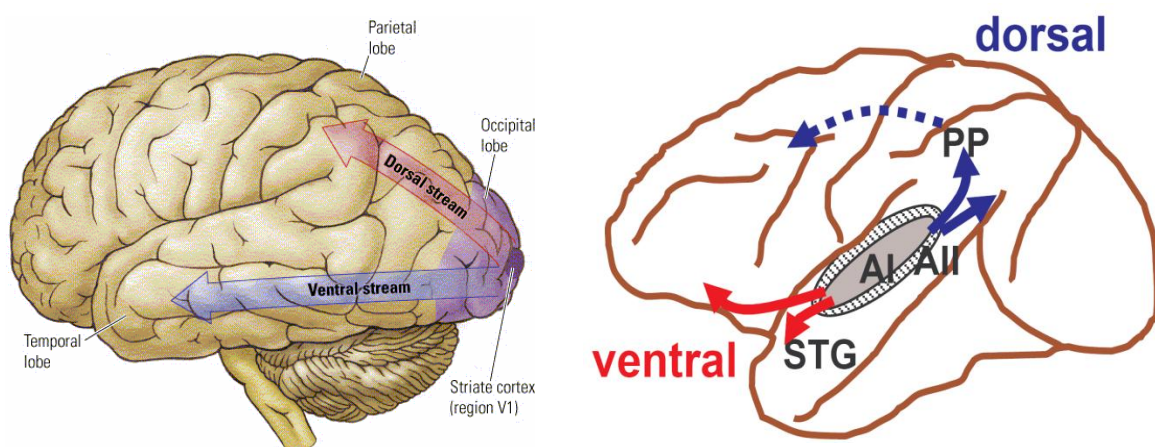


Abbildung 1: Ventrale und dorsale Verarbeitungspfade im visuellen (links) und auditorischen System (entnommen aus Rauschecker and Tian, 2000)

1.2.3 Multimodale Verarbeitung

Nach dieser Darstellung modalitätsspezifischer Verarbeitung, stellt sich natürlich die Frage, wo im Gehirn die Fusion der unimodalen Reize zu einem multimodalen Gesamtobjekt stattfindet. Frühere Studien fanden nur geringe Hinweise für eine frühzeitige cross-modale Interaktion in sensorisch-spezifischen Regionen, so dass eine hierarchische Verarbeitungskaskade vorgeschlagen wurde, bei der die sensorischen Informationen nur in nachgeschalteten und hierarchisch höhergestellten Hirnregion bzw. subkortikalen Strukturen konvergieren können (Felleman and Van Essen 1991; Jones and Powell 1970; Stein and Meredith 1993). Diese sogenannten multimodalen Assoziationsareale sind der sulcus temporalis superior (STS), der intraparietalen sulcus (IPS) bzw. frontale Regionen (siehe Abbildung 2) und wurden bereits sehr oft beschrieben (Avillac, et al. 2007; Banati, et al. 2000; Barraclough, et al. 2005; Beauchamp, et al. 2004a; Beauchamp, et al. 2004b; Benevento, et al. 1977; Bremmer, et al. 2002; Bruce, et al. 1981; Calvert, et al. 2000; Cusick, et al. 1995; Doehrmann, et al. 2010; Duhamel, et al. 1998; Fogassi, et al. 1996; Fuster, et al. 2000; Graziano, et al. 1994; Hikosaka, et al. 1988; Hyvarinen and Shelepin 1979; Naumer, et al. 2009; Rizzolatti, et al. 1981a; Rizzolatti, et al. 1981b; Schlack, et al. 2005; Seltzer, et al. 1996; Sugihara, et al. 2006; van Atteveldt, et al. 2004). Neuere Ergebnisse zeigen allerdings, dass die multimodale Integration nicht nur in den traditionellen multisensorischen Konvergenzzonen stattfindet, sondern schon auf den tieferen, sensorisch-spezifischen Ebenen beginnt (Driver and Noesselt 2008; Foxe and Schroeder 2005; Ghazanfar and Schroeder 2006). Der folgende Abschnitt wird aktuelle Studien aufzeigen, um die verschiedenen Ansätze multimodaler Verarbeitungsmechanismen darzustellen.

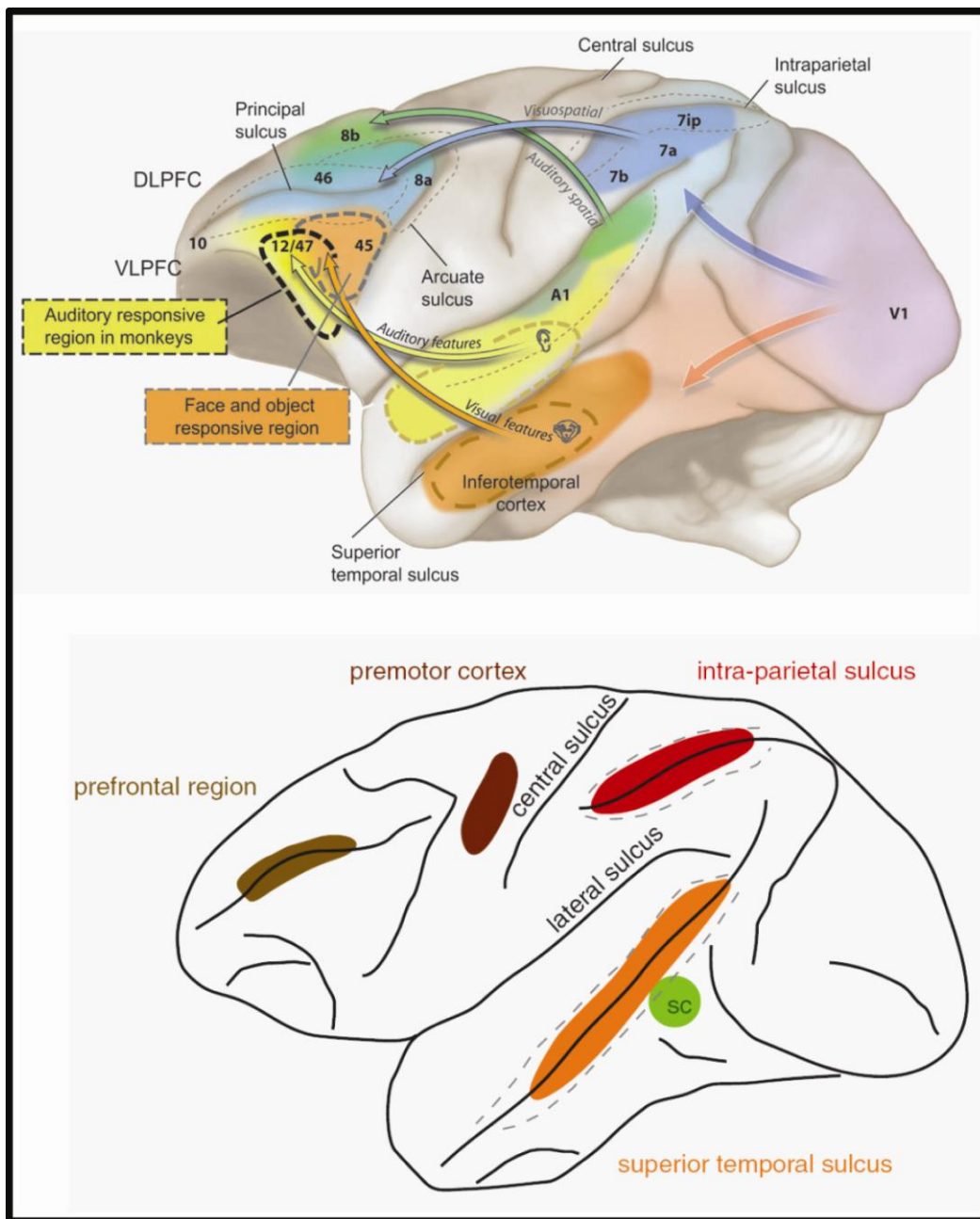


Abbildung 2: Schematische Übersicht der (sub)kortikalen multisensorischen Areale, abgeleitet von anatomischen-, elektrophysiologischen- und funktionellen Bildgebungsdaten im Menschen (entnommen aus Kayser & Logothetis 2007).

1.2.3.1 Multimodale Verarbeitung in unimodalen Arealen

Morell (1972) berichtete, dass 41% der Neuronen im visuellen Kortex von Katzen nicht nur unimodal reagieren, sondern ebenfalls sensitiv für eine zweite Modalität sind. Bizley et al. (2009) mutmaßen auf Grund von anatomischen Studien bei Frettchen, dass ungefähr 15 bis 20 % der Neurone im primär auditorischen Kortex auf visuelle Reize sensitiv reagieren und das

Verhältnis solcher bimodaler Neurone innerhalb der sekundären Regionen sogar auf bis zu 50% ansteigt ist. Dass innerhalb der sensorisch-spezifischen Areale Neurone existieren, welche mit multimodalen Verarbeitungsprozessen assoziiert werden, wurde zwar schon frühzeitig angenommen, aber wegen unzureichender technischer Bedingungen als Messartefakte oder Konfundierungen abgetan (Morrell 1972; Spinelli, et al. 1968). Beispielsweise wurden neuronale Antworten auf auditorische Reize, welche im visuellen Kortex gemessen wurden, mit unspezifischen Reaktionen wie plötzlichen Mikrosakkaden durch den plötzlich auftretenden Ton in Verbindung gebracht (Fishman and Michael 1973). Im Zeitalter der bildgebenden Verfahren wie die funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRT) sowie Studien mit Elektroencephalographie (EEG) und Einzelzellaufzeichnung, konnten multimodale Integrationsprozesse eindeutig innerhalb sensorisch-spezifischer Regionen identifiziert werden. Beispielsweise konnten Macaluso et al. (Macaluso, et al. 2000b) an Hand einer fMRT Studie darlegen, dass zusätzlich zu visuell präsentierten Reizen, plötzlich auftretende taktile Reize die neuronale Antwort im visuellen Kortex erhöhen, aber nur wenn dieser auf derselben Seite, wie der visuelle Zielreiz präsentiert wurde. In einer ähnlichen Studie mit audiovisueller Stimuluspräsentation konnten die Autoren beobachten (Watkins, et al. 2006), dass auditive Reize Hirnaktivität im menschlichen primären visuellen Kortex hervorrufen, wenn die Versuchspersonen eine visuelle Illusion wahrgenommen haben (Shams, et al. 2000). In einem anderem fMRT Experiment untersuchten Nössel et al. (Noesselt, et al. 2007) die automatischen Verarbeitungsprozesse der zeitlichen audiovisuellen Integration. Den Probanden wurden audiovisuelle Ereignisse in synchroner und asynchroner Abfolge mit einer Durchschnittsfrequenz von 4 Hz (zwischen 2 und 10 Hz) präsentiert. Die Versuchspersonen wurden instruiert, auf Änderungen des Fixationspunkts zu reagieren, während audiovisuelle Stimuli in der Peripherie synchron oder asynchron präsentiert wurden. Die neuronale Aktivität für gleichzeitig präsentierte Stimuluskaskaden zeigte hierbei erhöhte Hirnaktivität im multisensorischen sulcus temporalis superior (mSTS) und in primären visuellen- und auditorischen Arealen. Konnektivitätsanalysen legen zudem nahe, dass in diesem neuronalen Netz die Information vom STS via Feedback in primäre visuelle und auditorische Areale rückprojiziert wird, möglicherweise um unisensorische Stimuluseigenschaften des multisensorischen Objekts zu verstärken. Weitere prominente fMRT-Studien konnten zeigen, dass visuelle Stimuli die auditorische Aktivität hauptsächlich erhöhen (Lehmann, et al. 2006; Pekkola, et al. 2005). Desweiteren fanden Kayser et al. (Kayser, et al. 2005; Kayser, et al. 2007) erhöhte Aktivität im auditorischen Kortex von Makaken bei auditorischer Stimulation, wenn visuelle- und somatosensorische Stimuli dazu

kombiniert wurden. Die Autoren konnten so zeigen, dass die Interaktion der akustischen- (Breitbandrauschen) mit der somatosensorischen Stimulation (Berührung an Hand und Fuß), bei anästhesierten Affen, erhöhte Hirnaktivierungen in kaudalen (sekundären) auditorischen Regionen hervorgerufen hat, nicht aber im primär auditorischen Kortex stattfand (Kayser et al. 2005). Doehrmann et al. (Doehrmann, et al. 2010) konnten zeigen, dass bei audiovisueller Objektintegration, die visuellen Informationen erhöhte neuronale Aktivität in auditorischen Regionen (STS/STG) bzw. die auditorischen Informationen erhöhte neuronale Aktivität in visuellen Regionen hervorgerufen haben. Eines der am meisten zitierten fMRT- Experimente mit offensichtlich multisensorischem Einfluss innerhalb sensorisch-spezifischer Arealen ist eine Studie von Calvert et al. (Calvert, et al. 1997), welche auditorische Aktivierungen beobachteten, während die Versuchspersonen Lippen beachteten, welche sinnvolle Worte hervorbrachten ohne das ein akustisches Signal wahrgenommen wurde. Im Gegensatz dazu konnten keine solchen Hirnaktivierungen festgestellt werden, wenn Pseudosprache angewandt wurde. Hingegen zeigten Bunzeck et al. (2005) diesbezüglich, dass auditorische Aktivität ebenfalls dadurch entstehen kann, wenn man sich Töne bzw. komplexe auditive Muster, welche einer bestimmten visuellen Bewegungsabfolge zugeordnet werden können, vorstellt. In dem Zusammenhang könnte es möglich sein, dass Calvert et al. anstatt multisensorische Prozesse, nur imaginäre Sprache (Probanden stellen sich Worte an Hand der Lippenbewegungen nur vor) gemessen haben.

EEG-Studien konnten zudem zeigen, dass die unimodale Reizpräsentation die neuronale Aktivität einer zweiten Modalität modifizieren kann. So wurde beispielsweise gezeigt, dass einfache audiovisuelle Reize einerseits späte Veränderungen der integrationsassoziierten Aktivität hervorrufen können (Bonath, et al. 2007; Busse, et al. 2005; Noesselt, et al. 2008b), aber auch sehr frühe Integrationskomponenten innerhalb unisensorischer Kortizes hervorrufen können (Giard and Peronnet 1999; Mishra, et al. 2007; Senkowski, et al. 2007; Shams, et al. 2001; Talsma, et al. 2007). Foxe, et al. (2000) und Murray, et al. (2005) beobachteten frühe multimodale Integrationsprozesse bei audio-taktiler Reizstimulation und schlugen vor, dass jene Fusionsprozesse unabhängig von top-down Prozessen und somit automatisch ablaufen. Andere multisensorische EKP-Ergebnisse (Eimer 2004) zeigten, dass die visuelle N1 Komponente erhöht war, wenn ein taktiler Stimulus im selben Hemifeld auftrat wie der visuelle Reiz (versus taktiler Reiz auf der gegenüberliegenden Seite). Ebenso fanden McDonald et al. (McDonald, et al. 2003), dass die visuelle P1 Komponente modifiziert werden konnte, wenn ein irrelevanter auditorischer Reiz in der

räumlichen Nähe des zu beachtenden visuellen Reizes auftrat. Einen möglichen neuronalen Mechanismus beschrieben Lakatos et al. (Lakatos, et al. 2009). Sie konnten zeigen, dass die fortlaufenden neuronalen Oszillationen im visuellen Kortex durch auditorische Reize beeinflusst werden können (Phasenreset), wenn sie attendiert wurden. Die gleichen Ergebnisse zeigten sich für visuell präsentierte Reize, welche entsprechende Phasenresets der neuronalen Oszillationen im auditorischen Kortex hervorriefen, aber nur, wenn jene visuellen Stimuli beachtet wurden. In einem Experiment zur audiovisuellen Raumintegration wurde mit einem kombinierten EEG/fMRT Experiment die neuronale Basis der Bauchrednerillusion untersucht (Bonath, et al. 2007). Die Probanden wurden instruiert auf die wahrgenommene Richtung auditorisch präsentierte Reize (10 ms andauernder Piepton) aus verdeckten Lautsprechern entweder von der linken Seite (A_L), der rechten Seite (A_R) oder von der Mitte (A_C) mit einem entsprechenden Tastendruck zu reagieren. Zusätzlich wurden irrelevante visuelle Reize randomisiert im linken (V_L) oder im rechten (V_R) visuellen Hemifeld (10 ms andauernder Lichtblitz) bzw. audiovisuelle Kombinationen ($A_C V_L$, $A_C V_R$, $A_L V_R$, $A_R V_L$) dargeboten. Die Versuchspersonen wurden instruiert, nur die auditorische Modalität zu beachten (die visuellen Stimuli sollten ignoriert werden) und alle Töne zu lokalisieren (links, mitte, rechts). Die Verhaltensergebnisse zeigten, dass die Wahrnehmung der drei Tonrichtungen oft in die Richtung der unbeachteten und zum auditorischen Reiz inkongruenten visuellen Position verschoben war (siehe Abbildung 3).

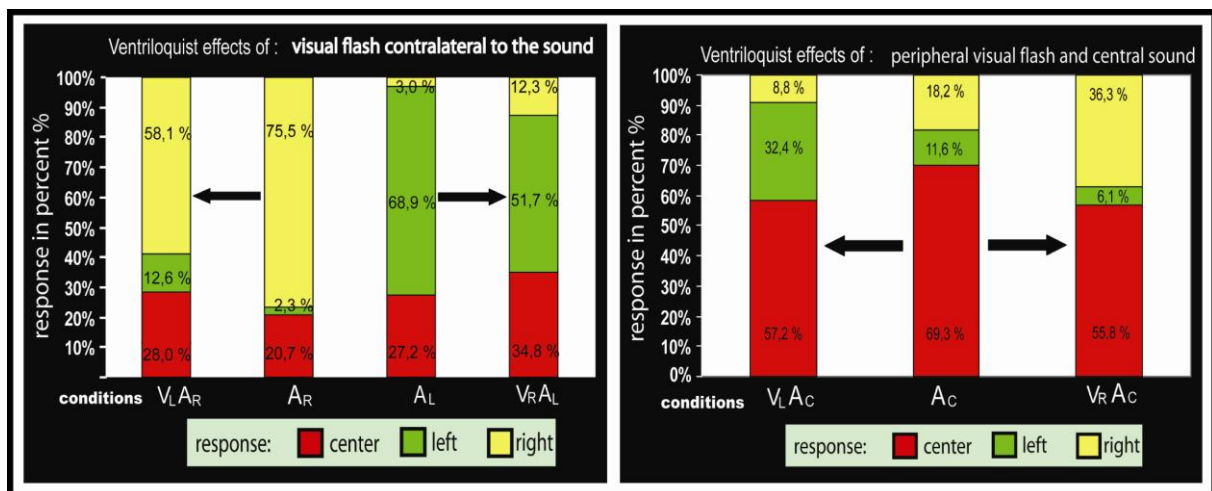


Abbildung 3: Verhaltensdaten Bauchrednereffekt. Antworten in % für die Lokalisierung der Töne von der linken (A_L), der mittleren (A_C) und der rechten (A_R) Seite, welche zusätzlich mit visuellen Reizen vom linken ($A_C V_L$, $A_R V_L$) sowie vom rechten ($A_C V_R$, $A_L V_R$) Hemifeld kombiniert werden konnten.

Die zeitliche Dynamik der multisensorischen Interaktionen wurde mittels EKPs anhand folgender Formel analysiert: $(AV+Blank)-(A+V)$, wobei die Summe aus der hier aufgezeigten Blank Bedingung (keine Stimuluspräsentation) mit der kombiniert präsentierten auditorischen und visuellen (AV) Bedingung von der Summe der unimodal präsentierten visuellen (V) und auditorischen (A) Bedingungen subtrahiert wurde (Teder-Salejarvi, et al. 2002). Die Experimentalbedingungen wurden zudem danach aufgeteilt, ob die Versuchspersonen den Ton korrekt lokalisiert haben (keine Illusion) oder ob eine Bauchrednerillusion aufgetreten war. Für die EKP-Differenzwelle des Kontrasts „Bauchrednerillusion“ versus „Nichtillusion“ der physikalisch identischen Stimuli, konnte eine späte Komponente (N260) beobachtet werden, welche nur in der Illusionsbedingung über der Hemisphäre kontralateral zum wahrgenommenen Ton eine größere Negativierung zeigte als über der ipsilateralen Hemisphäre (siehe Abbildung 4). Die Nichtillusionsbedingung für den zentralen Ton zeigte eine bilateral-symmetrische Verteilung. Dabei wird die kontralaterale Negativierung durch eine Suppression der ipsilateralen Antwort hervorgerufen. Die Suppression der ipsilateralen EKP- Differenzwellen, gehen mit einer ipsilateralen Suppression von fMRT-Antworten im PT einher (Bonath, et al. 2007).

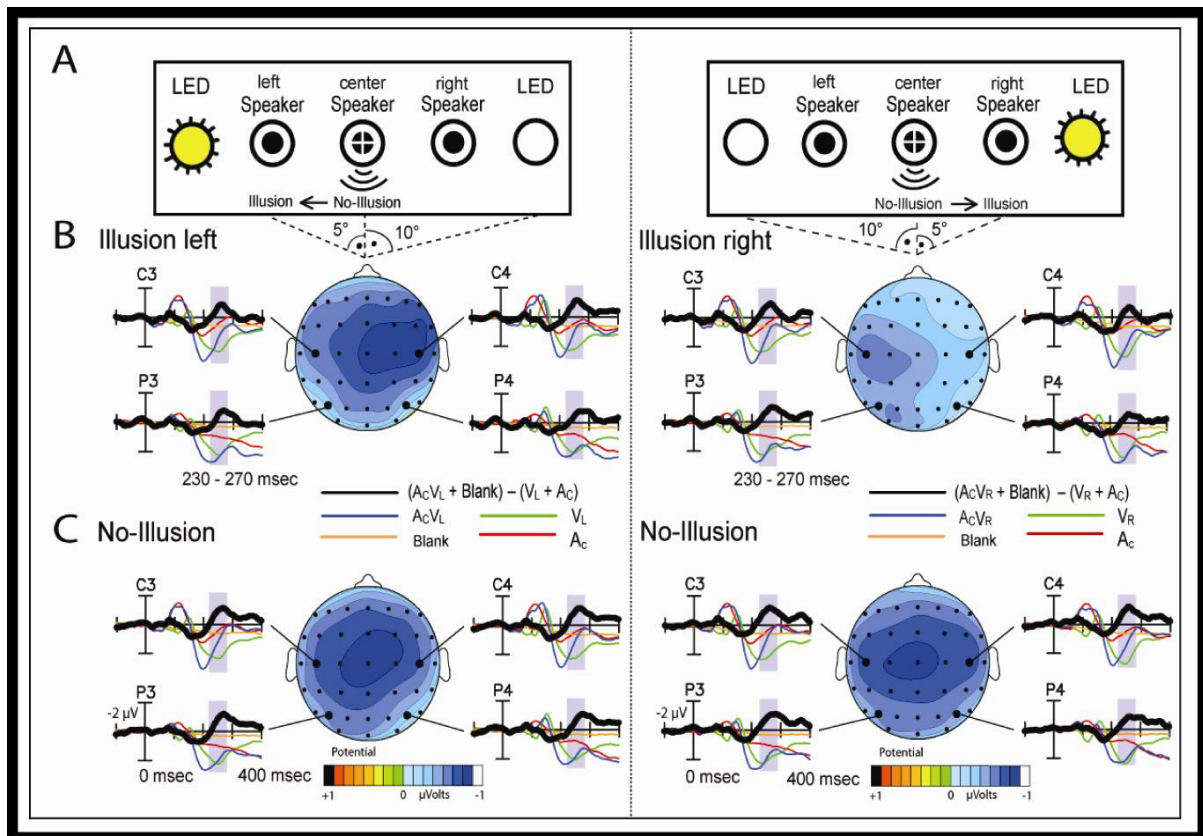


Abbildung 4: Experimentelle Bedingungen und deren über alle Versuchspersonen gemittelten EKPs, für Nichtillusionen und Illusionen. A die Töne werden entweder allein von links (A_L), mitte (A_C) und rechts (A_R) präsentiert oder in Kombination mit visuellen Reizen von der linken oder rechten Seite. Links: Stimuluskombination $A_C V_L$ Rechts: Stimuluskombination $A_C V_R$ B gemittelte EKPs: auditorisch (rot), visuell (grün), Blank (orange) und audiovisuell (blau) zusammen mit der multimodalen Differenzwelle [(AV+Blank)-(A+V)] (dick/schwarz) von zentralen (C3,C4) und parietalen (P3,P4) Elektroden, in welcher die Bauchrednerillusion vorhanden war (wahrgenommen von links oder rechts statt mitte). Topographische Voltverteilung der gemittelten Amplitude (230 – 270 ms) der N260 (beachte die größere Amplitude kontralateral zum wahrgenommenen Ton bzw. des präsentierten visuellen Reizes) C gemittelte EKP N260 Komponente plus deren topographische Voltverteilung für korrekt wahrgenommene Tonrichtung (mitte) audiovisuell präsentierter Stimuli.

Der primäre auditorische Kortex (A1), die Insula und das Planum Temporale (PT) werden klassischerweise mit der Verarbeitung akustischer- und multisensorischer Reize in Verbindung gebracht (Brosch, et al. 2005; Budinger, et al. 2006; Foxe and Schroeder 2005; Ghazanfar and Schroeder 2006; Kayser, et al. 2009; Lakatos, et al. 2007). Einzelzelleableitungen ergaben beispielsweise, dass die neuronale Aktivität im insulären Kortex in Abhängigkeit vom Ausmaß an zeitlicher Verzögerung von kombinierten auditorischen und visuellen Stimuli moduliert wird (Benevento, et al. 1977; Kayser, et al. 2007; Loe and Benevento 1969; Meredith, et al. 1987). Andere Studien zeigten, dass beispielsweise auch das PT an der Integration audiovisueller Reize beteiligt ist (Bizley, et al. 2007). Werner-Reiss et al. (Werner-Reiss, et al. 2003) konnten darüber hinaus belegen, dass

die Augenposition bei auditiver Reizstimulation neuronale Effekte im auditorischen Kortex von Primaten hervorgerufen hat.

Diese Ergebnisse, dass multimodale Integrationsprozesse in sensorisch-spezifischen Arealen stattfinden, steht im Kontrast zu traditionellen Ansichten, dass die unimodalen Informationen an multisensorische Konvergenzzonen weitergeleitet werden, in welchen es zur Integration der verschiedenen Informationen kommt. Der folgende Abschnitt soll einen Überblick über den aktuellen Forschungsstand der multimodalen Verarbeitung innerhalb traditioneller multisensorischer Konvergenzregionen geben.

1.2.3.2 Multimodale Verarbeitung in multimodalen Arealen

Übereinstimmende Forschungsergebnisse von Einzelzell-, Tracing- und bildgebenden Studien konnten zeigen, dass es eine Vielzahl von multisensorischen Konvergenzzonen zu geben scheint (Kaas and Collins 2004; Mesulam 1998; Wallace, et al. 2004). Innerhalb dieser Konvergenzzonen konnten Neurone identifiziert werden, die auf Stimuli von mehr als nur einer Modalität reagieren. Obwohl jene multisensorischen Neurone in vielen verschiedenen Hirnarealen von Säugetieren vorhanden sind, wurden sie im Bereich des superioren Colliculus (SC) von Katzen ausgiebig untersucht (Stein and Stanford 2008). Innerhalb dieses subkortikalen Kernbereiches konvergieren modalitätsspezifische Inputs (visuelle-, auditorische- und taktile Inputs) von aufsteigenden sensorischen Pfaden bzw. absteigenden Projektionen aus dem Kortex. Die entsprechenden multisensorischen Neurone sind mit modalitätsübergreifenden rezeptiven Feldern ausgestattet, welche für die räumliche Kodierung von präsentierten Reizen von immenser Bedeutung sind. Hierbei zeigte sich, dass der gemeinsame Ort von visuell- und auditiv präsentierten Reizen für die Feuerrate eines multimodalen Neurons von entscheidender Bedeutung ist (Kadunce, et al. 2001). Beispielsweise konnte gezeigt werden, dass die Augenbewegung in eine bestimmte Richtung eine kompensatorische Verschiebung der auditorischen- (Hartline, et al. 1995; Jay and Sparks 1984; Peck, et al. 1995) und taktilen (Groh and Sparks 1996) rezeptiven Felder in den SC zur Folge hat. Jene multimodale Augenbewegungskompensation ist somit ein Indiz auf ein gemeinsam genutztes okulozentrisches Koordinatensystem, wie es auch Werner-Reiss (Werner-Reiss, et al. 2003) für Augenstellung im auditorischen Kortex gefunden hatte. Diesbezüglich wurde argumentiert, dass die Neurone im SC als essentielle Elemente in einem Netzwerk dienen könnten, welche fähig sind, die auditorischen Rauminformationen

(kopfzentriert) und die visuellen Rauminformationen (augenzentriert) in ein kohärentes Koordinatensystem zu transformieren (Pouget, et al. 2002; Snyder 2005). Jene Integrationsprozesse innerhalb der subkortikalen SC arbeiten jedoch nicht unabhängig von kortikalen Arealen. Jiang et al. (Jiang, et al. 2001) konnten anhand von Läsions- und Coolingexperimenten bei Katzen zeigen, dass durch irreversible Läsionen des ectosylvischen Sulcus die multisensorischen Eigenschaften der SC restlos eliminiert werden können. Außerdem konnte durch die operative Entfernung (bei jungen Tieren) der entsprechenden Areale nachgewiesen werden, dass die SC keine multisensorischen Integrationseigenschaften besaßen, wenn die Tiere ausgewachsen waren (Jiang, et al. 2007; Wallace, et al. 2006). Aber nicht nur die SC, sondern auch subkortikale Thalamusregionen, welche als Verteilerstation von verschiedensten unimodalen- und multimodalen Informationen zwischen vielen verschiedenen Kortexregionen (Sherman 2007) bekannt sind, werden mit multimodalen Interaktionsprozessen in Verbindung gebracht. Cappe et al. (Cappe, et al. 2009a) konnten an Hand einer Tracingstudie feststellen, dass sensorisch-spezifische Informationen, innerhalb multimodaler Konvergenzzonen im Thalamus, konvergieren (Budinger, et al. 2006; Cappe, et al. 2009a) und somit eine wesentliche Rolle für die Koordinierung crossmodaler Informationen zwischen verschiedenen Kortexarealen (Driver and Noesselt 2008) spielt.

Eine weitere multisensorische Konvergenzregion ist der STS, eine Grenzregion zwischen auditorischen- und visuellen Arealen, welcher visuelle-, auditorische- und taktile Stimuluseigenschaften verarbeitet. Einzelzelluntersuchungen bei Affen wiesen schon frühzeitig auf Neurone hin, welche sowohl auditorische- als auch visuelle Informationen im oberen Bereich des STS (Bruce, et al. 1981; Hikosaka, et al. 1988) aber auch im unteren Bereich des STS kodieren (Benevento, et al. 1977). Benevento und Kollegen (1977) sowie Bruce und Kollegen (1981) konnten in Ihren Studien feststellen, dass ungefähr 30 % der Neuronen im anterioren STS sowie 12 % der Neuronen im posterioren Teil des STS bimodale Eigenschaften aufweisen (Hikosaka, et al. 1988). Eine neuere Studie (Beauchamp, et al. 2004a) konnte diesbezüglich mit Hilfe eines hochauflösenden Bildgebungsverfahrens (fMRT-Untersuchung) zeigen, dass innerhalb des menschlichen STS inselartige Bereiche existieren, welche sensitiv auf visuelle-, auditorische sowie auf audiovisuelle Reize reagieren.

Eine weitere fMRT-Studie (Noesselt, et al. 2007) konnte zeigen, dass audiovisuelle Synchronizität den STS in Kombination mit dem auditorischen- und visuellen Kortex moduliert. Weitere zahlreiche bildgebende Untersuchungen konnten den STS mit der Verarbeitung audiovisueller Sprachreize in Verbindung bringen. Dabei wurden meist

kongruente- mit inkongruenten Inhalten in Bild und Ton (Buchstaben, Silben und Wörter) verglichen (Callan, et al. 2001; Callan, et al. 2004; Calvert 2001; Calvert, et al. 1997; Calvert, et al. 2000; Doehrmann and Naumer 2008; Kawashima, et al. 1999; Mottonen, et al. 2006; Pekkola, et al. 2006; Raij, et al. 2000; Szycik, et al. 2008; Tuomainen, et al. 2005; van Atteveldt, et al. 2004; van Atteveldt, et al. 2007a; van Atteveldt, et al. 2007b). Beauchamp et al. (Beauchamp, et al. 2004b) führten eine Serie von fMRT Experimenten durch, bei denen zwei verschiedene Objektkategorien (Tiere und Werkzeuge) unimodal (auditorisch oder visuell) bzw. audiovisuell dargeboten wurden. Die Autoren berichteten, dass die neuronale Antwort höher war, wenn die Objektkategorien audiovisuell präsentiert wurden, relativ wenn sie in ihren Einzelmodalitäten dargeboten wurden. Darüber hinaus schlossen die Autoren, dass der posteriore STS nicht nur über integrative Verarbeitungsmechanismen von auditorischen- und visuellen Modalitäten inne hat (Calvert 2001), sondern ebenfalls eine wesentliche Rolle bei der Integration verschiedener Informationseigenschaften wie Bewegung und Form innerhalb einer Modalität (Beauchamp, et al. 2002; Puce, et al. 1998) spielt. Weiterhin scheint, im Gegensatz zum ventrolateralen Präfrontalen Kortex (VLPFC), die audiovisuelle Verarbeitung im STS eine eher frühe perzeptuelle Phase der audiovisuell präsentierten Objekte zu reflektieren. In einem Übersichtsartikel zu den multisensorischen Verarbeitungsprozessen im präfrontalen Kortex bemerkten Romanski et al. (Romanski 2007), dass nicht nur die visuellen „Was“ und „Wo“ Informationen (Mishkin and Ungerleider 1982) über die entsprechenden Pfade (dorsaler- und ventraler Pfad) in den präfrontalen Kortex gelangen, sondern auch die auditiven „Was“ und „Wo“ Informationen des anterioren- und posterioren auditorischen Kortex dorthin (siehe Abbildung 2) projizieren (Rauschecker and Tian 2000; Romanski, et al. 1999b; Tian, et al. 2001). Hierbei konnten den ventralen Informationspfaden der auditorischen- und der visuellen Modalitäten ventrolaterale, präfrontale Zielgebiete (VLPFC) zugeordnet werden, welche mit selektiven Objekteigenschaften assoziiert sind (Brodmann Areal 47). Hier werden Kommunikationsinformationen, wie z.B. Mimik, Gestik und Mundbewegungen mit den korrespondierenden vokalen Reizen kombiniert und zu einem audiovisuellen Gesamteindruck integriert. Diesbezüglich konnten Sugihara et al. (Sugihara, et al. 2006) zeigen, dass über die Hälfte der abgeleiteten Zellen auf bimodale naturalistische Videostreams reagierten. Die Videos beinhalteten den Versuchstieren bekannte Affen beim Vokalisieren. Die Filme waren in Audio- und Videoclips unterteilt und zeigten, wie auch in anderen Studien (Noppeney, et al. 2008; Romanski 2007; Romanski, et al. 2005), starke neuronale Signale im VLPFC. Die Autoren konnten zudem zeigen, dass jene bimodalen Neurone größtenteils hemmende- anstatt

erhöhte neuronale Reaktionen aufzeigten, wenn audiovisuelle- gegen auditorische- und visuelle Reize verglichen wurden. Darüber hinaus stellten die Autoren fest, dass der VLPFC im Allgemeinen stärker auf Gesicht-Vokalisierungskombinationen anspricht, als auf basale visuelle Flash- und auditorische Piep Kombinationen, was auch Naumer et al. (Naumer, et al. 2009) in einer Lernaufgabe für audiovisuelle 3-D Objekte herausfanden. Die zweite multisensorische Zielregion im präfrontalen Kortex, welche in einem Übersichtsartikel von Romanski et. al. (Romanski 2004) durch seine Verarbeitungsprozesse speziell für räumliche Stimuluseigenschaften klar vom VLPFC abzugrenzen ist, ist im dorsolateralen Präfrontalen Kortex lokalisiert (DLPFC). Hierher projizieren die dorsalen „Wo“ Informationen beider Modalitäten, welche mit räumlichen Prozessen, wie Lokalisation, räumlichen Arbeitsgedächtnis sowie Sakkadenprozessen assoziiert werden (Bushara, et al. 1999; Chafee and Goldman-Rakic 1998; Funahashi, et al. 1990; Rama, et al. 2004). Kikuchi-Yorioka und Sawaguchi (Kikuchi-Yorioka and Sawaguchi 2000) konnten an Hand von Einzelzelleableitungen im Affen zeigen, dass im DLPFC sowohl auditorische- als auch visuelle räumliche Hinweisreize neuronale Aktivität hervorrufen. Weitere Studien konnten die dorsolaterale Frontalhirnregion als eine supramodale Einheit (Krumbholz, et al. 2009) innerhalb eines fronto-parietalen Netzwerkes für räumliche Aufmerksamkeitslenkung identifizieren (Bushara, et al. 1999; Corbetta, et al. 2002; Corbetta and Shulman 2002; Kastner and Ungerleider 2000), welche nicht nur visuelle Reize verarbeitet, sondern die räumliche Aufmerksamkeitslenkung von visuellen-, taktilen- und auditorischen Reizen steuert (Bushara, et al. 1999; Eimer and Van Velzen 2002; Eimer, et al. 2002; Macaluso, et al. 2003; Macaluso, et al. 2002; Wu, et al. 2007).

Der posteriore Parietalcortex ist, wie aus Abbildung 2 ersichtlich wird, eine weitere wichtige Hirnregion in welcher Stimulusinformationen der unterschiedlichsten Modalitäten konvergieren. Experimente an Primaten konnten zeigen, dass sich der posteriore Parietalkortex (PPC) in Subregionen unterteilt, welche verschiedene Raumrepräsentationen kodieren (Cohen and Andersen 2004). Prominente Regionen sind beispielsweise das lateral intraparietale- (LIP), das medial intraparietale- (MIP) und das ventral intraparietale (VIP) Areal. Das PPC transformiert sensorische Signale in ein Koordinatensystem, welches dabei hilft, visuelle Informationen mit motorischen Kommandos zu koordinieren, um Bewegungen planen zu können (Andersen, et al. 1997). So enkodieren Neurone im LIP und MIP visuelle- und auditorische Augenpositionsinformationen, um einen gemeinsamen Referenzrahmen zu erzeugen, welcher für zielgerichtete Handlungen bzw. für die Position von bestimmten

Körperteilen im Raum von Bedeutung ist (Batista, et al. 1999; Cohen and Andersen 2000; Maravita, et al. 2003; Zatorre, et al. 2002). Außerdem konnten Neurone in diesem Bereich des PPC mit Sakkadenbewegungen und visueller Aufmerksamkeitsverarbeitung assoziiert werden (Goldberg, et al. 2006; Kusunoki and Goldberg 2003). Der VIP ist in die multisensorische Konstruktion von kopfzentrierten Positionen des nahen extrapersonalen Raumes involviert (Duhamel, et al. 1998; Zhang, et al. 2004). Darüberhinaus fanden Avillac et al. (Avillac, et al. 2005) Neurone im VIP, welche die Koordinatensysteme für die Raumpositionen von visuellen- und taktilen Reizen repräsentieren. In einer Patientenstudie wurden elektrophysiologische Daten aus dem intraparietalen Sulcus (IPS) im Menschen intrakranial abgeleitet. Hierbei konnte festgestellt werden, dass audiovisuelle Integrationseffekte ca. 120-160 ms poststimulus stattfinden (Molholm, et al. 2006). Des Weiteren berichteten Bushara et al. (Bushara, et al. 2001) in einer fMRT Studie, dass der PPC nicht ausschließlich in räumliche Verarbeitungsprozesse involviert ist, sondern ein ebenso wichtiger Bestandteil im Verarbeitungsnetzwerk von zeitlich orientierten Aufgaben audiovisuell präsentierten Reize (synchron versus asynchron) ist. Hierbei wurde, für die Beurteilung der (a)synchronen audiovisuellen Stimulusanordnung, ein multimodales neuronales Verarbeitungsnetzwerk zwischen insulären-, posterior parietalen- und präfrontalen Regionen gefunden, welche höchstwahrscheinlich via posterior-thalamische Nuclei koordiniert werden.

Auf der Einzelzellebene kann das Ausmaß der neuronalen Antwort für multisensorische Integrationprozesse als ein temporaler Überlappungsprozess beschrieben werden. Demnach wird ein bimodal sensibles Neuron dann aktiviert, wenn ein Signal in sein rezeptives Feld eintrifft. Für eine kurze Zeitspanne reagiert das multimodal sensible Neuron auf ein weiteres Signal aus einer anderen Modalität. Wenn ein zweites Signal innerhalb dieses Zeitfensters eintrifft, feuert dieses Neuron superadditiv (Meredith, et al. 1987; Recanzone 2003).

Zusammenfassend wurde in diesem Kapitel dargestellt, dass anhand von tierphysiologischen-, elektrophysiologischen- und bildgebenden Verfahren multimodale Integrationsverarbeitung nicht nur in den traditionellen „multisensorischen Konvergenzzonen“ stattfindet, sondern bereits in sensorisch-spezifischen Arealen erfolgen kann. Neben kortikalen Konvergenzzonen wurden auch subkortikale Areale beschrieben, in denen es zu Integrationsprozessen kommen kann. Die Aktivierungszuwächse bei multimodalen Integrationsprozessen in sensorisch-spezifischen Regionen, könnten, wie anfangs vermutet, mit automatischen Prozessen

assoziiert sein, welche sehr früh (Giard and Peronnet 1999; Talsma, et al. 2007) und parallel zur unimodalen Verarbeitung stattfinden (Felleman and Van Essen 1991). Noesselt et al. (Noesselt, et al. 2007) weisen darauf hin, dass unisensorische Areale via multisensorischer Konvergenzzonen im Parietal- oder Temporalkortex kommunizieren, damit eine optimale Integration multimodaler Stimuli gewährleistet ist. Das nächste Kapitel befasst sich daher mit anatomischen Verbindungen zwischen Hirnregionen, die eine multisensorische Integration ermöglichen können.

1.2.4 Multisensorische anatomische Verbindungen

Das „klassische“ zerebrale Netzwerk für multisensorische Integration ist ein starres-hierarchisch organisiertes System, in dem die unterschiedlichen sensorischen Kanäle in polysensorischen temporalen-, frontalen- und parietalen Assoziationsarealen zusammenlaufen. Hinzu kam, dass es lange Zeit kaum Studien gab, welche Hinweise auf starke anatomische Verbindungen zwischen sensorisch-spezifischen Arealen lieferten. Neuere Anatomie- und elektrophysiologische Studien an Primaten, aber auch funktionelle bildgebende Studien am Menschen führten dann zu einer Neuausrichtung des „alten“ Konzeptes (Driver and Noesselt 2008; Ghazanfar and Schroeder 2006). Diese Neuausrichtung der klassischen Theorie über die Verarbeitung der sensorischen Informationen beschreibt Mechanismen, bei denen das Zusammenspiel der verschiedenen Modalitäten auf allen Ebenen, wie z.B. auf der thalamischen Ebene, zwischen den primären sensorischen Arealen bzw. zwischen den höheren Ebenen sensorischer Prozesse, von besonderer Bedeutung ist. Viele unterschiedliche Verbindungen (siehe Abbildung 5), durch welche multisensorische Interaktionen auftreten können, reflektieren möglicherweise einen adaptiven Mechanismus, wobei individuelle perzeptuelle- oder sensoru-motorische Situationen spezifische multisensorische Netzwerke beanspruchen. Im folgenden Kapitel werden die Forschungsergebnisse von multisensorischen Integrationsprozessen dargestellt, in denen Informationen der verschiedensten Modalitäten via kortiko-kortikale direkte Verbindungen oder aber durch eine thalamische Verteilerstation, also kortiko-thalamo-kortikale Verbindungen zusammenlaufen.

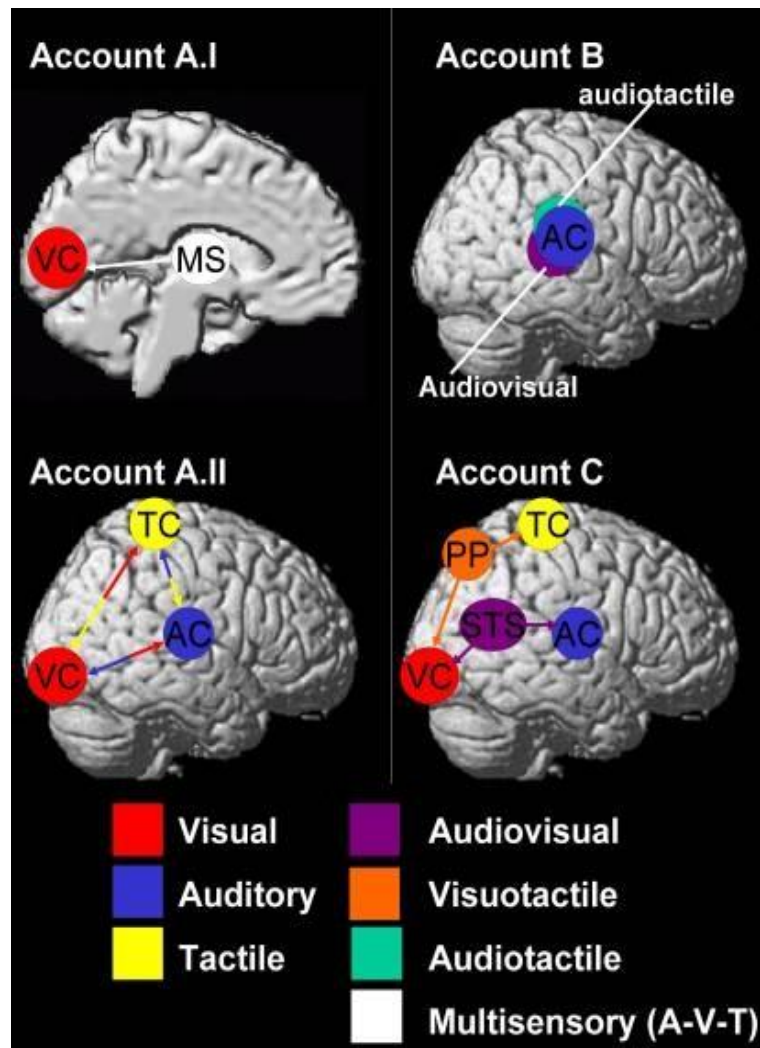


Abbildung 5: Mögliche neuronale Verbindungen, welche das multisensorische Zusammenspiel unterstützen. Dargestellt sind A. direkte feedforward Einflüsse zwischen visuellen- und auditorischen Prozessen, welche einerseits subkortikal entstehen könnten (I), wenn der multisensorische Thalamus den visuellen Kortex beeinflusst (VC); und /oder via kortiko-kortikale Direktverbindungen zwischen auditorischen- (AC), visuellen- (VC) und somatosensorischen (TC) Kortex, wie in (II) B. Einige multisensorische Regionen befinden sich möglicherweise in der Nähe der klassischen unisensorischen Regionen, wie für audiovisuelle Areale (lila) und audiotaktilen Arealen in der Nähe des auditorischen Kortex (Blau) C. Ebenso könnte es Feedback-Verbindungen von hierarchisch höheren multisensorischen Ebenen zurück zu hierarchisch niedrigen sensorisch-spezifischen Regionen geben. Beispielsweise könnten visuelle- und taktile Modalitäten über spezifische Areale im posterioren parietalen Kortex interagieren (PPC) (entnommen aus Driver and Noesselt 2008)

1.2.4.1 Kortiko-kortikale Verbindungen

Kortiko-kortikale Routen, durch welche sich die sensorisch-spezifischen Areale untereinander beeinflussen, wurden vor allem in Tierstudien beschrieben. Hierbei wurden mit Hilfe von Tracingsmethoden (anteriore- und retrograde Tracer) bei Affen direkte Projektionen vom auditorischen Kortex zum primären visuellen Kortex (Falchier, et al. 2002) aber auch

reziproke Verbindungen vom sekundären auditorischen Kortex zum primären- und sekundären visuellen Kortex bestimmt (Rockland and Ojima 2003). Dabei wurde jedoch festgestellt, dass nur ein Bruchteil der auditorischen Projektionen aus dem primären auditorischen Kortex stammen, was in etwa mit ähnlichen Untersuchungen an Katzen bestätigt werden konnte (Hall and Lomber 2008). Diesbezüglich konnten keine reziproken Projektionen vom primären visuellen- zu auditorischen Kortexregionen gefunden werden, wobei kürzlich veröffentlichte Ergebnisse einer anatomischen Studie zeigen konnten, dass es Projektionen vom extrastriären visuellen Kortex V2 zur temporo-parietalen Region des superioren temporalen Gyrus (STG) (Nascimento-Silva, et al. 2003) gibt. Cappe und Barone (Cappe and Barone 2005) fanden bei Affen, dass es direkte Projektionen von extrastriären visuellen Arealen zum primären auditorischen- bzw. somatosensorischen Kortex gibt. Darüber hinaus fanden die Autoren ebenfalls direkte Verbindungen vom somatosensorischen zum auditorischen Kortex, was auch Budinger et al. (2006) bei Tracingstudien bei Wüstenrennmäuse feststellen konnte. Darüber hinaus gibt es direkte- und starke Verbindungen zwischen dem multisensorischen STS und dem lateralen PFC (Romanski, et al. 1999a) bzw. zwischen auditorischen sekundären Arealen und verschiedene Gebiete in ventrolateralen- und dorsolateralen frontalen Regionen. Im Gegensatz dazu findet multimodale Integration aber nicht nur auf neokortikaler Ebene statt, sondern ebenfalls in subkortikalen Regionen (siehe auch Übersichtsartikel Driver and Noesselt 2008).

1.2.4.2 Kortiko-Thalamo-kortikale Verbindungen

Im Gegensatz zu den kortiko-kortikalen Verbindungen kann der Thalamus alternativ als eine mögliche Verschaltungstation bzw. Synchronisationsebene für Informationen aus den unterschiedlichsten Regionen betrachtet werden (Blumenfeld 2002). Dessen Kerngebiete besitzen starke Input-Output Verbindungen mit vielen kortikalen Arealen (Behrens, et al. 2003). Beispielsweise synchronisiert der Thalamus fortlaufende Oszillationen, die mit sensorimotorischen Informationen assoziiert sind (Engel, et al. 2001) um Objekte im weiteren Verlauf multimodal fusionieren zu lassen (Cappe, et al. 2009a). Weitere Studien beschreiben den Thalamus als eine wichtige Verteilerstation, um Informationen von einem Areal zu einem anderen Kortexareal zu transportieren (Guillery and Sherman 2002a; Guillery and Sherman 2002b; Rouiller and Welker 2000; Sherman 2005; Sherman 2007; Sherman and Guillery 2002). Im Gegensatz zu den kortiko-thalamischen Feedback Projektionen, welche aus der

kortikalen Schicht VI stammen, entspringen die kortiko-thalamischen Feedforward-Projektionen aus der Kortexschicht V und enden im Thalamus in Form von sogenannten großen Enden (giant endings). Jene sogenannten Giant Endings werden in der Fachliteratur als sehr sicherer- und schneller synaptischer Informationstransport beschrieben (Rouiller and Welker 2000). Sie konnten bereits für kortiko-thalamische Feedforward Projektionen aus sensorischen- und motorischen Arealen beschrieben werden (Cappe, et al. 2007; Darian-Smith, et al. 1999; Ojima 1994; Rockland 1996; Rouiller and Durif 2004; Rouiller, et al. 1998; Taktakishvili, et al. 2002) und repräsentieren somit eine anatomisch belegte schnelle Interaktionsmodifikation zwischen kortikalen Regionen über den Thalamus (Feig and Harting 1998; Sherman and Guillery 2002; Van Horn and Sherman 2004). Jene kortiko-thalamo-kortikalen Verbindungen besitzen die besten Voraussetzungen für ein schnelles Zusammenspiel der unterschiedlichsten Modalitäten. Cappe et al. (Cappe, et al. 2009a) konnten an Hand einer Tracerstudie belegen, dass es innerhalb des Thalamus erweiterte Territorien gibt, in denen thalamo-kortikale Projektionen nachweisbar sind. In jenen Konvergenzzonen interagieren, den Autoren zu Folge, Informationen der verschiedensten sensorischen Modalitäten plus deren entsprechenden motorischen Eigenschaften (z.B. Augen-, Kopf- und Körperreferenzsystem). Diesbezüglich wird angenommen, dass der Thalamus als gängige Alternative zu den kortiko-kortikalen Transmissionen angesehen werden kann (Abbildung 6). Dass der Thalamus eine wesentliche Rolle beim audiovisuellen Zusammenspiel zu haben scheint, konnten auch Bushara et al. (Bushara, et al. 2001) in ihrer Bildgebungsstudie zur audiovisuellen (A)synchronisationswahrnehmung mit speziellen Konnektivitätsanalysen zeigen.

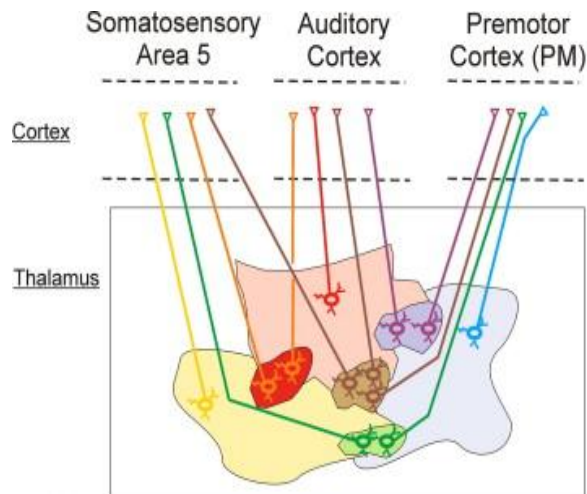


Abbildung 6: Thalamo-kortikale Verbindungen. Innerhalb des Thalamus existieren sogenannte Konvergenzzonen, in denen Informationen aus den unterschiedlichsten Hirnarealen zusammenlaufen und anschließend zu verschiedenen sensorischen- (somatosensorische- und auditorische Areale) und motorischen Arealen weitergeleitet werden. (entnommen aus Cappe et al. 2009)

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass das neuronale Netzwerk, welches in multisensorische Interaktionsprozesse involviert ist, nicht nur die kortikale Ebene umfasst, sondern ebenfalls den Thalamus über schnelle kortiko-thalamo-kortikale Pfade beinhaltet. Ob und inwiefern multimodale Integrationsprozesse durch endogene- oder exogene Aufmerksamkeitsprozesse katalysiert werden und somit als die „Klebersubstanz“ multimodaler Objekte dient (Treisman and Gelade 1980) oder ob multimodale Integrationsprozesse unabhängig von Aufmerksamkeitsprozessen und somit automatisch ablaufen, ist in der Forschungsgemeinde Gegenstand einer kontrovers geführten Diskussion. Zum jetzigen Zeitpunkt kann noch nicht mit Bestimmtheit gesagt werden, ob die crossmodalen Aufmerksamkeitseffekte und hier vor allem die exogenen crossmodalen Aufmerksamkeitseffekte und die multisensorischen Integrationseffekte zwei verschiedene Verarbeitungsprozesse reflektieren sind oder auf ein und demselben neuronalen Prozess basieren (McDonald, et al. 2001). Im Folgenden werden die Inhalte der räumlichen- und zeitlichen Aufmerksamkeitsforschung überblicksartig dargestellt. Im Anschluss daran werden die aktuellen Ergebnisse der crossmodalen Aufmerksamkeitsforschung, diskutiert werden.

1.3 Aufmerksamkeitsprozesse

Die Aufmerksamkeitsprozesse sind Mechanismen, welche die menschliche Informationsverarbeitungs steuern, so dass nur die relevante Information berücksichtigt wird bzw. unwichtiger Informationen unterdrückt werden. Diese kognitiven Filterprozesse helfen die menschlichen Verarbeitungsressourcen zu optimieren. Aufmerksamkeitsprozesse zeichnen

sich durch das Orientieren bzw. Selektieren von Umweltreizen aus. Im Allgemeinen werden getrennte neuronale Netzwerke angenommen, welche sich dadurch unterscheiden, dass sie verschiedene Aufmerksamkeitsfunktionen kodieren und für die Top-Down- und Bottom-Up-Verarbeitung von besonderer Bedeutung sind (Corbetta and Shulman 2002). Posner und Petersen (1990) postulieren parallele Netzwerke für die Aufmerksamkeitsinitiierung, die Aufmerksamkeitsorientierung bzw. das Lösen der Aufmerksamkeit von einem fokussierten Ort. Das Orientieren ist hierbei mit gesteigerter Wachheit bzw. Aktivierung assoziiert, während selektive Prozesse relevante- von irrelevanten Informationen trennen. Aufgrund von kognitiven Faktoren (Top-Down-Prozesse), unseres Wissens, unserer Erwartungen oder unserer aktuellen Ziele werden jene Prozesse der endogenen Aufmerksamkeitsorientierung zugeordnet. Wenn die Selektion hingegen ohne Vorinformation (Bottom-Up-Prozess), also stimulusgetrieben (Reizintensität) abläuft, bezeichnet man diesen Prozess als exogene Aufmerksamkeitszuwendung (für eine Übersicht siehe (Corbetta and Shulman 2002). Die Aufmerksamkeitsfokussierung kann zudem weiter in verschiedene Aufmerksamkeitsverarbeitungsprozesse unterteilt werden. Neuere Studien (Coull and Nobre 1998; Lux, et al. 2003) zeigten anhand von Bildgebungsstudien, dass räumliche- und zeitliche Aufmerksamkeitsprozesse unterschiedliche neuronale Netzwerke beanspruchen. Diesbezüglich ist im Allgemeinen bekannt, dass die Aufmerksamkeitsorientierung auf einen antizipierten Moment, zu einer viel schnelleren Reaktion führt, als ohne zeitlichen Fokus. Ein ähnlicher Verarbeitungsmechanismus existiert für die räumliche Domäne der Aufmerksamkeitsprozesse die Aufmerksamkeit zum Ort des auftretenden Zielreizes gelenkt werden muss (Posner 1980). Hierfür zeigt ein visueller Hinweisreiz (Pfeil) auf einen bestimmten Ort (linkes / rechtes Hemifeld), um einen nachfolgenden Zielreiz mit besser und schneller indizieren zu können. Obwohl die Prozesse der räumlichen- bzw. zeitlichen Aufmerksamkeit ähnlich hohe Alltagsrelevanz besitzen, sind, im Gegensatz zu den zeitlichen Aufmerksamkeitsprozessen, die räumlichen Aufmerksamkeitsprozesse am intensivsten erforscht. Der Einfluss von Aufmerksamkeit auf crossmodale Integrationsprozesse ist, wie die Domäne der zeitlichen Aufmerksamkeitsforschung, ebenfalls erst vor kurzer Zeit in den Wissenschaftsfokus gerückt (Spence and Driver 1996; Spence and Driver 1997). Im Folgenden sollen jene Aufmerksamkeitsprozesse (zeitlich, räumlich, crossmodal) nacheinander beschrieben werden.

1.3.1 Räumliche Aufmerksamkeitsprozesse

Beim Zuwenden der Aufmerksamkeit auf einen bestimmten Ort im Raum, unterscheidet man die verdeckte- und die offene Aufmerksamkeitsausrichtung. Bei der verdeckten Aufmerksamkeitsausrichtung müssen die Probanden ihre Aufmerksamkeit auf einen Ort in der Peripherie richten, ohne sich dabei vom zentralen Fixationspunkt abzuwenden. Jene ortsbasierte Aufmerksamkeitsausrichtung führt zur Aktivierung eines fronto-parietalen Netzwerkes, welches räumliche Koordinatensysteme (Referenzsysteme) im Bezug auf die Sakkaden und Kopfbewegungen verarbeitet. Die Blickbewegungen (Sakkaden) werden durch die frontalen Augenfelder (FEF) kodiert und dienen somit der offenen Aufmerksamkeitsausrichtung. Hierbei steuern Motorkommandos nicht nur aktiv die Sakkadenbewegungen sondern kodieren ebenfalls verdeckte Aufmerksamkeitsprozesse ohne aktive Sakkadenbewegung. Die Aufmerksamkeitsausrichtung scheint also mit der Planung von Augenbewegungen identisch zu sein, nur mit dem Unterschied, dass die eigentliche Ausführung der Augenbewegung unterdrückt ist (verdeckte Aufmerksamkeit). Diese Vorstellung der Aufmerksamkeitsentstehung konnte in entsprechenden Verhaltensstudien bestätigt werden. Aufmerksamkeitslenkung und die Raumkodierung von Augenbewegungen scheint eng miteinander verknüpft zu sein (Deubel and Schneider 1996). Zum Beispiel konnte diesbezüglich beobachtet werden, dass es nicht möglich, Augenbewegung in eine bestimmte Richtung vorzubereiten, während man seine Aufmerksamkeit in eine andere Richtung lenkt. Man kann demnach seine Aufmerksamkeit verschieben, ohne die Augen zu bewegen. Die Region des FEF bildet zusammen mit dem IPS ein fronto-parietales Netzwerk, wobei der IPS neuronale Aktivität aufweist, wenn ein bestimmter Ort im Raum beachtet wurde, bevor der Zielreiz präsentiert wurde (Corbetta, et al. 2000). Kastner et al. (Kastner, et al. 1999) postulierten in diesem Zusammenhang, dass der Prozess der verdeckten Aufmerksamkeit, auf einen bestimmten Ort im Raum, durch das fronto-parietale Netzwerk unabhängig vom sensorischen Input gesteuert wird und somit „höheren“ Verarbeitungsstufen zugeordnet werden muss. In mehreren Untersuchungen konnte bereits gezeigt werden, dass der rechte parietale Kortex ein räumliches Koordinatensystem kodiert (Behrmann 2000; Vallar, et al. 1999). Dieses Netzwerk könnte demnach als eine Aufmerksamkeitskontrollebene verstanden werden, welche die Grundaktivität in den Arealen, die einen Ort oder eine bestimmte Eigenschaft kodieren, erhöht. Die neuronale Feuerrate eines präsentierten Reizes wird durch den top-down Einfluss jenes aufmerksamkeitsbezogenen fronto-parietalen Netzwerkes überdurchschnittlich stark erregt, so dass eine schnellere- bzw. bessere Reizwahrnehmung

nachweisbar ist (Szczepanski, et al.). Bressler et al. (Bressler, et al. 2008) konnten hierfür zeigen, dass bezüglich der räumlichen Aufmerksamkeit, das FEF und der IPS den visuellen Kortex modulieren, und der FEF zuvor den IPS beeinflusst. Mehrere Studien (Krumbholz, et al. 2009; Wu, et al. 2007) konnten bereits nachweisen, dass dieses Netzwerk supramodal arbeitet und sowohl auditorische- als auch visuelle Aufmerksamkeitsprozesse steuert (Bushara, et al. 1999). Aber nicht nur die räumliche, sondern auch die zeitliche Domäne wurde im Bezug auf Aufmerksamkeitsprozesse näher untersucht. Das Konzept der zeitlichen Verarbeitung von sensorisch präsentierten Reizen wurde in den zurückliegenden Jahren näher betrachtet. Im folgenden Abschnitt sollen jene Resultate näher beleuchtet werden.

1.3.2 Zeitliche Aufmerksamkeitsprozesse

Im alltäglichen Leben ist das "Timing" ein entscheidender Faktor, welcher ein optimales Verhalten zum richtigen Zeitpunkt bewirkt. Die zeitliche Aufmerksamkeit, das Hinzuziehen von Verarbeitungsressourcen im kognitiven System zu einem bestimmten Zeitpunkt, ist ein wesentlicher Mechanismus, der optimales Verhalten und Handlungsausführung ermöglicht. Die zeitliche Aufmerksamkeitsorientierung berücksichtigt Informationen über Zeitintervalle, innerhalb derer die Aufmerksamkeit auf einen Zeitpunkt gerichtet werden kann, um einen entsprechenden Zielreiz zu entdecken. Die Zeitwahrnehmung hängt aber davon ab, wieviel Aufmerksamkeit einem bestimmten Zeitraum, in dem ein Reiz auftaucht, geschenkt wird (Coull 2004). Diesbezüglich wird ein zentraler Zeitverarbeitungsmechanismus vermutet, welcher in Folge von fMRT- und Läsionsstudien einem fronto-parietalen Netzwerk (Belin, et al. 2002; Harrington, et al. 1998b), den Basalganglien (Coull and Nobre 2008; Harrington, et al. 1998a; Ivry 1996) und dem Cerebellum (Buonomano and Karmarkar 2002; Ivry 1996; Ivry and Spencer 2004a; Ivry and Spencer 2004b) zugeordnet werden kann. In einer fMRT-Studie (Lux et al. 2003) sollten die Versuchspersonen ihre Aufmerksamkeit auf die zeitliche Domäne richten und zwei kurz aufeinander folgende, bilateral präsentierte visuell Stimuli bezüglich ihrer (Un)Gleichzeitigkeit beurteilen. Die Resultate zeigten Aktivierungen in linkshemisphärischen frontalen Arealen bzw. den linkshemisphärischen inferioren Parietallappen. Dieses Aktivierungsmuster deutet auf ein linkshemisphärisches fronto-parietales Netzwerk hin, welches mit zeitlichen Aufmerksamkeitsprozesse assoziiert werden kann (Lux et al. 2003). In einer kombinierten fMRT und PET-Studie verwendeten Coull und Nobre (Coull and Nobre 1998) ein zeitliches Experimentalparadigma, welches analog zur

räumlichen Aufmerksamkeitsorientierung (Posner 1980) mit zeitlichen Hinweisreizen arbeitet. Die Versuchspersonen fokussierten entweder den Ort der Stimuli (rechts versus links) oder ein bestimmtes Zeitintervall zwischen der Präsentation zweier Stimuli (kurzes oder langes Intervall). Die Ergebnisse dieser Studie zeigten, dass die Aufmerksamkeitsrichtung auf die zeitliche Dimension der Stimuli (versus der Position) vorwiegend zu linkshemisphärischen Aktivierungen im prämotorischen Kortex, parietalen Kortex (im Bereich des Sulcus intraparietalis), sowie im linken Kleinhirn führte (Coull and Nobre 1998). In diesem Zusammenhang sollte erwähnt werden, dass der IPS bei der Detektion von audiovisueller (A)Synchronizität eine tragende Rolle zu spielen scheint (Bushara, et al. 2001; Miller and D'Esposito 2005). Präfrontale Areale zeigen für Entscheidungsprozesse des Arbeitsgedächtnisses (Basso, et al. 2003) neuronale Aktivität, wobei andere Autoren mutmaßen, dass jene Region einen internalen Zeitmesser (Fuster, et al. 2000; Gibbon, et al. 1997; Harrington, et al. 1998b) beinhaltet. Coull und Nobre, (Coull and Nobre 1998) schlossen ebenfalls, dass die räumlichen Aufmerksamkeitsprozesse über ein fronto-parietales Netzwerk innerhalb der rechten Hemisphäre ablaufen, die zeitlichen Aufmerksamkeitsprozesse hingegen ein linkshemisphärisches fronto-parietales neuronales Netzwerk benutzen. Eine mögliche Alternativerklärung wäre beispielsweise, dass die temporale Segregation von Reizen unterschiedlichster Modalitäten mehr Verarbeitungskapazität bzw. Aufmerksamkeit benötigt, als bei der multisensorischen Integration. Dies könnte daran liegen, dass bei multimodalen Segregationsprozessen nicht, wie bei der multimodalen Integration, nur ein Objekt, sondern zwei Objekte repräsentiert werden.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die Aufmerksamkeitsprozesse durch das fronto-parietale Netzwerk nicht nur supramodal gesteuert werden, sondern ebenfalls in zeitliche- und räumliche Prozesse der Aufmerksamkeitsorientierung unterteilt werden können. Diesbezüglich scheint es logisch, dass sich jene Aufmerksamkeitsprozesse bezüglich ihrer neuronalen- und behavioralen Reaktionen intermodal bzw. modalitätsübergreifend (crossmodal) beeinflussen (Spence and Driver 1996; Spence and Driver 1997). Im folgenden Abschnitt werden die crossmodalen Zusammenhänge in Verbindung mit den Aufmerksamkeitsprozessen näher beschrieben werden.

1.3.3 Cross-modale Aufmerksamkeitsprozesse

Die räumlich-selektive Aufmerksamkeitslenkung ist nicht nur innerhalb einer einzelnen Modalität zu beobachten, sondern zeigt sich in vielen Alltagssituationen über mehrere Sinne hinweg. Beispielsweise kann der visuelle Fokus auf ein buntes Auto gerichtet sein, und gleichzeitig hören wir bewusst, welche Fahrgeräusche dieses Auto macht. Die crossmodale Aufmerksamkeitsforschung widmet sich der Frage, ob die räumliche Aufmerksamkeitszuwendung modalitätsspezifisch, d.h. getrennt für die verschiedenen Sinne stattfindet oder ob es crossmodale Verkettungen zwischen den Aufmerksamkeitsprozessen verschiedener Modalitäten gibt. Auf der Verhaltensebene konnten Spence und Driver (Spence and Driver 1996) für die auditorische- und visuelle Aufmerksamkeitsausrichtung demonstrieren, dass die endogene Aufmerksamkeitszuwendung von auditiven Reizen auf einer bestimmten Seite im Raum, auch die Verarbeitung von visuellen Reizen, welche synchron auf der gleichen Seite aufgetreten sind, unterstützt. Eimer et al. (Eimer, et al. 2002) untersuchten in Anlehnung an die Verhaltensexperimente von Spence und Driver (Spence and Driver 1996) das Phänomen der crossmodalen räumlichen Aufmerksamkeit. Hierbei wurden endogene crossmodale Aufmerksamkeitseffekte zwischen auditiven-, somatosensorischen- und visuellen Reizen via EEG untersucht. Die Autoren berichteten, dass die nichtbeachteten (irrelevanten) visuellen- und auditiven Reize durch verdeckte räumliche Aufmerksamkeitsverschiebung beeinflusst wurden, wenn die somatosensorische Modalität relevant war. Wenn hingegen die auditive Modalität fokussiert werden sollte, wurden nur die visuellen- aber nicht die taktilen EKP-Komponenten durch verdeckte (endogene) räumliche Aufmerksamkeitsprozesse beeinflusst. Das zeigt, dass sich die taktile- nicht aber die visuelle Modalität von endogenen crossmodalen Aufmerksamkeitsprozessen entkoppeln lässt, wenn sie nicht aufgabenrelevant ist. Weiterhin konnte gezeigt werden, dass auch unwillkürliche (exogene) Aufmerksamkeitsorientierung in einer Modalität (durch externe Hinweisreize) unwillkürliche Reaktionen in den anderen Modalitäten auslösen. Demnach scheint es supramodale Aufmerksamkeitssysteme zu geben, die gleichzeitig operieren und deshalb miteinander in Kontakt stehen. Spence und Driver (Spence and Driver 1997) konnten in einem Verhaltensexperiment zeigen, dass es einen Einfluss auditiver Hinweisreize auf die Verarbeitung visueller Zielreize zu geben scheint. D.h. die Versuchspersonen zeigten kürzere Reaktionszeiten auf Zielreize, welche mit Hinweisreizen am selben Ort präsentiert wurden. Dagegen zeigten sich längere Reaktionszeiten, wenn die Hinweis- und Zielreize an verschiedenen Orten dargeboten wurden. Hierbei zeigte sich zudem, dass es keinen Einfluss

von visuellen Hinweisreizen auf die Verarbeitung von auditiven Zielreizen gab. Im Gegensatz dazu konnten Eimer und Schroeger (1998) nicht nur Reaktionszeitvorteile, sondern auch Unterschiede bei den ereigniskorrelierten Gehirnpotentialen (Nd) im Zeitfenster zwischen 150 bis 300 ms poststimulus für auditorische Zielreize mit validen- gegenüber invaliden visuellen Hinweisreizen finden. Auch McDonald et al. (McDonald, et al. 2003) beschrieben in ihrem Experiment zur Wahrnehmungsverbesserung durch crossmodale räumliche Aufmerksamkeit, dass die visuelle P1 Komponente modifiziert wird, wenn ein irrelevanter auditorischer Reiz in der räumlichen Nähe des zu beachtenden visuellen Reizes auftrat. Weiterhin berichteten Busse et al. (Busse, et al. 2005) in einem kombinierten EEG/fMRT Experiment zeigen, dass ein visuell präsentierter Stimulus (entweder vom linken- oder rechten Hemifeld kommend), welcher im Fokus der endogenen räumlichen Aufmerksamkeit lag und in 50 Prozent der Fälle synchron mit einem aufgabenirrelevanten zentralen Ton kombiniert wurde, zu einer Aktivierungssteigerung des gemessenen fMRT/EKP-Signals für jenen Ton im auditorischen Kortex führte. Diese Ergebnisse interpretierten die Autoren als objektbezogene Aufmerksamkeitsausbreitung, bei der sich die aufmerksamskeitsbezogene neuronale Aktivität der fokussierten Modalität auch auf die synchron präsentierte irrelevante Modalität ausbreitete, sogar wenn größere räumliche Distanzen dazwischenlagen. In einer Folgestudie konnten Zimmer et. al (Zimmer, et al. 2010) aufzeigen, dass erhöhte neuronale Aktivität in der Aufmerksamkeitskontrollstruktur des anterioren cingulären Kortex (ACK), dem visuellen- und dem auditorischen Kortex in Folge der Ausbreitung von räumlicher Aufmerksamkeit der beachteten visuellen Modalität auf die irrelevante auditorische Modalität, innerhalb eines Objektes, zustande kommt. Die Autoren präsentierten den Versuchspersonen visuelle Buchstabenstreams auf der linken- und der rechten Seite, wobei eine Seite beachtet werden sollte. Zusätzlich wurden aufgabenirrelevante Buchstaben-sounds zentral präsentiert, welche entweder kongruent oder inkongruent zu den visuell präsentierten Buchstaben waren. Die beschriebenen Aktivierungsmuster legen nahe, dass ein aufgabenirrelevanter Ton, welcher synchron mit einem beachteten visuellen Stimulus auftritt, eine größere Ablenkungsquelle darstellt als kongruente Sounds und somit ein größerer Kampf um die bestehenden Aufmerksamkeitsressourcen entsteht, selbst wenn der Sound von einer anderen Position entstammt, als der visuelle Stimulus. Das entsprechende Ausbreiten der räumlichen visuellen Aufmerksamkeit von einer relevanten- auf eine irrelevante Modalität, ist somit bei inkongruenten Buchstaben-Ton Kombinationen in den genannten Arealen größer als bei den kongruenten Kombinationen.

Eine weitere bildgebende Studie Macaluso et al. (Macaluso, et al. 2000b), in welcher exogene crossmodale Aufmerksamkeitseffekte mittels fMRT untersucht wurden, berichtete, dass eine plötzliche Berührung der Hand das Sehvermögen nahe der Hand verbessert. Die Autoren fanden zudem, dass jene taktile Stimulation, die neuronale Aktivität im visuellen Kortex, bezüglich des zu verarbeitenden visuellen Stimulus erhöht, aber nur wenn es auf derselben Seite war, wie der visuelle Zielreiz. Hierzu wurden außerdem Konnektivitätsanalysen durchgeführt, welche nahelegen, dass der taktile Einfluss im visuellen Kortex durch Rückprojektionen vom multisensorischen Parietalkortex entsteht. Lakatos et al. (Lakatos, et al. 2009) konnte anhand einer elektrophysiologischen Untersuchung bei Makaken zeigen, dass neuronale Oszillationen im visuellen Kortex, nur dann Modulationseffekte durch auditorische Reize hervorbrachten, wenn die Töne explizit beachtet wurden. Die gleichen Ergebnisse zeigten sich für die neuronalen Oszillationen der visuell präsentierten Reize, im auditorischen Kortex, aber nur wenn jene visuellen Stimuli beachtet wurden.

Diese modalitätsübergreifende Synergie von räumlichen Aufmerksamkeitsprozessen, und hier vor allem zwischen den visuellen- und den auditorischen Reizen, ist für die Interaktion mit der Umwelt von größter Bedeutung. Unterschiedliche sensorische Informationen, welche ihren Ursprung an identischen Orten im Raum haben, sind normalerweise mit dem gleichen Objekt verbunden. Im Gegensatz dazu gibt es zwei Verhaltensstudien (Vroomen, et al. 2001b), welche den Einfluss der automatischen (exogenen) und verdeckten (endogenen) visuell räumlichen Aufmerksamkeit auf den Bauchrednereffekt untersucht. Vroomen und Kollegen berichteten hierbei, dass die Konsequenz aus dem audiovisuellen Integrationsprozess, die Bauchrednerillusion, unabhängig von exogener- sowie endogener visuell räumlicher Aufmerksamkeit, abläuft und die multimodalen Integrationsprozesse dementsprechend frühzeitig bzw. automatisch (Driver 1996; Giard and Peronnet 1999) ohne jeglichen Einfluss von Aufmerksamkeitsprozessen stattfinden.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass sogenannte sensorisch-spezifische Aufmerksamkeitsprozesse modalitätsübergreifend (supramodal) arbeiten und dabei ähnliche Hirnregionen beanspruchen. Des Weiteren konnte gezeigt werden, dass sich vor allem visuelle- und auditorische Reize unter der Prämisse der endogenen- und exogenen räumlichen Aufmerksamkeitsorientierung gegenseitig in ihrer Wahrnehmung beeinflussen und sogar auf kortikaler Ebene crossmodal interagieren können. Macaluso et al. haben mit einem Kommentar (Macaluso, et al. 2001) eine wichtige Debatte bezüglich der terminologischen Handhabung des Wissenschaftsfeldes der „crossmodalen (exogenen)

Aufmerksamkeitsverarbeitung“ bzw. der „crossmodalen Integrationsverarbeitung“ angestoßen, denn hierbei scheinen die attentionalen Hinweis- und Zielreize, mit einem maximalen Zeitabstand von 200 ms, ganz ähnlich angeordnet zu sein, wie die temporalen Integrationsfenster, in denen die zeitliche multimodale Integration operiert (Dixon and Spitz 1980; Navarra, et al. 2005; Slutsky and Recanzone 2001; Spence, et al. 2001; Zampini, et al. 2005). Die neuronalen Grundlagen der hier vorgestellten Prozesse stehen bezüglich Ihrer experimentellen Untersuchungen erst am Anfang. Aus den hier dargestellten Befunden ergeben sich für die vorliegende Arbeit Fragestellungen, welche ich im nächsten Abschnitt kurz darstellen werde.

1.4 Fragestellungen

Aus dem bisher beschriebenen Wissensstand ergibt sich ein Fragenkomplex, der in dieser Arbeit untersucht werden soll. Prinzipiell untersucht diese Arbeit den Einfluss von Aufgabenstellung, Stimuluskonfiguration und Aufmerksamkeit auf räumliche Integrationsprozesse.

Sie untersucht **1.** Mittels fMRT die neuronale Verarbeitung von identischen audiovisuell präsentierten Reizen, welche sich lediglich hinsichtlich der räumlichen- bzw. zeitlichen Aufgabenstellung unterscheiden; **2.** die Verhaltensunterschiede der Bauchrednerillusion zwischen audiovisuell präsentierten Stimuli, welche entweder synchron oder asynchron präsentiert wurden und deren neuronale Korrelate mittels fMRT; und **3.** den Einfluss der visuell-räumlichen Aufmerksamkeit auf den Bauchrednereffekt. Details zu den einzelnen Fragestellungen werden in den Kapiteln der entsprechenden drei Experimente näher beschrieben werden.

2 ALLGEMEINE METHODIK

Im Folgenden wird in einer kurzen Übersicht die für die Experimente 1 und 2 zu Grunde liegende Methode der bildgebenden funktionellen Magnetresonanztomografie (fMRT) vorgestellt, welche zur Klärung der beschriebenen Fragestellungen benutzt wurden. Die Darstellung der einzelnen Methoden Aspekte basieren auf entsprechender Fachliteratur (Jäncke 2005, Franckowiak 2004) Details zu den Versuchsabläufen werden in den Methodenteilen der einzelnen Experimente beschrieben.

2.1 Funktionelle Magnetresonanztomografie

Für die Beantwortung der Fragestellung 1 und 2 wurde in dieser Arbeit die Methode der funktionellen Magnetresonanztomografie (fMRT) gewählt. Hierbei handelt es sich um ein nicht-invasives bildgebendes Verfahren mit hoher räumlicher- aber schlechter zeitlicher Auflösung, wobei ferromagnetische Eigenschaften des Hämoglobins zur Darstellung neuronaler Aktivität genutzt werden. Mittels eines endogenen Kontrast, der das Verhältnis von sauerstoffreichem (oxygeniertem) und sauerstoffarmem (desoxygeniertem) Blut widerspiegelt, werden Änderungen (Ogawa, et al. 1990) des „Blood Oxygen Level Dependent“ Signals (BOLD-Effekt) detektiert. Diese Messgröße ist mit dem Ausmaß neuronaler Aktivität korreliert (Logothetis 2002; Logothetis 2003; Logothetis, et al. 2001). Als physikalische Grundlage der MRT wird der sogenannte Kernspin angesehen. Dabei handelt es sich um die Eigenrotation von Atomkernen (z.B. Wasserstoffatome), die sich in einem starken Magnetfeld gemeinsam in eine Richtung bewegen. Während der Messung wird ein Radiofrequenz (RF) Puls, dessen Frequenz proportional zur Magnetfeldstärke sein muss, appliziert, der die Ausrichtung der Atomkerne stört. Eine spezielle Wiederausrichtung der Atomkerne, auch Relaxation genannt, in die Richtung des Magnetfeldes, generiert ein entsprechendes Bildsignal. Wie schnell und wie stark die Relaxation verläuft, hängt davon ab, wie hoch der Oxygenierungsgrad des Hämoglobins ist bzw. in welcher Struktur sich der jeweilige Atomkern befindet, in dem dieser Prozess abläuft. Der größte Vorteil der fMRT ist die hohe räumliche Auflösung, bei der in Abhängigkeit von der verwendeten Feldstärke ein Maximum von bis zu 1 mm erreicht werden kann. Die beschriebene Methode hat im Gegensatz zur Magnetencephalographie (MEG) bzw. Elektroencephalographie (EEG) den Nachteil einer geringeren zeitlichen Auflösung.

2.1.1 Datenvorverarbeitung

Vor der statistischen Analyse müssen die erhobenen fMRT-Rohdaten vorverarbeitet werden. Hierbei werden für die Experimente 1 und 2 sechs Schritte der Vorverarbeitung durchgeführt: (1) die Bewegungskorrektur, (2) die Akquisitionszeitkorrektur, (3) die Koregistrierung der anatomischen Daten, (4) die Segmentierung jener koregistrierten anatomischen Daten, (5) die Datentransformation in einen standardisierten anatomischen Raum (räumliche Normalisierung), und (6) die räumliche Glättung jener normalisierter Daten. Die Auswertung der fMRT-Daten der Experimente 1 und 2 erfolgte unter MATLAB 7.1 (Mathworks Inc., Natick, MA, USA, <http://www.mathworks.com/products/matlab>) mit Hilfe der Software SPM 5 (<http://fil.ion.ucl.ac.uk/spm>).

2.2 statistische Datenanalyse

Die Messwerte eines fMRT-Experiments werden als räumliche Einheiten dargestellt, welche zudem in ihrer Auflösung variabel sind. Diese sogenannten Voxel werden im Verlauf des Experiments immer wieder gemessen. Diese Voxelzeitreihen sollen durch ein modeliertes BOLD-Signal vorhergesagt und zusätzlich Vorhersageabweichungen bestimmt werden. Hierfür wird angenommen, dass der Zeitverlaufs des BOLD-Signals, die hämodynamische Responsefunktion (HRF) über eine Zeitdauer von ca. 16 Sekunden ansteigt und wieder fällt. Hierbei kann beobachtet werden, dass die neuronale Reaktion zeitlich verzögert ansteigt und während der Ruhebedingung wieder abfällt. Der Vergleich der beobachteten und theoretischen Zeitverläufe erfolgt auf der Grundlage des Allgemeinen Linearen Modells (ALM).

2.2.1 individuelle Analyse und Gruppenanalyse

Nachdem ein statistisches Modell für jede Versuchsperson erstellt wurde, werden die Parametergewichte (betas) für jede im Modell spezifizierte Bedingung (individuelle Analyse) geschätzt, wobei der Fehlerterm minimiert wird.

Das Gruppenmodell der zufälligen Effekte („Random-Effects-Analyse“) gibt Aufschluss darüber, ob die in der Analyse nach der „Fixed-Effects-Analyse“ beobachteten Ergebnisse der Einzelprobanden auf die gesamte Population, aus der die Stichprobe gezogen wurde, generalisiert werden können. Dabei werden sowohl intraindividuelle als auch interindividuelle Varianzen der Versuchsperson berücksichtigt. Das vornehmliche Ziel ist es,

Areale zu detektieren, welche während einer Bedingung innerhalb einer Versuchsperson mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit gleichermaßen aktiviert sind. Als Grundlage der Designmatrix dienen die in der individuellen Analyse berechneten Kontrastbilder aller Probanden. Die Kontrastbilder beinhalten Informationen über die gewichteten Linearkombinationen der Betagewichte für jede Versuchsperson. Mittels inferenzstatistischen Verfahren (t-Tests, ANOVA etc.) kann jeder Voxel dahingehend geprüft werden, ob es Effektgrößen gibt, welche sich signifikant von null unterschieden haben bzw. sich zwischen zwei Kontrasten unterscheiden.

3 EXPERIMENTE

Aus den in der Einleitung geschilderten Studien zur räumlich- und zeitlich bedingten Integration multimodal präsentierter Stimuli ergibt sich eine Vielzahl offener Fragestellungen. Vier zentrale Fragen wurden im Rahmen dieser Dissertation bearbeitet. In Experiment 1 wurde untersucht, inwiefern neuronale Aktivität in subkortikalen und hier vor allem in thalamischen Kernbereichen den räumlichen bzw. zeitlichen Charakter bei entsprechender Aufgabenstellung audiovisuell präsentierter Stimuli moduliert. Im Anschluss soll Experiment 2 die Frage beantworten ob, die Bauchrednerillusion tatsächlich im auditorischen Kortex stabil repräsentiert wird (Bonath et al. 2007) und darüberhinaus zusätzliche Modulationen im visuellen Kortex zur illusorischen Perzeption beitragen. Desweiteren soll hierbei untersucht werden, ob der reduzierte Bauchrednereffekt durch eine zeitlich versetzte audiovisuelle Stimulusanordnung (synchron versus asynchron) eine Modulation des BOLD-Signals in sowohl auditorischen- als auch visuellen Arealen zur Folge hat. Als letztes soll Experiment 3 untersuchen, ob jene Bauchrednerillusion einen „echten“ audiovisuellen Wahrnehmungseffekt darstellt und damit die Alternativerklärung einer endogenen Aufmerksamkeitsverschiebung in die Richtung des räumlich dominanten visuellen Stimulus ausgeschlossen werden kann.

Im Folgenden werden die Studien, nebst den dazugehörigen Fragestellungen, die daraus abgeleiteten Hypothesen, die Experimente selbst, ihre Ergebnisse und Interpretationen detailliert dargestellt.

3.1 Experiment 1:

Audiovisuelle Interaktionsprozesse: Räumliche- und zeitliche Aufgabenabhängigkeit moduliert neuronale Aktivität im menschlichen Thalamus

3.1.1 Einführung

Im ersten Experiment wird mit Hilfe der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT) der Einfluss der zeitlichen bzw. räumlichen Aufgabenstellung auf audiovisuelle Interaktionsprozesse hinsichtlich ihrer neuronalen Korrelate untersucht. Denn bisherige Studien fokussierten entweder nur auf räumliche (Bertelson and Radeau 1981; Bolognini, et al. 2005; Driver and Spence 1998a; Frassinetti, et al. 2002; Meienbrock, et al. 2007; Vroomen and de Gelder 2004), zeitliche (Bertelson and Aschersleben 2003; Bushara, et al. 2001; McDonald, et al. 2005; Mishra, et al. 2007; Noesselt, et al. 2005; Noesselt, et al. 2007; Shams, et al. 2000; Shipley 1964; Zampini, et al. 2005) oder semantische (Doehrmann and Naumer 2008) Charakteristiken multimodaler Interaktionsprozesse gesondert; oder sie untersuchten während einer Detektionsaufgabe den Einfluss von gerichteter Aufmerksamkeit auf nur einen sensorischen Kanal (Bonath, et al. 2007; Busse, et al. 2005) versus beide Modalitäten gleichzeitig (Talsma, et al. 2007). Mögliche Verarbeitungsunterschiede bei räumlichen- sowie zeitlichen Aufgaben im Zusammenhang mit multimodaler Reizdarbietung wurden bisher aber noch nicht systematisch untersucht.

Diesbezüglich konnte eine kürzlich zu diesem Thema veröffentlichte Läsionsstudie mit visuell präsentierten Reizen an drei Patienten mit regional unterschiedlichen thalamischen Insulten (Arend, et al. 2008) zeigen, dass aufgabenspezifische räumliche- und zeitliche Aufmerksamkeitsprozesse im Thalamus regional dissoziierbar sind. Für die räumliche Aufgabe müssen zwei verschiedene Eigenschaften zu einem visuellen Gesamtobjekt integriert werden. Hierbei mussten die Versuchspersonen einen weißen Buchstaben unter vier schwarzen Distraktorbuchstaben identifizieren. Der Neglekt (Vernachlässigung der visuell-räumlichen Aufmerksamkeit innerhalb eines Hemifeldes), als mögliche Folge von Hirngewebsläsionen in Folge eines ischämischen Insults, kann bei dieser Identifizierungsaufgabe zu einer sogenannten Verknüpfungssillusionen (Robertson 2003) führen. Hierbei werden Eigenschaften, wie Form und Farbe rekombiniert. Dadurch entsteht ein illusionäres- und in der Form nicht präsentiertes neues visuelles Objekt. Jene Illusion kann entstehen, wenn die visuell-räumliche Aufmerksamkeit innerhalb eines Hemifeldes vernachlässigt wird und die räumliche Auflösung stark abgeschwächt ist. Im Gegensatz dazu

können jene Eigenschaften auch zeitlich zu einem visuellen Gesamtobjekt integriert werden. Im Gegensatz zur räumlichen Integrationsaufgabe, erscheinen die Buchstaben bei der zeitlichen Integrationsaufgabe schnell hintereinander immer an derselben Stelle. Für diese Aufgabenbearbeitung entstehen vermehrt Verknüpfungssillusionen, wenn die zeitlichen Aufmerksamkeitsprozesse durch Läsionen stark beeinträchtigt sind. Die Resultate jener Verhaltensexperimente legten nahe, dass die Patientin TN mit einer zentralen Thalamusläsion starke räumliche aber keine zeitlichen Aufmerksamkeitsdefizite aufwies. Im Gegensatz dazu hatte der Patient CR mit einer posterioren Thalamusläsion (keine Läsionsüberlappung mit TN) klare zeitliche Aufmerksamkeitsdefizite aber nur sehr wenige Probleme bei räumlich zu bearbeitenden Aufgaben. Ein dritter Patient (DG), welcher sowohl räumliche als auch zeitliche Defizite beim Bearbeiten entsprechender Aufgaben zeigte, wies eine thalamische Läsion auf, welche sich zwischen den oben beschriebenen Thalamusläsionen befand (teilweise Überlappung mit Patient TN und CR). Die Autoren schlussfolgerten, dass Läsionen im anterioren Pulvinar substantielle Defizite bei räumlichen Orientierungsaufgaben hervorrufen ohne dabei zeitliche Aspekte der visuellen Objektintegration zu beeinflussen. Eine Läsion im posterioren Bereich des Thalamus kann Defizite bei der Bearbeitung zeitlich fokussierter Aufgaben hervorrufen, es zeigen sich aber eher geringe bis keine Störungen bei Aufgaben, in denen visuelle Objekte räumlich integriert werden. Daher fokussiert unsere erste Studie insbesondere auf den Thalamus.

In der hier durchgeführten Studie wurden auditorische und visuelle Ereignisse so angeordnet, dass die Reize einerseits synchron oder asynchron auftraten. Unabhängig von der zeitlichen Variation wurden jene Reize zusätzlich räumlich variiert, indem beide entweder im linken bzw. im rechten Hemifeld oder aber in gegenüberliegenden Hemifeldern präsentiert wurden (siehe Abbildung 7). Um eine möglichst hohe Trefferrate beim Bearbeiten der audiovisuell präsentierten Reize (Separieren der zeitlichen- und räumlichen Abstände) zu erzielen, haben wir unter Berücksichtigung der Ergebnisse von Recanzone und Slutsky (Slutsky and Recanzone 2001) für die inkongruenten Bedingungen möglichst große räumliche- und zeitliche Abstände zwischen beiden Reizen gewählt, um entsprechende räumliche (Bertelson and Radeau 1981) oder zeitliche Illusionen (Bertelson and Aschersleben 2003) bei den audiovisuellen Verarbeitungsprozessen zu vermeiden.

Die hier präsentierte Studie soll unter Berücksichtigung kürzlich publizierter anatomischer Befunde aus der Tier- (Cappe, et al. 2009a) und Läsionsforschung (Arend, et al. 2008), Aufschluss darüber geben, ob der räumliche- bzw. zeitliche Charakter der

Aufgabenstellung entsprechende neuronale Aktivität in subkortikalen- und hier vor allem in thalamischen Kernbereichen moduliert.

3.1.2 Fragestellung

Zentrales Ziel dieses fMRT Experimentes ist es, zu ermitteln, ob die aufgabenspezifischen räumlichen- und zeitlichen Bearbeitungsprozesse der audiovisuell präsentierten Reize, unterschiedlich stark ausgeprägte Aktivierungsmuster, insbesondere im Thalamus, hervorrufen.

3.1.3 Methodik

3.1.3.1 Probanden

Achtzehn rechtshändige Probanden (Altersspanne 21-33 Jahre alt, 8 weiblich) wurden in einem 3 Tesla Trio-Scanner (Siemens, Erlangen) gemessen. Die auditorischen Reize wurden durch piezoelektrische Lautsprecher im oberen Bereich der Scannerröhre so angebracht, dass die Probanden, während sie im Scanner lagen, die entsprechenden Bedingungen ohne Probleme wahrnehmen konnten. Alle Teilnehmer berichteten, normales Hörvermögen und normales oder korrigiertes Sehvermögen, sowie keine psychiatrischen oder neurologischen Störungen zu haben. Sie gaben schriftlich ihr Einverständnis, an der Untersuchung teilzunehmen und wurden über deren Zweck aufgeklärt.

3.1.3.2 Stimuli und Prozedur

Das Experiment dauerte inklusive struktureller Vormessungen insgesamt 80 Minuten. Die Versuchspersonen fixierten ein deutlich sichtbares Kreuz in Augenhöhe und ihnen wurden Töne (2kHz, 80 dB, 50ms Dauer) von zwei nicht sichtbaren piezoelektrische Lautsprechern entweder vom linken (A_L) oder vom rechten (A_R) visuellen Hemifeld präsentiert (je 25° Sehwinkel vom Fixationskreuz entfernt). Die visuellen Reize waren viereckige Schachbrettmuster (Größe: $3,5^\circ$ Sehwinkel, Stimulushelligkeit: schwarz/weiß 100 cd/m², Hintergrundhelligkeit: grau 6 cd/m²) und wurden gleichfalls entweder vom linken (V_L) oder vom rechten (V_R) visuellen Hemifeld (je 25° Sehwinkel vom Fixationskreuz entfernt) via Rückprojektion auf einen über den Probanden befestigten Spiegeldisplay präsentiert. Die visuellen- und auditorischen Reize bestanden aus 4 audiovisuellen räumlichen Kombinationen ($V_R A_R$, $V_L A_L$, $V_R A_L$, $V_L A_R$), welche synchron oder asynchron dargeboten wurden. Die asynchrone Präsentation ging immer mit einem zeitlichen Versatz von 300 ms zwischen

auditorischen und visuellem Stimulus einher, wobei der auditorische Reiz dem Visuellen stets vorangestellt war (siehe Abbildung 7).

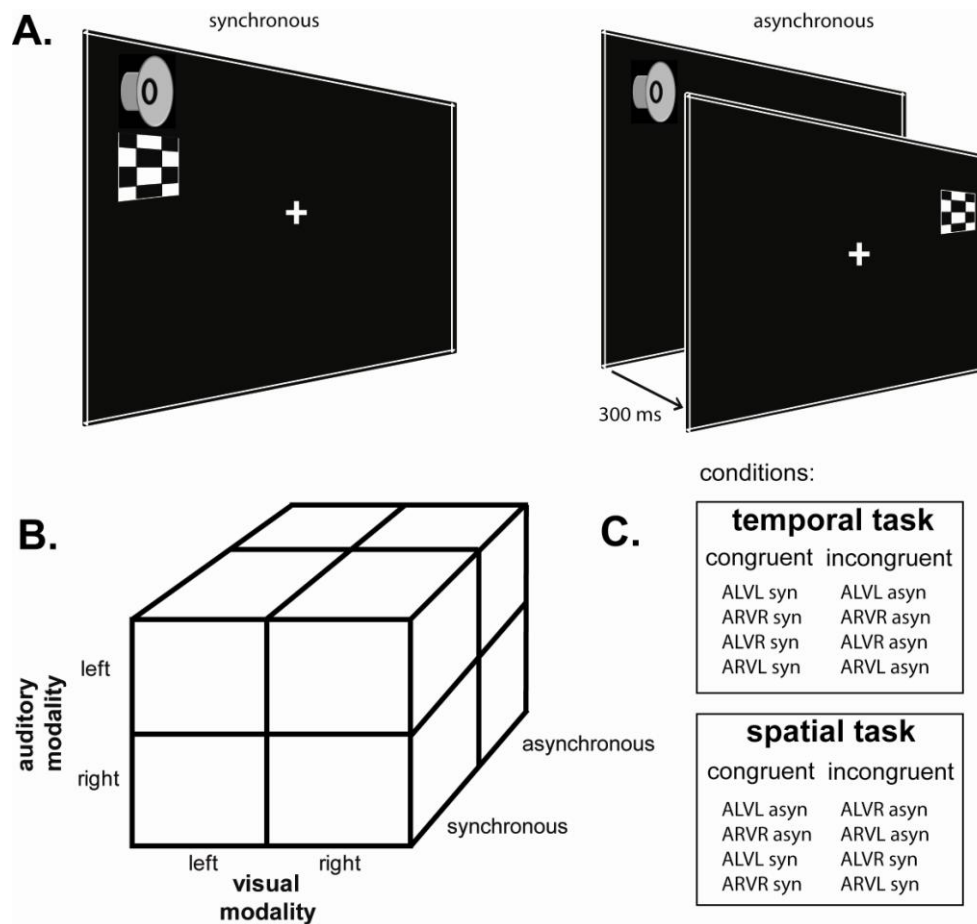


Abbildung 7: schematische Abbildung des Experimentalaufbaus 1: A. mit synchroner- bzw. asynchroner Stimulusanordnung B. dargestellt ist das 2x2x2 faktorielle Experimentaldesign mit C. den physikalisch gleichen Bedingungen, aber einmal mit einer räumlichen- oder einer zeitlichen Aufgabenstellung (als vierter Faktor).

Alle Stimuli wurden in randomisierter Reihenfolge präsentiert. Die Probanden absolvierten insgesamt 10 Durchgänge, wobei jeder Durchgang jeweils 15 Stimuluspräsentationen pro Bedingung beinhaltete. Die 10 Durchgänge unterteilten sich in zwei separate Aufgabenblöcke. Im ersten Aufgabenblock wurden die Probanden instruiert, die zeitlichen Relationen jener acht, oben beschriebenen, audiovisuellen Stimuluskombinationen zu beurteilen (zeitlich kongruent oder zeitlich inkongruent) ohne auf die räumlichen Eigenschaften zu achten. Im zweiten Aufgabenblock wurden die Versuchspersonen instruiert, dieselben acht audiovisuell dargebotenen Reize in Abhängigkeit ihres räumlichen Ursprunges (kongruent oder inkongruent) zu beurteilen, ohne auf die zeitliche Komponente zu achten. Insgesamt beinhaltete dieses Experiment sechzehn verschiedene Bedingungen mit insgesamt acht audiovisuell dargebotenen Stimuluspaaren, welche sich nur hinsichtlich der räumlich

bzw. zeitlich bedingten Aufgabeninstruktion unterschieden (Abbildung 7C). Vor der Bildakquise wurden alle Bedingungen entsprechend ihrer zeitlichen und räumlichen Aufgabenstellung in jeweils zwei Übungsdurchgängen von allen Versuchspersonen bearbeitet. Alle Probanden benutzten hierfür einen MR-tauglichen Taster (linke und rechte Hand war über die gesamten Versuchspersonen hinweg ausbalanciert) wobei die erste Taste einen subjektiv als kongruent empfundenen Reiz und die zweite Taste einen subjektiv als inkongruent empfundenen Reiz entsprach. Alle Stimuli wurden mit Hilfe von Presentation 9.11 (Neurobehavioral Systems Inc., Kalifornien, USA) dargeboten. Die Reihenfolge der Aufgabenstellung bzw. die Stimulusabfolge wurde mit MATLAB 7.1 randomisiert. Um weiterhin eine zu starke Überlappung der BOLD-Antworten zu verhindern, haben wir mit Hilfe eines speziellen Schätzalgorithmus (Hinrichs et. al 2000) entsprechend Nullereignisse in die Stimulusdarbietung eingestreut, um den Interstimulusintervall poisson-verteilt zu optimieren (Spanne: 1300-6700 ms, Mittelwert: 3100 ms).

Details des Versuchsablaufs:	
Art der Methode:	fMRT
Versuchspersonen:	18 Probanden
Durchgänge:	10
Wiederholungen pro Bedingung/Run:	15
Interstimulusintervall:	Mittelwert: 3100 ms
Bedingungen:	8 ($A_L V_L$, $A_R V_R$, $A_L V_R$, $A_R V_L$ syn/asyn)
Aufgabe:	Block 1.räumliches Zuordnen Block 2.zeitliches Zuordnen
Dauer:	1,5 Stunden

3.1.3.3 fMRI Messungen

Die Untersuchungen wurden an einem 3.0 T Siemens TRIO-Tomographen, in der Klinik für Neurologie Magdeburg, durchgeführt. Von jeder Versuchsperson wurde mit einer 8-Kanal-Ganzkopfspule (Siemens, Erlangen, Germany) initial eine konventionelle hochauflösende Strukturbildgebung aufgenommen, gefolgt von funktionellen Aufnahmen bestehend aus 100 sequentiellen T2*-gewichteten ‚Echoplanar Images‘ (EPis) (TR 2000 ms plus 2000 ms Pause, TE 30 ms, Kippwinkel 80°, Auflösung 128 x 104 x 24 bei 2 x 2 x 3,6 mm). Als Folge der besseren räumlichen Auflösung in den Einzelschichten konnten bei vorgegebener TR von 2

Sekunden nur Teilvolumen (24 Schichten, AC-PC Ausrichtung, in aufsteigender Reihenfolge, siehe Abbildung 8) mit einem entsprechenden BOLD-sensitivem Kontrast gemessen werden. Für die anatomische Lokalisierung, wurde ein T1*-gewichtetes Volumen (räumliche Auflösung: 1 x 1 x 1 mm, 157 x 189 x 136 Schichten) aufgenommen (TR: 2500 ms, TE: 4,77, Kippwinkel: 7°). Die Präsentation der audiovisuellen Reize erfolgte in Ruheperioden (2000 ms) zwischen den einzelnen Scans (2000 ms), damit die auditorischen Darbietungen nicht mit den Scannergeräuschen interferieren (Bonath, et al. 2007; Noesselt, et al. 2007).

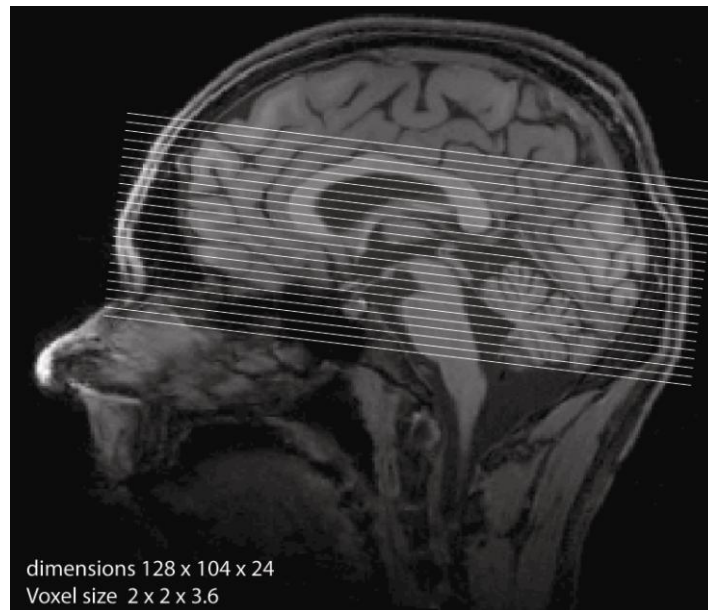


Abbildung 8: Schichtlage dargestellt ist die Lage der 24 verwendeten Schichten

3.1.3.4 statistische Auswertung

Für jede der insgesamt 16 definierten Bedingungen, mit jeweils 8 Bedingungen für den räumlichen- bzw. zeitlichen Aufgabenblock (V_{RAR} asyn, V_{LAL} asyn, V_{LAR} asyn, V_{RAL} asyn, V_{RAR} syn, V_{LAL} syn, V_{LAR} syn, V_{RAL} syn), wurden nach der Erstellung des Modells für jede Versuchsperson die Parametergewichte (betas) mit SPM5 für jeden Voxel bestimmt. Während der individuellen Analyse wurden Betagewichte für alle 16 Bedingungen jeder Versuchsperson geschätzt. Die Beta-Gewichte stellen, relativ zu dem Sitzungsmittelwert, die Änderung des BOLD-Signals für einzelne Voxel dar. Zusätzlich wurden Kontrastbilder erstellt, welche aus der Differenz zwischen den acht zeitlichen- und den acht räumlichen Bedingungen entstanden sind.

Die resultierenden Kontrastbilder aus der Differenz zwischen den Bedingungen räumliche versus zeitliche Aufgabe (siehe Fragestellung Kapitel 3.2), wurden für eine Gruppenanalyse (random-effects-Analyse) auf zweiter Ebene genutzt. Die Schwellen für die parametrischen Karten der T-Statistiken für jeden Voxel wurden bei 0,001 und $k > 20$ Voxel gesetzt.

3.1.4 Ergebnisse

3.1.4.1 Verhaltensdaten

Für die Auswertung dieser Studie wurde eine vier-faktorielle Varianzanalyse ($2 \times 2 \times 2 \times 2$ Design) mit den Faktoren ‚Aufgabe‘ (räumliche versus zeitliche Aufgabenstellung), ‚zeitliche Kongruenz‘ (synchron versus asynchron), ‚räumliche Kongruenz‘ (kongruent versus inkongruent) und ‚Tonrichtung‘ (links versus rechts) kalkuliert. Die Versuchspersonen klassifizierten die zeitlichen Bedingungen in durchschnittlich 90,8% und die räumlichen Bedingungen in durchschnittlich 87 % korrekt. Es konnte somit kein signifikanter Haupteffekt für den Faktor ‚Aufgabe‘ gefunden werden [$F(1,17) = 1.27$ $p = 0.275$]. Ein signifikanter Interaktionseffekt wurde zwischen den Faktoren ‚Aufgabe‘ und ‚zeitliche Kongruenz‘ [$F(1,17) = 12.6$ $p < 0.002$] gefunden. Diesbezüglich war es so, dass Versuchspersonen die zeitliche Aufgabe synchron angeordneter Reize öfter richtig beurteilten (96,5 %), als asynchrone Reize (85,5 %). Im Vergleich dazu zeigte sich während der räumlichen Aufgabenfokussierung bei synchroner (85,8 % korrekte Antworten) bzw. asynchroner Reizpräsentation (88,2 % korrekte Antworten) kein signifikanter Unterschied. Bei der signifikanten Interaktion zwischen den Faktoren ‚Aufgabe‘ und ‚räumliche Kongruenz‘ [$F(1,17) = 7.3$ $p < 0.015$] war es so, dass die korrekte Beurteilung jener audiovisuell präsentierter Reize bei der räumlichen Aufgabe für kongruent angeordnete Stimuli besser war (90,6 %) als bei räumlich inkongruent angeordneten Stimuli (83,4 %), wohingegen bei der zeitlichen Aufgabe die Exaktheit bei kongruent angeordneten Stimuli (91 %) und inkongruent angeordneten Stimuli (90,5 %) ähnlich präzise war (siehe Abbildung 9).

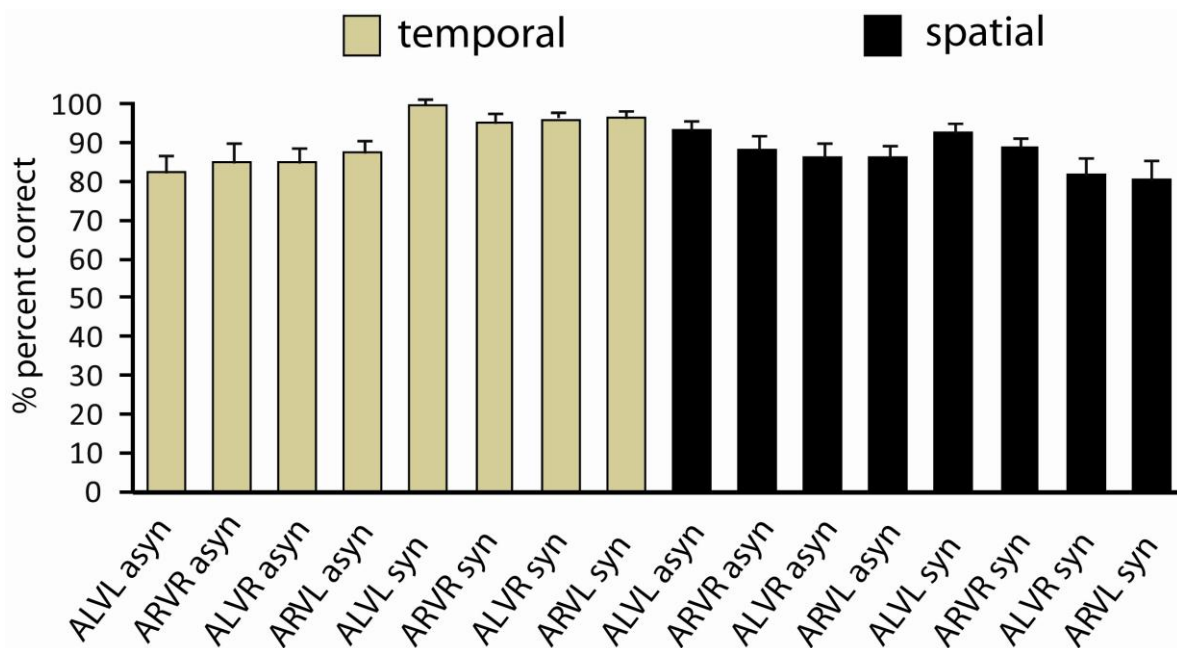


Abbildung 9: Verhaltensdaten Experiment 1. abgetragen sind die korrekten Antworten aller 8 Bedingungen der Zeitaufgabe (gelb) bzw. aller 8 Bedingungen der Raumaufgabe (schwarz)

Post-Hoc durchgeführte T-Tests zeigten, dass die korrekte Beurteilung während der räumlichen Aufgabe für inkongruente Stimuli im Vergleich zu kongruenten Stimuli signifikant kleiner war [$T(1.17) = 2.8$ $p < 0.01$]. Ein weiterer Post-Hoc durchgeführter T-Test ließ einen signifikanten Trend erkennen [$T(1.17) = 1.9$ $p < 0.08$], weil die Versuchspersonen während der räumlich fokussierten Aufgabe die inkongruent präsentierten Reize weniger korrekt beurteilen konnten als jene Reize bei der zeitlich fokussierten Aufgabe.

Bezüglich der Reaktionszeiten konnten signifikante Unterschiede hinsichtlich der Aufgabenfokussierung gefunden werden. Wenn die Probanden die Bedingungen V_{RAR} asyn, V_{LAL} asyn, V_{LAR} asyn, V_{RAL} asyn, V_{RAR} syn, V_{LAL} syn, V_{LAR} syn und V_{RAL} syn unter der Voraussetzung bearbeiteten, nur die räumlichen Eigenschaften zu fokussieren waren sie signifikant langsamer (770 ms), als wenn die selben Stimuli unter der Voraussetzung bearbeitet wurden nur die zeitlichen Charakteristika (603 ms) zu beurteilen [$T(1.17) T = -6.1$ $p < 0.001$]. Eine ähnlich große Differenz entstand bei korrekt bearbeiteten Aufgaben von synchron präsentierten Stimuluspaaren (763 ms) und asynchron präsentierten Stimuluspaaren (610 ms) unabhängig von der Art der Aufgabe [$T(1.17) T = -18$ $p < 0.001$]. Dagegen fiel der RT-Unterschied der korrekt bearbeiteten Aufgaben (unabhängig ob die Aufgabe räumlich- oder zeitlich bearbeitet wurde) weitaus geringer aus, wenn die audiovisuellen Reize räumlich inkongruent (865 ms) bzw. räumlich kongruent präsentiert wurden (806 ms) [$T(1.17) T = 5.9$ $p < 0.001$].

3.1.4.2 fMRT-Daten

3.1.4.2.1 Experimentelle Kontraste

Entsprechend der Eingangshypothese, welche besagt, dass die neuronalen Korrelate der räumlichen- und zeitlichen Aufgabenstellung im Thalamus variieren (Arend et. al 2008), wurde die Aktivierungskarte des zuvor geschätzten Gruppenmodells, bezüglich seiner thalamischen BOLD-Antworten, inspiziert. Die Schwellen für die parametrischen Karten dieser F-Statistiken liegen für jeden Voxel bei 0,000001 und $k > 20$ Voxel. Hier konnten eindeutig bilaterale thalamische posteriore und zentrale Aktivierungskluster identifiziert werden. Mit Hilfe des Programms MARSBAR 0.42 wurden die gemittelten Beta-Gewichte der BOLD Modulationen für die zentralen Kluster und die posterioren Kluster über alle Probanden und Bedingungen (V_{RA_R} asyn, V_{LA_L} asyn, V_{LA_R} asyn, V_{RA_L} asyn, V_{RA_R} syn, V_{LA_L} syn, V_{LA_R} syn, V_{RA_L} syn) einmal für die räumlichen- und für die zeitlichen Aufgaben extrahiert und mit einer zweifaktoriellen repeated-measures-ANOVA mit den Faktoren ‚Aufgabe‘ (räumlich versus zeitlich) und ‚thalamische Region‘ (posterior versus zentral) ausgewertet. Die Analyse des Faktors ‚Aufgabe‘ brachte einen signifikanten Haupteffekt hervor [$F(1,17) = 6,68$ $P < 0,02$], ebenso wie für den Faktor ‚thalamische Region‘ [$F(1,17) = 11,4$ $P < 0,004$]. Die Interaktion beider Faktoren brachte einen sehr stark signifikanten Effekt [$F(1,17) = 60,28$ $P < 0,001$] hervor. Post-Hoc T-Tests (siehe Abbildung 10) zeigten, dass alle zeitlichen Bedingungen höhere BOLD-Effekte im posterioren Kluster des Thalamus aufwiesen, als die räumlich bearbeiteten Bedingungen. Das genaue Gegenteil trat im zentralen Kluster auf. Hier riefen die Bedingungen der räumlich Aufgabe einen signifikant größeren Effekt hervor (alle p 's $< 0,001$). Im Folgenden werden deshalb alle Bedingungen (V_{RA_R} asyn, V_{LA_L} asyn, V_{LA_R} asyn, V_{RA_L} asyn, V_{RA_R} syn, V_{LA_L} syn, V_{LA_R} syn, V_{RA_L} syn) mit einem räumlichen Aufgabenfokus kollabiert und gegen jene kollabierten Bedingungen mit einem zeitlichen Aufgabenfokus getestet (räumlich $>$ zeitlich und zeitlich $>$ räumlich). Dazu wurden die jeweiligen Kontrastergebnisse der Einzelprobanden in einem T-Test auf ihre Populationssignifikanz überprüft.

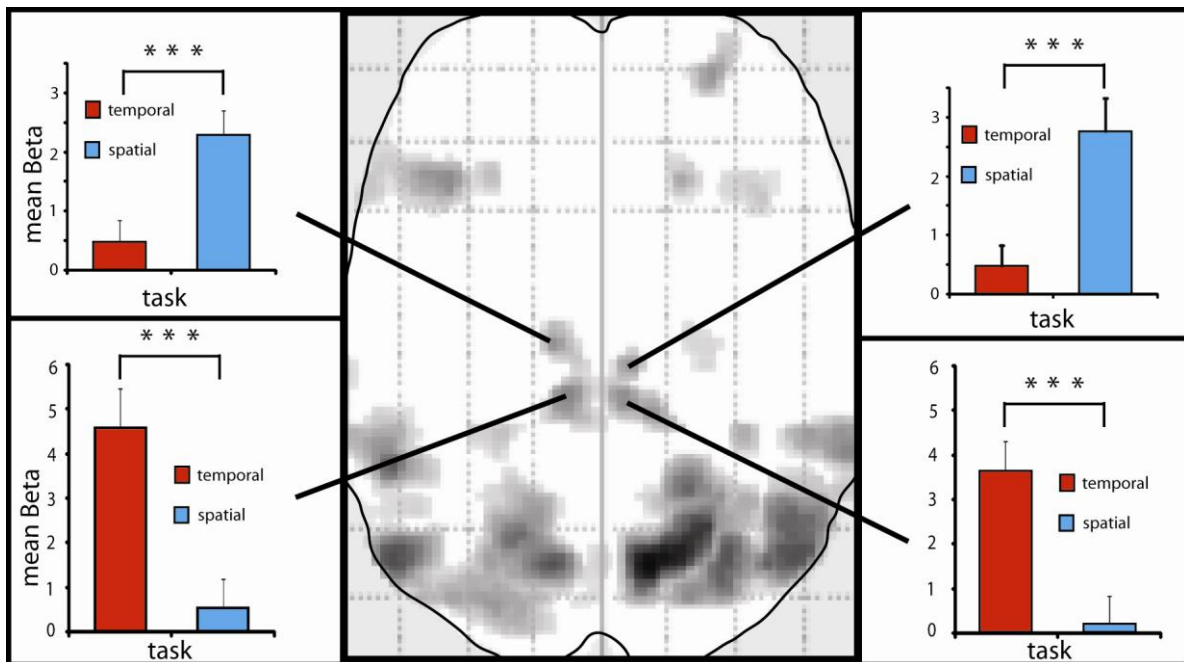


Abbildung 10: Aktivierungskarte der Effekte abgebildet ist die Aktivierungskarte des sogenannten ‚Effects of Interest‘ (EOI). Die Schwellen für die parametrischen Karten der F-Statistiken für jeden Voxel wurden bei 0,000001 und $k > 20$ Voxel gesetzt. Die abgetragenen Koordinaten stellen die lokalen Maxima der vier thalamischen Cluster dar. Im unteren Bereich sind die Ergebnisse der post-hoc durchgeführten t-Tests aufgeführt, welche unter Berücksichtigung der Aufgabe (zeitliche- versus räumliche Aufgabe) und der posterioren- und zentralen ROIs (Klustermittelwerte der einzelnen ROIs aller voxelspezifischen betas) berechnet worden.

3.1.4.2.1.1 Räumlich versus Zeitlich

Die Gruppenanalyse dieses Kontrastes (t-Test) identifiziert jene Areale, welche mit einer erhöhten BOLD-Antwort aller räumlichen- relativ zu allen zeitlichen Bedingungen einhergingen. Hierbei konnten rechtshemispherische Aktivierungen im Gyrus Angularis, im Gyrus Supramarginalis bzw. Sulcus parieto-okzipitalis gefunden werden. Zusätzlich traten bilaterale zentrale thalamische Aktivierungen auf (Abbildung 11 und Anhang Tab.5b).

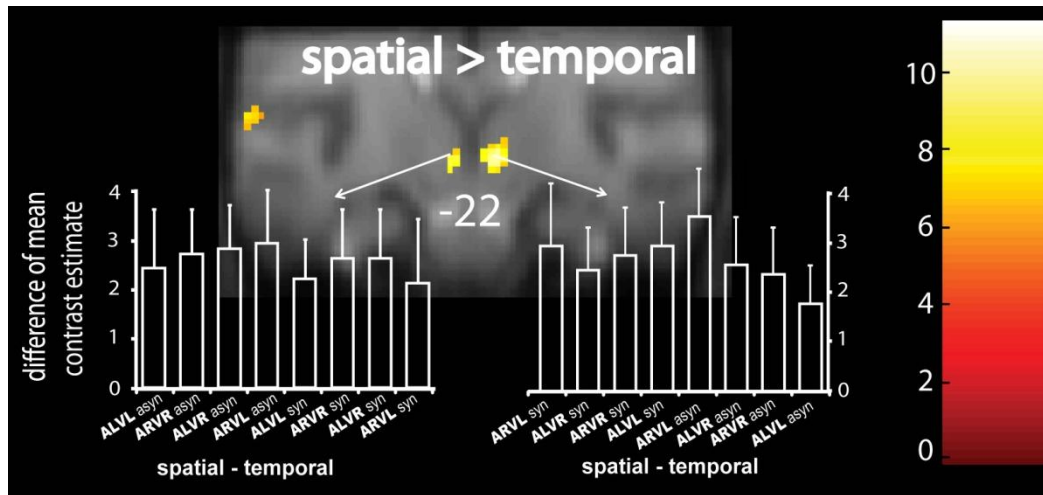


Abbildung 11: fMRT Gruppenresultat 1: Gezeigt werden die neuronalen Korrelate der Verarbeitungsunterschiede zwischen allen 8 Bedingungen, welche räumlich bearbeitet wurden versus allen 8 Bedingungen, die zeitlich bearbeitet wurden. Zwischen den Hirnschnitten sind die Differenzen der geschätzten BOLD – Antworten der einzelnen Bedingungen (räumlich versus zeitlich), abgetragen ($p < 0,001$; $k > 20$).

3.1.4.2.1.2 Zeitlich versus Räumlich

Die modulierten Areale für alle zeitlich fokussierten Bedingungen zeigen im gruppenanalytischen Vergleich (t-Test) bilaterale Aktivität im Hippocampus und im posterioren Thalamus sowie eine rechtshemiphereische Aktivität im Nucleus Caudatus (Abbildung 12 und Tab.5a). Die für diesen Kontrast deutlich erhöhte BOLD Antwort des posterioren thalamischen Bereichs kann dem Kernbereich des Pulvinar zugeschrieben werden.

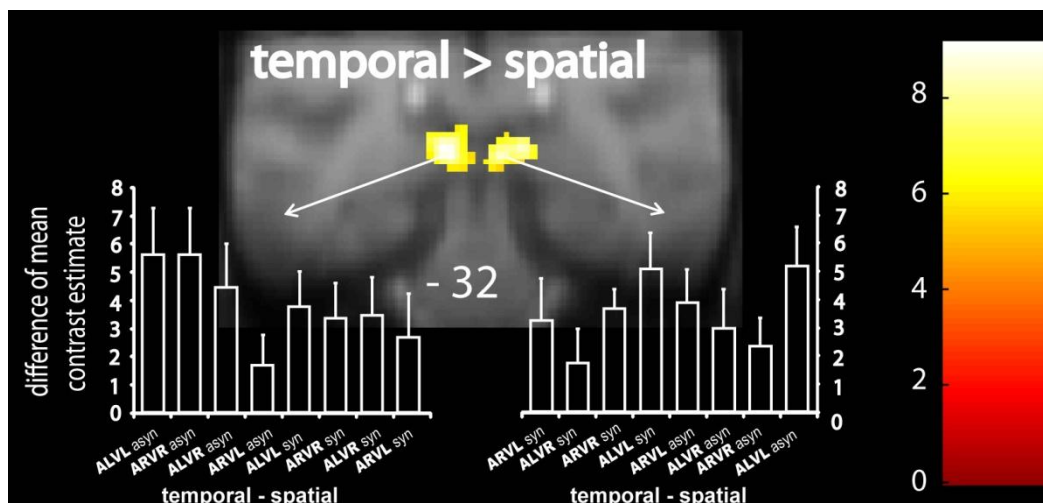


Abbildung 12: fMRT Gruppenresultat 2: gezeigt werden die neuronalen Korrelate der Verarbeitungsunterschiede zwischen allen 8 Bedingungen, welche räumlich bearbeitet wurden versus allen 8 Bedingungen, die zeitlich bearbeitet wurden. Zwischen den Hirnschnitten sind die Differenzen der geschätzten BOLD – Antworten der einzelnen Bedingungen (zeitlich versus räumlich) abgetragen ($p < 0,001$; $k > 20$).

3.1.4.2.1.3 Einzelprobandennachweis

Darüber hinaus bestätigten vier repräsentative Versuchspersonen die Ergebnisse der Gruppenanalyse. Während die zeitliche Aufgabe signifikant höhere BOLD-Signale im posterioren Thalamus hervorrief, zeigten die einzelnen Versuchspersonen beim Vergleich räumliche versus zeitliche Aufgabe signifikant erhöhte BOLD Antworten im zentralen Thalamus (Abbildung 13).

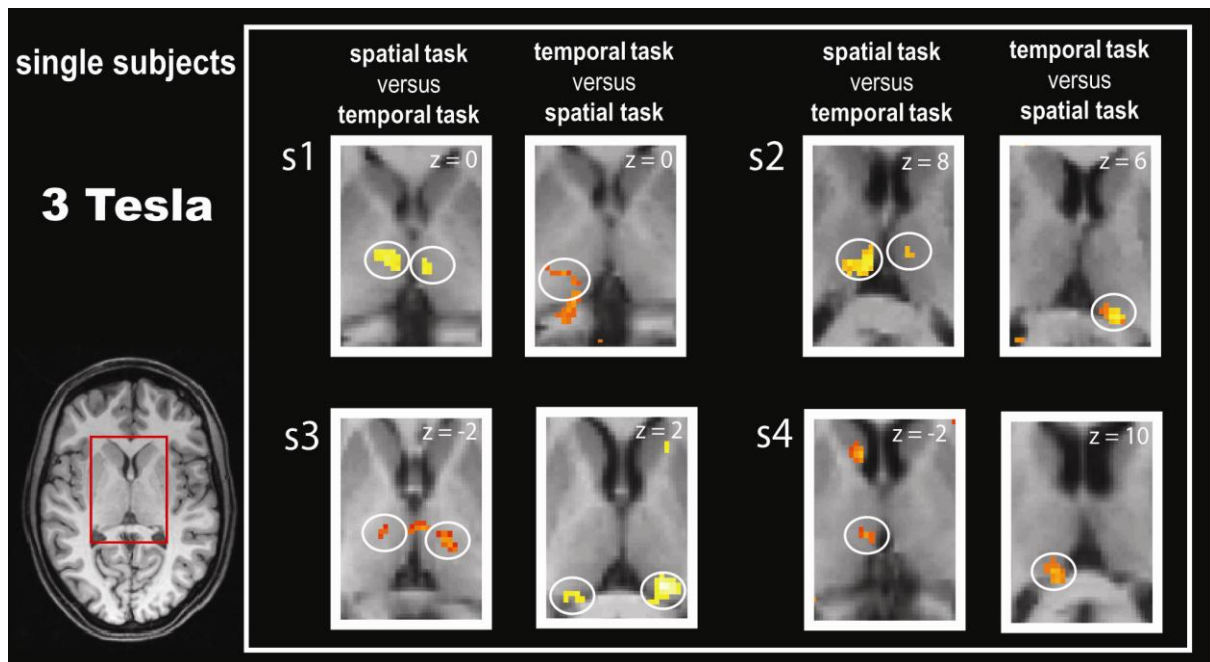


Abbildung 13: fMRT Resultate von 4 Einzelprobanden: gezeigt werden die neuronalen Korrelate der Verarbeitungsunterschiede zwischen allen 8 Bedingungen, welche räumlich bearbeitet wurden versus allen 8 Bedingungen, die zeitlich bearbeitet wurden ($p < 0,05$).

3.1.4.2.2 Region of Interest (ROI-) Analyse

Aus der EOI Aktivierungskarte wurden die Beta-Gewichte aller 16 Bedingungen aus dem lokalen Maxima der posterioren und zentralen thalamischen Kluster jeweils für die linke- sowie für die rechte Hemisphäre extrahiert. Die Beta-Gewichte der 16 vorhandenen Bedingungen wurden entsprechend des hochsignifikanten Haupteffektes des in Kapitel 3.4.2.1 beschriebenen Faktors ‚Aufgabe‘ (räumlich versus zeitlich bzw. zeitlich versus räumlich mit $[F(1,17) = 60,28 \text{ } P < 0,001]$) voneinander subtrahiert (separat für die linke- und rechte Hemisphere für den jeweils zentralen bzw. posterioren Cluster). Mit anderen Worten, die acht Bedingungen ($V_{RAR} \text{ asyn}$, $V_{LAL} \text{ asyn}$, $V_{LAR} \text{ asyn}$, $V_{RAL} \text{ asyn}$, $V_{RAR} \text{ syn}$, $V_{LAL} \text{ syn}$, $V_{LAR} \text{ syn}$, $V_{RAL} \text{ syn}$), welche eine Änderung des BOLD-Signals entsprechend der räumlichen Aufgabe hervorgerufen haben, wurden von jenen physikalisch gleichen audiovisuellen

Stimuluskombinationen subtrahiert, die eine Änderung des BOLD-Signals entsprechend der zeitlich bearbeiteten Aufgabe hervorgerufen haben. Somit gibt es vier einzelne Datensätze mit jeweils acht Bedingungen. Im Einzelnen enthalten sie die subtrahierten Beta-Gewichte der lokalen Maxima aus den acht räumlichen- und acht zeitlichen Bedingungen der beiden zentralen- sowie posterioren Thalamusklastern (jeweils für die linke- und rechte Hemisphäre). Mit jedem der vier Datensätze wurde eine 2 x 2 x 2 faktorielle Varianzanalyse mit Messwiederholung mit den Faktoren ‚zeitliche Kongruenz‘ (synchron versus asynchron), ‚räumliche Kongruenz‘ (kongruent versus inkongruent) und ‚Tonrichtung‘ (links versus rechts) durchgeführt.

3.1.4.2.2.1 Posteriorer Thalamus

In Abbildung 12 sind die Beta-Gewichte dargestellt, die sich aus der Differenz zwischen den zeitlich und den räumlich fokussierten Bedingungen ergeben. Mittels Varianzanalyse des lokalen Maxima des linkshemispherischen Klusters ($x = -8$, $y = -30$, $z = 4$) konnte für die bedingungsassoziierten Beta-Gewichte der Faktoren ‚zeitliche Kongruenz‘ (synchron versus asynchron), ‚räumliche Kongruenz‘ (kongruent versus inkongruent) und ‚Tonrichtung‘ (links versus rechts) keine Haupt- und Interaktionseffekte gefunden werden. Die varianzanalytische Untersuchung des rechtshemispherischen lokalen Maximums ($x = 12$, $y = -30$, $z = 2$) ergab nur einen Interaktionseffekt für die Faktoren ‚Tonrichtung‘ x ‚räumliche Kongruenz‘ [$F(1.17) = 4.7$ $p < 0.05$].

3.1.4.2.2.2 zentraler Thalamus

In Abbildung 11 sind jene Beta-Gewichte abgetragen, welche sich aus der Differenz zwischen räumlich - und zeitlich fokussierten Bedingungen ergeben. Die entsprechende Varianzanalyse des lokalen Maximums für den linkshemispherischen zentralen Cluster ($x = -12$, $y = -16$, $z = -6$) zeigte bis auf marginal signifikante Interaktionseffekte für ‚zeitliche Kongruenz‘ x ‚räumliche Kongruenz‘ [$F(1.17) F = 3.8$ $p < 0.07$] und die ebenfalls nur marginal signifikante Trippelinteraktion ‚zeitliche Kongruenz‘ x ‚räumliche Kongruenz‘ x ‚Tonrichtung‘ [$F(1.17) F = 4.0$ $p < 0.06$] keine weiteren Effekte. Für das lokale Maximum des rechtshemispherischen Klusters ($x = 8$, $y = -22$, $z = -4$) konnten für die entsprechenden Faktoren weder Haupt- noch Interaktionseffekte festgestellt werden.

3.1.5 Diskussion

In Experiment 1 sollte getestet werden, ob sich audiovisuell präsentierte Reize bezüglich ihrer neuronalen Modulation innerhalb thalamischer Regionen unterscheiden, wenn bei physikalisch gleichen audiovisuellen Reizkombinationen, nur die Aufgabenstellung entweder räumlich- oder zeitlich fokussiert war.

3.1.5.1 Verhaltensdaten

Für die in der vorgestellten Studie genutzten auditorischen und visuellen Reize wurden in Anlehnung an die Ergebnisse der Studie von Slutzky und Recanzone (Slutzky and Recanzone 2001) große zeitliche (gap: 300 ms) und räumliche Abstände (Sehwinkel: 50°) gewählt, um räumliche und zeitliche audiovisuelle Wahrnehmungssillusionen weitestgehend auszuschließen (Bertelson and Radeau 1981; Slutzky and Recanzone 2001; Spence, et al. 2001; Zampini, et al. 2005). Die Probanden mussten die audiovisuell dargebotenen Stimuli einmal bezüglich ihrer zeitlichen Relationen beurteilen (synchron versus asynchron), ohne auf die räumlichen Eigenschaften zu achten, und die gleichen Stimuluskombinationen entsprechend des räumlichen Ursprungs (kongruent versus inkongruent) beurteilen, ohne auf die zeitlichen Abstände zu achten. Hierbei konnte für die Faktoren ‚Aufgabe‘ und ‚räumliche Kongruenz‘ ein Interaktionseffekt gezeigt werden. Die Versuchspersonen haben bei der räumlichen Aufgabenbearbeitung inkongruent präsentierte Reize mehr Fehler gemacht, als bei kongruent präsentierte Reizen. Für die zeitliche Aufgabenfokussierung unterschieden sich jene Bedingungen bezüglich der korrekten Antworten jedoch nicht. Das genaue Gegenteil zeigte der Interaktionseffekt der Faktoren ‚Aufgabe‘ und ‚zeitliche Kongruenz‘. Beim Beurteilen der audiovisuell präsentierte Reize bezüglich ihrer Zeitlichkeit, hatten die Probanden größere Probleme asynchron präsentierte Stimuli korrekt zu bewerten als ihre synchronen Stimuluskombinationen, wobei es beim räumlichen Beurteilen für synchrone- bzw. asynchrone Stimuluskombinationen kaum Unterschiede gab. Die hier dargestellten Interaktionseffekte zeigen, dass die aufgabenspezifische räumliche Orientierung mehr fehlerhafte Perzepte bei räumlich inkongruent präsentierte Stimuluskombinationen hervorrief, beziehungsweise bei entsprechender zeitlicher Aufgabenbearbeitung mehr fehlerhafte Perzepte durch zeitlich inkongruent präsentierte Stimuluskombinationen entstanden. Eine mögliche Ursache für die fehlerhaften Perzepte bei räumlich- und zeitlich inkongruenten Bedingungen, könnte auf einen Anstieg von Illusionsperzepten zurückzuführen sein.

Auf Grund der nichtvorhandenen Verhaltensunterschiede zwischen den räumlichen- und zeitlichen Aufgaben, können die gefundenen Kontrastunterschiede nicht auf die neuronalen Unterschiede der Aufgabenschwierigkeit zurückgeführt werden. Einzig die signifikanten Unterschiede zwischen den Reaktionszeiten der räumlich- und zeitlich bearbeiteten Aufgaben könnten ein zusätzliches Erklärungsmodell für jene hämodynamische Antworten im Thalamus bieten. Um auszuschließen, dass die aufgabenspezifischen Aktivierungsunterschiede im Thalamus auf den bestehenden Reaktionszeitunterschied zurückzuführen sind, wurde die BOLD Aktivierung des Kontrastes ‚räumliche Aufgabe versus zeitliche Aufgabe‘ und der Kontrast ‚synchrone Stimulation versus asynchrone Stimulation‘ betrachtet, da für beide Kontraste ähnlich hohe Reaktionszeitdifferenzen auftraten [synchrone Stimulation versus asynchrone Stimulation (153 ms) und räumliche Aufgabe versus zeitliche Aufgabe (167 ms)]. Wenn also die thalamischen Modulationen nur Verarbeitungsgeschwindigkeit reflektieren, so sollte ein vergleichbares Aktivierungsmuster auch für den Vergleich synchron versus asynchron zu finden sein. In diesem Zusammenhang brachte auch der Kontrast ‚räumliche Inkongruenz versus räumliche Kongruenz‘ keine entsprechenden Thalamusaktivierungen (Anhang Abbildung 1). Dieser Kontrast legt nahe, dass auf Grund von fehlender neuronaler Aktivität im Thalamus die gefundenen Aktivierungen im Thalamus nicht auf Grund von Reaktionszeitunterschieden zwischen räumlich- und zeitlich bearbeiteten Aufgaben zustande kommen.

Die bestehenden RT-Unterschiede zwischen räumlich- und zeitlich bearbeiteten audiovisuellen Reizkombinationen entstehen durch verschiedene Verarbeitungssysteme, was auch kürzlich veröffentlichte Verhaltens- (Arend, et al. 2008; MacKay and Juola 2007), elektrophysiologische- (Doherty, et al. 2005; Griffin, et al. 2002) und bildgebenden Studien (Coull and Nobre 1998; Lux, et al. 2003) nahelegen. In einem EKP Experiment (Griffin, et al. 2002) mussten die Versuchspersonen beispielsweise aufmerksamkeitsbezogene Orientierungsaufgaben durchführen, wobei für räumliche- und zeitliche Orientierungsaufgaben identische visuelle Stimuli genutzt wurden. Die Versuchspersonen wurden via Hinweisreiz darauf vorbereitet, entweder auf ein bestimmtes Zeitintervall (600 oder 1200 ms) oder eine bestimmte Richtung (rechtes oder linkes Hemifeld) zu achten. Die Autoren berichteten, dass die räumliche- und zeitliche Aufmerksamkeit unterschiedliche EKP-modulationen bei der Stimulusverarbeitung hervorrief. Die räumlich assoziierte Aufmerksamkeit beeinflusste die EKP-Amplitude früher visueller Komponenten, wobei die Modulation visueller Komponenten während der zeitlich assoziierten Aufmerksamkeitsaufgabe später auftrat. Außerdem betrafen die Modulationen bei zeitlicher

Aufmerksamkeit zusätzlich Entscheidungs- oder reaktionsassoziierten Potentiale. In einer ähnlichen Studie konnten Coull und Nobre (Coull and Nobre 1998) mittels PET und fMRT zeigen, dass räumliche- und zeitliche visuelle Aufmerksamkeitsprozesse zwei voneinander unabhängig arbeitende neuronale Systeme darstellen. In dieser Studie mussten die Probanden ähnlich der oben beschriebenen EKP Studie (Griffin, et al. 2002) mit Hilfe spezifischer Hinweisreize entweder zeitliche Intervalle (300 ms oder 1500 ms), räumliche Lokationen (linkes Hemifeld versus rechtes Hemifeld) oder beide Eigenschaften zusammen attendieren und einen entsprechenden Zielreiz finden. Die Autoren fanden partielle Überlappungen zwischen neuronalen Systemen, welche in der Verarbeitung räumlicher- versus zeitliche Orientierung aufmerksamkeitsbezogener Aufgaben involviert waren. Beide Aufgaben gemeinsam zeigten vor allem frontale-, parietale-, visuelle- und thalamische Aktivierungen. Zusätzlich zeigten sich hemispherische Asymetrien für räumlich- und zeitlich gerichtete Aufmerksamkeit. Hierbei konnten BOLD-Antworten im linken Sulcus Intraparietalis (IPS) bzw. der prämotorischen inferiorlateralen Region der zeitlich orientierten Aufmerksamkeit zugeordnet werden. Dagegen rief räumlich assoziierte Aufmerksamkeitsorientierung eher rechtshemisphärische Aktivität im IPS und im Lobus intraparietalis (IPL) hervor. Gleichfalls scheint das Cerebellum an räumlicher- sowie zeitlicher Aufmerksamkeitsverarbeitung beteiligt zu sein.

Zusätzlich beschrieben die Autoren, wie in der hier vorliegenden Studie, signifikant schnellere Reaktionszeiten für zeitlich bearbeitete Aufgaben versus räumlich bearbeitete Aufgaben. Ebenfalls schnellere Reaktionszeiten berichteten Lux et al. (Lux, et al. 2003) in einer fMRT-Studie, wenn Versuchspersonen visuell präsentierte Reize zeitlich beachten sollten (synchron versus asynchron) relativ zur räumlichen Orientierungsaufgabe (räumliche Übereinstimmung). Dagegen konnten zwei weitere Studien keine signifikanten Unterschiede zwischen räumlich- und zeitlich bearbeiteten Aufgaben visuell präsentierte Reize finden (Doherty, et al. 2005; Griffin, et al. 2002). Eine mögliche Ursache hierfür könnten die unterschiedlichen Aufgabentypen bzw. in der Unterschiedlichkeit der Instruktionshinweise liegen.

3.1.5.2 fMRT-Daten

Das hier aufgeführte Experiment untersucht in Anlehnung an eine kürzlich veröffentlichte Studie (Arend, et al. 2008), ob der räumliche- bzw. zeitliche Charakter audiovisueller Reize neuronal dissoziierbare Aktivität in subkortikalen und hier vor allem in thalamischen Kernbereichen hervorruft. Eine bildgebende Studie (Coull and Nobre 1998) konnte ebenfalls starke bilaterale Thalamusaktivierungen für zwei unterschiedliche neuronale Systeme zeigen, die zum einen mit räumlicher Aufmerksamkeitslenkung (linkes Hemifeld versus rechtes Hemifeld) und der zeitlichen Aufmerksamkeitsorientierung (kurzes- versus langes Zeitintervall) zusammenhängen. Ein möglicher Erklärungsansatz für die fehlende intrathalamische Dissoziierbarkeit (zentraler Thalamus versus posteriorer Thalamus) von zeitlich- und räumlich bedingten BOLD-Modulationen, könnte zum einen der gewählte Versuchsaufbau mit einhergehender Aufgabenunterschiedlichkeit hier vorgelegten Experiment, aber auch der gewählte fMRT-Analyseansatz (Block-Design) sein.

Das Hauptproblem dieser Studie ist, dass sie nicht zwischen hinweisreizbezogener und zielreizverarbeitungsbezogener Signaländerung unterscheiden kann. Eine weitere Erklärung könnte die schlechte räumliche Auflösung der einzelnen Voxel sein, welche keine genauen Unterscheidungen zwischen der räumlich- und zeitlich bearbeiteten Aufgabe innerhalb des Thalamus erlaubt. Eine zu diesem Thema veröffentlichte Studie (Bender and Youakim 2001) konnte zeigen, dass die Aktivierungsdetektion im Pulvinar via PET und fMRT besonders schwierig erscheint, weil dessen Neurone während einer Fixationsaufgaben eine sogenannte push-pull Modulation zur Folge haben, die einerseits stimulus- bzw. aufgabenbezogene Aktivität aber andererseits auch entsprechende suppressive Eigenschaften im dorsomedialen Part des lateralen Pulvinars aufweisen. Für die bessere räumliche Auflösung subkortikaler Areale wurden in der vorliegenden Studie Schichten mit höherer Auflösung gewählt. Außerdem wurden mit Hilfe von ROI-Analysen einzelne kleine Bereiche im Thalamus in Abhängigkeit der aufgabenassoziierten BOLD-Modulationen miteinander verglichen. Beim Vergleich aller korrekt beurteilten Stimuluskombinationen der räumlich bearbeiteten Bedingungen mit allen zeitlich bearbeiteten Bedingungen, konnten BOLD-Modulationen in zentralen Thalamuskernen beobachtet werden. Im Gegensatz dazu führen die Bedingungen mit einem zeitlichen Fokus vornehmlich zu einer erhöhten BOLD-Antwort in posterioren Thalamuskernen (Pulvinar). In bisherigen Arbeiten ist vor allem das neuronale Netzwerk der räumlichen Aufmerksamkeit bei visueller Stimuluspräsentation sehr intensiv beschrieben worden (Corbetta and Shulman 2002; Shipp 2004). Die neuronale Verarbeitung räumlicher

Aufmerksamkeitsaspekte scheint außerdem mit einem modalitätsunabhängigen- und somit supramodalen Verarbeitungsmechanismus zusammenzuhängen, welcher für die auditorische und die visuelle Stimulusverarbeitung ein identisches Netzwerk in parietalen-, temporalen- und frontalen Bereichen verwendet (Krumbholz, et al. 2009). Dagegen ist das neuronale Substrat der zeitlich orientierten Aufmerksamkeitsverarbeitung bisher noch sehr wenig erforscht (Coull and Nobre 2008; Coull, et al. 2000; Coull and Nobre 1998; Doherty, et al. 2005; Griffin, et al. 2002; Leon and Shadlen 2003; Lux, et al. 2003). Obwohl Yeshurun et al. (Yeshurun and Levy 2003) zeigen konnten, dass räumliche Aufmerksamkeit nicht nur die räumliche Auflösung verbessert, sondern gleichzeitig die zeitliche Auflösung erhöht, geht die Mehrzahl der Studien davon aus, dass ähnlich der neuronalen Substrate der sogenannten „Was“ und „Wo“ Pfade in höheren visuellen- (Mishkin, et al. 1983) bzw. auditorischen Verarbeitungskaskaden (Rauschecker and Tian 2000), die zeitlichen- und räumlichen Aufmerksamkeitsaspekte neuronal unabhängig voneinander verarbeitet werden (Arend, et al. 2008; Coull and Nobre 1998; Doherty, et al. 2005; Griffin, et al. 2002; Lux, et al. 2003; MacKay and Juola 2007).

Das entsprechend neuronale Netzwerk kommuniziert Informationen sowohl über direkte kortiko-kortikale Verbindungen (Bizley, et al. 2007; Budinger, et al. 2006; Cappe and Barone 2005; Clemo, et al. 2008; Falchier, et al. 2002; Hall and Lomber 2008; Pandya 1995; Rockland and Ojima 2003; Ungerleider, et al. 2008) als auch über eine alternative „thalamische Verteilerstation“ (de la Mothe, et al. 2006; Fang, et al. 2006; Giguere and Goldman-Rakic 1988; Guandalini 2001; Hackett, et al. 2007; Mufson and Mesulam 1984; Naumer and van den Bosch 2009; Shook, et al. 1991; Sommer and Wurtz 2006; Tanaka 2005; Tanaka 2006; Tanibuchi and Goldman-Rakic 2003; Tanibuchi and Goldman-Rakic 2005; Wang and Shyu 2004; Watanabe and Funahashi 2004; Wyder, et al. 2003; Wyder, et al. 2004; Yeterian and Pandya 1989; Yeterian and Pandya 1991; Yeterian and Pandya 1997).

3.1.5.2.1 Posteriorer Thalamus

Bisherige Studien untersuchten den posterioren Thalamus hinsichtlich unimodaler visueller neuronaler Prozesse (Bender 1981; Benevento and Miller 1981; Petersen, et al. 1985) bzw. räumlich visueller Aufmerksamkeitsprozesse (Kastner, et al. 2004; LaBerge and Buchsbaum 1990; Petersen, et al. 1985; Robinson and Petersen 1992; Smith, et al. 2009). Beispielsweise konnten Kastner et al. (Kastner, et al. 2004) an Hand einer fMRT-Untersuchung zeigen, dass der posteriore Thalamus aktiviert war, wenn bei einer visuellen Zielreizdetektionsaufgabe der Vergleich von verdeckter Aufmerksamkeitslenkung (beachtet versus unbeachtet) durch zuvor

präsentierte Hinweisreize auf das rechte- bzw. linke visuelle Hemifeld stattfand. Die Autoren fanden keine Lateralitätsunterschiede im posterioren Thalamusbereich, welche auf entsprechend lateralisierte Repräsentationen deuten würden. Die Resultate wurden dahingehend interpretiert, dass Neurone im Pulvinar eher große visuelle rezeptive Felder besitzen und somit nicht retinotop organisiert (Bender 1981; Bender 1982; Petersen, et al. 1985; Smith, et al. 2009). Dagegen wurde diese Region nicht moduliert, wenn die visuellen Reize nur passiv beobachtet wurden. Im Gegensatz dazu postulierten Fischer und Whitney (Fischer and Whitney 2009), dass der anteriore Part des rechtshemispherischen Pulvinar, statt räumlicher visueller Aufmerksamkeitslenkung (Kastner, et al. 2004; LaBerge and Buchsbaum 1990; Petersen, et al. 1985; Robinson and Petersen 1992; Smith, et al. 2009), die Position visuell dargebotener Stimuli kodiert. Diesbezüglich könnten Teile der gefundenen BOLD-Aktivierungen der vorliegenden Studie die positionsbedingte Zuordnung audiovisuell präsentierter Stimuli repräsentieren.

Obwohl die Mehrzahl der Studien, die den posterioren Thalamus untersucht haben, visuelle Stimuli genutzt haben, gibt es neuropsychologische Studien an Läsionspatienten, die belegen, dass nicht nur visuelle- sondern auch auditorische Reize innerhalb des Pulvinar verarbeitet werden. Beispielsweise berichteten Wester et al. (Wester, et al. 2001), dass Läsionen im posterioren Bereich des Thalamus nicht nur mit Defiziten in der Verarbeitung komplexer auditorischer Stimuli, sondern auch mit Defiziten bei der räumlichen Zuordnung beachteter auditorischer Stimuli assoziiert ist. Weitere Evidenz für auditorische Verarbeitungsprozesse lieferten Hugdahl et al. (Hugdahl, et al. 1991), die bei einer Läsionsstudie (im posterioren Thalamus) einen auditorisch-attentionalen Neglekt beschrieben haben. Darüber hinaus konnte mit sogenannten Tracingstudien, in Affen gezeigt werden, dass es starke direkte Verbindungen zwischen auditorischen Arealen und dem posterioren Thalamus (de la Mothe, et al. 2006; Hackett, et al. 2007; Hackett, et al. 1998; Mufson and Mesulam 1984; Pandya 1995; Pandya, et al. 1994) bzw. zwischen dem multisensorischen STS und dem posterioren Thalamus gibt (Yeterian and Pandya 1998). Neurone im posterioren Thalamus reagieren somit nicht nur auf visuelle (Gattass, et al. 1979; Yeterian and Pandya 1998) sondern auch auf auditorische Stimuli (Yirmiya and Hocherman 1987). Während die bisherige Forschung hauptsächlich die Verarbeitung unimodaler Reize im posterioren Thalamus beschrieb, gibt es einen ersten Hinweis aus einer kürzlich veröffentlichten Tierstudie, dass auch multimodale Verarbeitungsprozesse im posterioren Bereich des Thalamus stattfinden (Cappe, et al. 2009a). Die Autoren fanden hier partiell überlappende Areale, welche mit modalitätsspezifischen Informationen gespeist wurden. Jene

„multimodalen Zonen“ könnten eine übergeordnete Rolle bei multimodalen Interaktionsprozessen zwischen verschiedenen modalitätsspezifischen Arealen spielen. Des Weiteren könnten jene Konvergenzzonen im posterioren Thalamus eine essentielle Rolle bei der aufgabenspezifischen zeitlichen Verarbeitung spielen. Die Möglichkeit, dass jene Konvergenzzonen bei multimodal präsentierten Reizen dabei helfen können, dass zwei distinkte unimodale Objekte desynchronisiert oder zu einem multimodalen Objekt synchronisiert werden, könnte auch der Grund für die Ergebnisse einer fMRT Studie sein (Bushara, et al. 2001), in der die Autoren signifikante funktionelle Interaktionen zwischen dem posterioren Thalamus und der rechten Insula berichten, wenn audiovisuell präsentierte Stimuli bezüglich ihrer (Un)Gleichzeitigkeit beurteilt werden sollten. Die dargestellten Befunde sind im Einklang mit den hier vorliegenden Ergebnissen und liefern erste Hinweise darauf, dass die beobachtete posteriore Thalamusmodulation a) an der Verarbeitung von audiovisuellen Objekten involviert ist und b) möglicherweise zeitrelevante Informationen für die (A)Synchronizitätswahrnehmung zwischen entsprechend vernetzten Arealen prozessiert.

3.1.5.2.2 Zentraler Thalamus

Der zentrale Thalamus aktiviert ein weitreichendes zerebrales Netzwerk (Van der Werf, et al. 2002) und beeinflusst basale kognitive Prozesse, welche mit räumlicher Aufmerksamkeitsorientierung (Bouyer, et al. 1992; Minamimoto and Kimura 2002; Rosen, et al. 1999; Sturm, et al. 2006; Vohn, et al. 2007), räumlichem Arbeitsgedächtnis (Funahashi, et al. 2004; Watanabe, et al. 2009), räumlichen okulomotorischen Prozessen (Maldonado and Schlag 1984; Schlag-Rey and Schlag 1984; Schlag and Schlag-Rey 1984; Sommer and Wurtz 2006; Tanaka 2005; Tanaka 2007; Tanibuchi and Goldman-Rakic 2003; Tanibuchi and Goldman-Rakic 2005; Watanabe and Funahashi 2004; Watanabe, et al. 2009; Wyder, et al. 2003; Wyder, et al. 2004) und aufgabenspezifischen räumlichen Prozessen (Tanibuchi and Goldman-Rakic 2003) assoziiert sind. Anhand von Tracingstudien bei Makaken konnten diesbezüglich reziproke Verbindungen zwischen zentralen thalamischen Nuclei und parietalen Regionen (Cappe, et al. 2009a; Cappe, et al. 2007), zentralen thalamischen Nuclei und auditorischen Regionen (Cappe, et al. 2009a) bzw. zentralen thalamischen Nuclei und frontalen Regionen (Cappe, et al. 2009a; Fang, et al. 2006; Giguere and Goldman-Rakic 1988) und hier vor allem dem (FEF) frontalen Augenfeld (Guandalini 2001; Shook, et al. 1991; Sommer and Wurtz 2006) aufgezeigt werden. Diese reziproke FEF-zentralthalamische Verbindung wird unter anderem auch deswegen diskutiert, weil die Signale der Augenpositionen im FEF auf Verarbeitungsprozesse im zentralen Thalamus zurückgeführt

werden (Tanaka 2007; Tanibuchi and Goldman-Rakic 2003; Tanibuchi and Goldman-Rakic 2005; Wyder, et al. 2003). Wyder et al. (Wyder, et al. 2004) entwickelten diesbezüglich einen ‚Kortikal-striato-thalamokortikalen‘ Verarbeitungskreislauf, welcher seinen Ursprung im FEF findet und wiederum stark mit zentralthalamischen Kernen vernetzt ist. Zentralthalamische Kerne spielen auch im reziproken superioren Colliculi – mediodorsaler Thalamus – frontales Augengfeld (SC-MD-FEF) Kreislauf bezüglich der Verarbeitung und Weiterleitung von ständig erneuerten Motorkommandos für bevorstehende Augensakkaden eine große Rolle (Sommer and Wurtz 2006). Dass dieser zentralthalamische Kernbereich hoch mit Augensakkaden assoziiert ist, konnten auch Wyder et al. (Wyder, et al. 2003) anhand von Einzelzelleableitungsbefunden bei Primaten zeigen. Hier riefen verzögerte Augensakkaden beim Verfolgen von bewegten visuellen Reizen, neuronale Aktivität im zentralen Thalamus hervor. Diese visuomotorischen Neurone des zentralen Thalamus kodieren wesentliche Informationen, die zum Ausführen jener verzögerten Sakkadenaufgabe über alle Phasen hinweg benötigt werden. Weitere Befunde aus Einzelzelleableitungen bei Affen (Tanibuchi and Goldman-Rakic 2005) konnten zeigen, dass bestimmte Neurone im zentralen Thalamus vor, während oder nach einer Augensakkade erhöhte Feuerraten aufwiesen. Tanaka (Tanaka 2007) fand darüber hinaus, dass zentralthalamische Neurone, die bestimmte Augenpositionen kodieren, direktionale Präferenzen entlang der horizontalen Sichtachse aufweisen, wobei deren Feuerrate abrupt abfällt, wenn die Sakkadenbewegung ausgeführt wird. Die aufgeführten Befunde weisen darauf hin, dass die Neurone des zentralen Thalamus eine gewichtete Rolle für sensorische Transformationsprozesse hin zu Motorkommandos einnehmen, was darauf schließen lässt, dass jene Neurone in höhere visuomotorische Kontrollfunktionen involviert sind. Jene zentralthalamischen Neurone sind außerdem mit auditorischen Arealen vernetzt (Cappe, et al. 2009a; Pandya, et al. 1994) und repräsentieren somit gleichfalls selektiv auditorisch präsentierte Reize (Tanibuchi and Goldman-Rakic 2003). Weiterhin gibt es, wie auch in den posterioren Thalamusregionen, multimodale Konvergenzzonen, in denen Informationsströme aus verschiedenen modalitätsspezifischen- aber auch unspezifischen Arealen zusammentreffen (Cappe, et al. 2009a; Naumer and van den Bosch 2009). Die zentralthalamische Region könnte somit eine wichtige Instanz bei der Verarbeitung und Weiterleitung von objektbezogener räumlicher Orientierung (Rosen, et al. 1999) bzw. Positionsbestimmung (Fisher und Whitney 2009) multimodaler Reize sein. Multimodale Objekte könnten innerhalb der oben beschriebenen multimodalen Konvergenzzonen entsprechend ihrer räumlichen Relationen zueinander für Integrations- oder Segregationsprozesse an die entsprechend weiterverarbeitenden Areale weitergeleitet werden.

Hierbei könnten jene Neurone eingebunden sein, welche Informationen über motorische Kommandos latent ausgeführter Augensakkaden aus frontalen Arealen und hier speziell dem FEF (Moore, et al. 2003; Moore and Fallah 2001; Moore and Fallah 2004; Thompson, et al. 2005a; Thompson, et al. 2005b) erhalten. Nobre et al. (2000) konnten diesbezüglich zeigen, dass Aufmerksamkeitsprozesse (verdeckte räumliche Aufmerksamkeit) mit neuronalen Netzwerken, die auch Sakkadenbewegungen verarbeiten (parietale- und frontale Hirnregionen), überlappen. Ähnliche Ergebnisse zeigten Studien, die räumliche- und zeitlichen Aufmerksamkeitsunterschiede untersuchten und eine linkshemisphärische fronto-parietale Verarbeitung für die zeitliche- und eine eher rechtslastige fronto-parietale Verarbeitung für die räumliche Aufgabe beschrieben. Darüber hinaus berichteten Werner-Reiss et al. (Fu, et al. 2004; Werner-Reiss, et al. 2003), dass die räumliche Position eines auditorisch präsentierten Reizes ebenfalls durch eine entsprechende orbitale Augenstellung moduliert sein kann. Hierfür scheint es bimodale Neurone zu geben, welche unabhängig von der Stimulusmodalität (visuell oder auditorisch) mit ähnlicher Sensitivität (Feuerrate) für eine bestimmte Stimulusposition plus korrespondierender Augenposition reagiert. Es könnte sich demzufolge um Abgleichungsprozesse handeln, welche nicht nur kopfzentrierte Referenzsignale von auditorisch räumlichen Hinweisreizen wie beispielsweise ILD und ITD (Zimmer and Macaluso 2005), sondern auch visuelle- und Augenpositionssignale in einen Referenzrahmen transformieren, welcher für die audiovisuelle Integration notwendig wäre (Kopco, et al. 2009; Werner-Reiss, et al. 2003). In Anbetracht der hier vorliegenden Ergebnisse wäre es möglich, dass die Rauminformationen der auditorisch- und visuell präsentierten Reize in Form von latenten motorischen Augenpositionskommandos in den multimodalen Konvergenzzonen des zentralen Thalamus koordiniert und an entsprechend weiterverarbeitende kortikale Areale projiziert werden.

3.1.5.3 Zusammenfassung

Anhand der Ergebnisse der vorliegenden Studie konnte gezeigt werden, dass audiovisuell dargebotene Reize in Abhängigkeit der gestellten Aufgabe, d.h. ob die Stimuluskombinationen in ihrer räumlichen- versus zeitlichen Kongruenz beurteilt wurde, neuronale Modulationen im Thalamus hervorrufen. Das funktionelle Muster dieser audiovisuell präsentierten Stimuli, welche die raumbezogene Aufgabenspezifität im zentralen Bereich des Thalamus und die zeitbezogene Aufgabenspezifität im posterioren Bereich des Thalamus reflektieren, könnte durch sogenannte multisensorische Konvergenzzonen entstanden sein. Anhand bereits bestehender Befunde lässt sich vermuten, dass die hier modulierten zentralen- und posterioren thalamischen Areale über direkte Verbindungen zu frontalen, parietalen und temporalen Regionen verfügen und über feedforward- und feedback Verbindungen miteinander kommunizieren (Engel, et al. 2001; Sherman 2005; Sherman 2007; Sherman and Guillery 2002; Shipp 2003). Die in der vorliegenden Studie aufgeführten Befunde könnten sowohl unimodal- als auch multimodale Interaktionsprozesse widerspiegeln, welche wichtige Verarbeitungs- und Kommunikationsinstanzen räumlich- oder zeitlich kortikaler Netzwerke darstellen. Dabei scheint sich die Annahme zu bestätigen, dass sich zeitlich assoziierte Prozesse von räumlich assoziierten Prozessen bezüglich ihrer neuronalen Netzwerke und deren thalamischen Verbindungsebenen unterscheiden.

3.1.5.4 Implikationen

Der Thalamus wird im Gegensatz zu direkten kortiko-kortikalen Verbindungen traditionell als eine alternative Verteilerstation innerhalb eines Netzwerkes angesehen, über welchen Informationen aller Art zwischen unterschiedlichen Arealen ausgetauscht werden. Sherman (Sherman 2007) propagierte zwei Stufen thalamischer Verarbeitungsprozesse: a) die sogenannten „Treiber“, welche die thalamische Verschaltung erster Ordnung repräsentieren und b) die „Modulatoren“, eine thalamische Verschaltung höhere Ordnung. Die subkortikalen Strukturen MGN und LGN sind demnach Beispiele für die Informationsverschaltung erster Ordnung, wobei der ursprüngliche „treibende“ Input jener Neurone größtenteils entsprechend vom Nucleus cochlearis sowie von der Retina stammt. Im Gegensatz dazu ist das Pulvinar ein Beispiel für die Informationsverschaltung höherer Ordnung. Hierbei werden Informationen der Lamina 5 eines kortikalen Areals zu einem anderen kortikalen Areal weitergeleitet. Das Modell umschreibt die Informationstransmission über kortio-thalamo-kortikale Verbindungen, welche parallel zum direkten Informationsaustausch zwischen unterschiedlichen Kortizes stattfinden können (Theyel, et al.). Beispielsweise könnte eine bestimmte Information der Kortexregion A über eine der verschiedenen vernetzten thalamischen Kerne zur weiterverarbeitenden Region B projiziert werden. Als eine Erweiterung der thalamischen Informationsverschaltung schlugen Cappe et al. (Cappe, et al. 2009a) vor, dass die eintreffenden unterschiedlichsten Informationen innerhalb entsprechender Konvergenzzonen zusammengeführt werden, um dann gemeinsam an entsprechende Areale weitergeleitet zu werden. Neuere konnektivitätsbasierte Analyseverfahren unterstreichen, dass die verschiedenen Thalamusregionen basierend auf ihren spezifischen reziproken Kortexverbindungen in entsprechende Konnektivitätsregionen eingeteilt werden müssen (Behrens, et al. 2003; Zhang, et al. 2009). Hierbei werden engumschriebene thalamische Regionen unterteilt, welche entsprechend mit parietalen-, temporalen-, frontalen-, okzipitalen- und prämotorischen Arealen bidirektional verbunden sind. Jene patchartige Einteilung des Thalamus in kortexspezifische Interkonnektionsregionen bettet sich somit sehr gut in die Theorie sich überlappender multimodaler Konvergenzzonen (Cappe, et al. 2009a) ein, welche sich entlang dieser Patchgrenzen befinden könnten. Weiterhin Naumer et al. (Naumer and van den Bosch 2009) berichten ebenfalls über multimodale Zonen (audio-taktil) im Thalamus. Die Autoren unterstreichen ebenfalls die wesentliche Rolle der thalamo-kortikalen Projektionen für multimodale Integrationsprozesse. Darüber hinaus spekulieren die Autoren, dass jene Konvergenzzonen möglicherweise spezielle Synchronisationsebenen repräsentieren, welche

die neuronal unterschiedlichen Oszillationsspektrogramme aus den unterschiedlichsten Hirnregionen, die mit bestimmten Objekteigenschaften korrespondieren, für die multimodale Weiterverarbeitung synchronisieren (Engel, et al. 2001; Womelsdorf, et al. 2007).

Die globale Verschaltungsebene „Thalamus“ wäre demnach in der Lage die räumlichen Informationen der zentralen Thalamuskern mit den zeitlichen Informationen im posterioren Thalamus so zu vernetzen, dass die multimodalen Objekte in ihrer raum-zeitlichen Relation weiterverarbeitet werden können. Wenn die Verarbeitungsprozesse für räumliche und zeitliche Aspekte durch unterschiedliche neuronale Netzwerke (Coull and Nobre 1998) supramodal (Krumbholz, et al. 2009) repräsentiert sind, kann man möglicherweise davon ausgehen, dass posteriore und zentrale Thalamusregionen eine zentrale (De)Synchronisierungsebene zwischen den unterschiedlichen kortikalen Arealen darstellen. Ein ähnliches Verarbeitungsmodell postulierten Lakatos et al. (Lakatos, et al. 2007), welche modalitätsspezifische neuronale Oszillationen untersuchten und zeigen konnten, dass sie einander modulieren. Die Autoren zeigten, dass es in Folge von möglicherweise thalamischen Verschaltungen zu somatosensorisch-auditorischen Interaktionen in Form von oszillatorischen Phasenresets im A1 kommt. Ähnliche Modulationen von visuellen Informationen im auditorischen Kortex fanden Bonath et al. (Bonath, et al. 2007) bei der audiovisuellen Bauchrednerillusion. Nachdem die Ergebnisse des ersten Experimentes darauf hindeuten, dass top-down gesteuerte räumliche- bzw. zeitliche Verarbeitung von audiovisuell präsentierten Reizkombinationen, intrathalamisch unterschiedliche BOLD-Modulationen hervorrufen, soll im folgenden Experiment die neuronale Basis der räumlichen Integration audiovisuell präsentierter Reize, mit der daraus resultierenden Wahrnehmungssillusion von Tonquellen, untersucht werden. Dabei soll hier auf die Veränderung von Stimulusparametern (synchron versus asynchron) und deren Einfluss auf die Wahrnehmung und neuronale Aktivierung fokussiert werden. Der untersuchte multimodale Illusionseffekt wird als eine perzeptuelle Verschiebung der Tonquelle in Richtung eines räumlich versetzt auftretenden Lichtreizes erlebt und muss räumliche Eigenschaften der verschiedenen Modalitäten über direkte oder indirekte Verarbeitungspfade zusammenführen und in ein Perzept vereinigen.

3.2 EXPERIMENT 2:

Die neuronale Basis des Bauchrednereffektes

3.2.1 Einführung

Die Bauchrednerillusion ist die perzeptuelle Konsequenz aus neuronalen Integrationsprozessen audiovisuell inkongruent präsentierter Reize. Scheinbar selbstverständlich wird hier die faktisch „falsche“ räumliche Positionierung des Klages vom Gehirn des Rezipienten „richtiggestellt“. Somit führt unser erlerntes Wissen dazu, dass wir das Gesprochene des Schauspielers auf der Bildschirmfläche kausal auf dessen sich bewegenden Mund attribuieren. In einem Experiment untersuchten Bertelson und Radeau (1981) diesbezüglich den Parameterraum der perzeptuellen Verzerrung räumlich inkongruenter audiovisueller Stimuli, hinsichtlich des visuellen Einflusses auf die Lokalisierung auditorischer Stimuli und des auditorischen Einflusses auf die Lokalisierung visueller Stimuli. Sie berichteten, dass die räumlich präzisere visuelle Modalität, trotz dem Instruktionshinweis nur die auditorische Modalität zu beachten, einen starken Einfluss auf auditorische Lokalisationsgenauigkeit hatte. Hingegen fiel der Einfluss einer unbeachteten auditorischen Modalität auf die visuelle Lokalisierungsgenauigkeit viel geringer aus. In einer weiteren Verhaltensstudie (Slutsky and Recanzone 2001) zur räumlichen und zeitlichen Abhängigkeit der Bauchrednerillusion fanden die Autoren, dass es Unterschiede in der Ausprägung der verschoben wahrgenommenen Schallquelle gibt, wenn der zeitliche Abstand zwischen beiden Modalitäten variiert wird. Die Anzahl der wahrgenommenen Illusionen verringerte sich, je höher die zeitliche Diskrepanz zwischen beiden Modalitäten ausfiel.

In einer Vorstudie zum hier vorgestellten Experiment 2 (Bonath, et al. 2007) konnte gezeigt werden, dass die Bauchrednerillusion das Planum Temporale, ein Teil des auditorischen Cortex, welcher bei der auditorischen Raumwahrnehmung eine übergeordnete Rolle zu spielen scheint (Baumgart, et al. 1999; Griffiths and Warren 2002; Warren and Griffiths 2003; Warren, et al. 2002), ab 230 ms nach Stimulusbeginn moduliert. Die Ergebnisse wurden dahingehend interpretiert, dass die illusionsmodulierte N260 Komponente in Kombination mit den lateralisierten fMRT-Resultaten im PT darauf hinweist, dass die Illusion keinen frühen und somit automatischen Prozess repräsentiert (Driver 1996), sondern vielmehr durch späte visuelle Einflüsse im auditorischen Kortex zu Stande kommt. Hierbei könnte der Umstand, dass die auditorischen Stimuli bereits nach 20 ms im A1 verarbeitet werden, eine Schlüsselrolle spielen, denn die visuellen Informationen benötigen bis zu 60 ms, um im V1 verarbeitet zu werden (Luck 2005). In anderen Worten, der zentral präsentierte Ton

wird durch eine bilateral verteilte frühe neuronale Antwort repräsentiert, welche erst im nachhinein im neuronalen Raumwahrnehmungsprozess im auditorischen Kortex durch die visuellen Informationen innerhalb der Hemisphäre ipsilateral zum visuell präsentierten Stimulus, beeinflusst wird (siehe Abbildung 14). Diese Befunde deuten darauf hin, dass im Falle der Bauchrednerillusion visuelle Informationen selbst dann die neuronale Verarbeitung im auditorischen Kortex modulieren, wenn sie aufgabenirrelevant sind (Vroomen and de Gelder 2004)

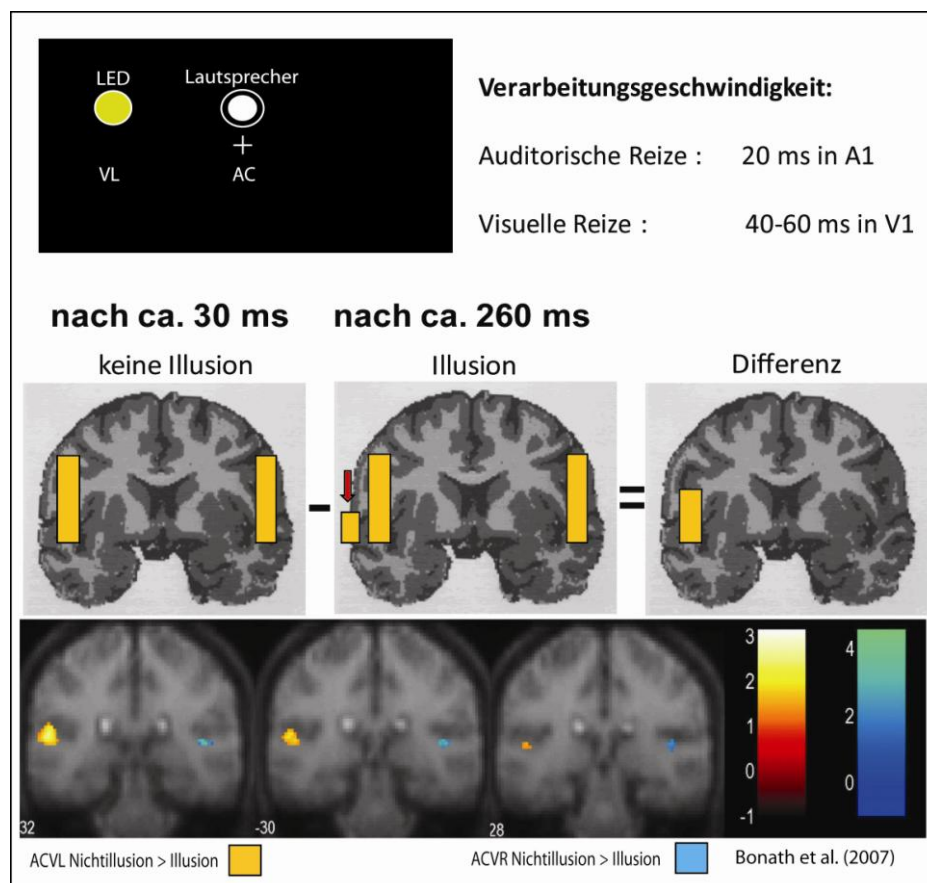


Abbildung 14: Prinzip der Illusionsentstehung: Am Beispiel der Bedingung ACVL soll der aus dem Vorexperiment (Bonath et al. 2007) gefundene Suppressionseffekt verdeutlichen, warum die Bauchrednerillusion wahrscheinlich erst durch eine späte Modulation (nach 260 ms poststimulus) im auditorischen Kortex entsteht. fMRT Daten sind aus dem Vorexperiment entnommen (Bonath et al. 2007)

3.2.2 Fragestellung

Die hier vorgestellte Studie wurde konzipiert, um:

1. die kürzlich mit der Bauchrednerillusion assoziierten Hirnaktivierungen im auditorischen Kortex zu replizieren (Bonath et al. 2007).
2. durch temporale Manipulationen der audiovisuell präsentierten Reize (synchron versus asynchron) zu untersuchen, ob jene auditorische Hirnaktivität, tatsächlich ein stabiles neuronales Korrelat des Bauchrednereffekts reflektiert.
3. zusätzlich zu den neuronalen Aktivierungen im auditorischen Kortex, visuell assoziierte Regionen bezüglich jener Wahrnehmungsillusion zu untersuchen.
4. zu klären, ob jene illusions- bzw. nichtillusionsbezogenen Verarbeitungsprozesse, in sensorisch-spezifischen auditorischen- oder visuellen Arealen, durch suppressive-, oder erhöhte BOLD-Modulationen charakterisiert werden können.

3.2.2.1 Kontraste

Zur Beantwortung der Fragestellungen, wurden Kontraste erstellt, welche die Unterschiede im Bezug auf die korrekt wahrgenommenen Tonquellen versus die Wahrnehmungsillusionen in Abhängigkeit der zeitlich präsentierten auditorischen und visuellen Reize analysieren soll. Die Kontraste wurden basierend auf den gefundenen Ergebnissen aus der Studie von Bonath et al. (2007) wie folgt definiert:

3.2.2.1.1 Lokalisationskontraste

Zur Bestimmung der sensorisch assoziierten Hirnareale wurden die unimodal präsentierten visuellen- und auditorischen Reize gegeneinander kontrastiert, um im späteren Analyseverfahren die entsprechenden sensorisch spezifischen Areale definieren zu können. Zur Ermittlung der Areale, die vornehmlich visuelle Reize verarbeiten, werden jene Stimuli des linken- und des rechten Hemifeldes kollabiert ($V_L + V_R$) und gegen die kollabierten auditorischen Reize der linken-, zentralen und rechten Position ($A_L + A_C + A_R$) getestet (siehe Box 1). Zur Lokalisation der Regionen, die vornehmlich auditorische Reize verarbeiten, werden, wie in Box 1 dargestellt, die kollabierten auditorischen Reize gegen die kollabierten visuellen Reize getestet.

Box 1

$$V_L + V_R > A_L + A_C + A_R$$

$$A_L + A_C + A_R > V_L + V_R$$

3.2.2.1.2 Experimentelle Kontraste der Bedingungen: ACVL und ACVR

Die Kontraste aus Box 2 sollten, wie im Vorexperiment (Bonath et al. 2007), ebenfalls Aktivierungen im auditorischen Kortex auf der Hemisphäre ipsilateral zum präsentierten visuellen Stimulus (V_L oder V_R) hervorrufen. Hierfür werden die dargestellten Resultate mit den entsprechenden Ergebnissen aus Box 1 überlagert, um Regionen darstellen zu können, die für die auditorische Verarbeitung relevant sind. Darüberhinaus werden die Kontraste aus Box 2 hinsichtlich ihrer Verarbeitungsunterschiede innerhalb visuell verarbeitender Regionen untersucht, um die Aktivierungsunterschiede der irrelevanten visuellen Stimuli analysieren zu können. Auch hier wird vermutet, dass die Hemisphäre ipsilateral zum präsentierten visuellen Stimulus, stärkere BOLD-Effekte für korrekt lokalisierte Töne, relativ zur Bauchrednerillusionen, hervorruft (Suppressionseffekt).

Box 2

$$A_C V_L \text{ synchron Nichtillusion} > A_C V_L \text{ synchron Illusion}$$

$$A_C V_R \text{ synchron Nichtillusion} > A_C V_R \text{ synchron Illusion}$$

Im Gegensatz zu den Kontrasten aus Box 2, sollten die Kontraste aus Box 3 Aktivierungen im auditorischen Kortex auf der Hemisphäre kontralateral zum präsentierten visuellen Stimulus hervorrufen (Exzitationseffekt).

Box 3

$$A_C V_L \text{ synchron Illusion} > A_C V_L \text{ synchron Nichtillusion}$$

$$A_C V_R \text{ synchron Illusion} > A_C V_R \text{ synchron Nichtillusion}$$

Die unterschiedlich stark wahrgenommenen Bauchrednerillusionen, die auf Grund der unterschiedlichen zeitlichen Anordnung von auditorisch- und visuell präsentierten Reizen zustande gekommen sind, wurden mit den dargestellten Kontrasten aus Box 4 innerhalb

auditorisch relevanter Areale untersucht. Es wird vermutet, dass das neuronale Korrelat der Bauchrednerillusion aus der Vorstudie von Bonath et al. (2007), einen zentralen Verarbeitungsmechanismus repräsentiert, welcher durch die unterschiedlichen SOAs moduliert werden kann. Mit Hinblick auf den stark inhibitorischen Einfluss der Illusionsbedingungen im auditorischen Kortex, wird die Bedingung mit dem geringeren suppressiven Einfluss (A_CV_L asynchron Illusion und A_CV_R asynchron Illusion) gegen jene Bedingung kontrastiert, die mehr wahrgenommene Bauchrednerillusionen aufweist (A_CV_L synchron Illusion und A_CV_R synchron Illusion) und somit einem stärkeren inhibitorischen Einfluss unterliegen sollte.

Box 4

A_CV_L asynchron Illusion > A_CV_L synchron Illusion

A_CV_R asynchron Illusion > A_CV_R synchron Illusion

Zusätzlich wurden Interaktionskontraste berechnet, um die neuronalen Verarbeitungsprozesse der korrekt wahrgenommenen Tonquellen versus Wahrnehmungsillusionen in Abhängigkeit ihrer zeitlichen Reizpräsentation (synchron versus asynchron) zu untersuchen (Box 5). Hierfür wird ebenfalls angenommen, dass die größeren Kontrastunterschiede für die synchron präsentierten Reizkombinationen auftreten und entsprechende BOLD-Antworten im auditorischen Kortex in der Hemisphäre ipsilateral zum visuell präsentierten Reiz (Nichtillusion > Illusion) bzw. kontralateral zum visuell präsentierten Reiz (Illusion > Nichtillusion) beobachtbar sind.

Box 5

A_CV_L synchron Illusion > Nichtillusion versus asynchron Illusion > Nichtillusion

A_CV_R synchron Illusion > Nichtillusion versus asynchron Illusion > Nichtillusion

A_CV_L synchron Nichtillusion - Illusion versus asynchron Nichtillusion - Illusion

A_CV_R synchron Nichtillusion - Illusion versus asynchron Nichtillusion - Illusion

3.2.2.1.3 Experimentelle Kontraste der Bedingungen: ARVL und ALVR

Die Kontrastunterschiede von Verarbeitungsprozessen zwischen den milden Wahrnehmungssillusionen (Tonrichtung wurde dem zentralen Lautsprecher zugeordnet) und korrekt lokalisierten Tönen, wurden für die synchrone- und asynchrone Reizdarbietung wie folgt untersucht (siehe Box 6). Auch hier wird angenommen, dass die Illusionsbedingungen einen stärkeren Inhibitionseffekt im auditorischen Kortex hervorrufen.

Box 6

$A_R V_L$ synchron Nichtillusion > synchron Illusion

$A_L V_R$ synchron Nichtillusion > synchron Illusion

$A_R V_L$ asynchron Nichtillusion > asynchron Illusion

$A_L V_R$ asynchron Nichtillusion > asynchron Illusion

3.2.3 Methodik

3.2.3.1 Probanden

Vierundzwanzig rechtshändige Probanden (Altersspanne 18-33 Jahre alt, 13 weiblich) wurden in einem 3 Tesla Trio-Scanner (Siemens, Erlangen) gemessen. Die visuellen und auditorischen Reize wurden durch piezoelektrische Lautsprecher und Lichtleiterkabel im oberen Bereich der Scannerröhre so angebracht, dass die Probanden, während sie im Scanner lagen, die entsprechenden Bedingungen ohne Probleme wahrnehmen konnten. Alle Teilnehmer berichteten, normales Hörvermögen und normales- oder korrigiertes Sehvermögen, und keine psychiatrischen oder neurologischen Störungen zu haben. Sie gaben schriftlich ihr Einverständnis, an der Untersuchung teilzunehmen und wurden über deren Zweck aufgeklärt.

3.2.3.2 Stimuli und Prozedur

Das Experiment dauerte inklusive struktureller Vormessungen insgesamt 90 Minuten. Die auditorische Wahrnehmungsverschiebung in die Richtung des zusätzlich auftretenden visuellen Stimulus wird in Verhaltensexperimenten oft dadurch gemessen, dass man die Versuchspersonen instruiert, auf jenen Punkt im Raum zu zeigen, von dem der Ton wahrgenommen wurde. Jene Vorgehensweise ist jedoch für bildgebende Experimente

denkbar ungeeignet, weil durch entsprechende Arm- und Kopfbewegungen Artefakte entstehen können, welche die Datenqualität stark beeinflussen kann. Daher werden die wahrgenommenen Tonpositionen mittels Tasten (links, mitte, rechts) abgefragt. Für dieses Experiment mussten die Versuchspersonen ein deutlich sichtbares Kreuz in Augenhöhe fixieren und bekamen Töne (2kHz, 80 dB, 30ms Dauer) von drei nicht sichtbaren piezoelektrischen Lautsprechern entweder von der linken (A_L), dem mittlere- (A_C) oder von der rechten (A_R) Position eingespielt (je 13° Schwinkel vom zentralen Lautsprecher entfernt). Die visuellen Reize wurden, genau wie in der Vorstudie (siehe Bonath et al. 2007), im Inneren der MR-Röhre dargeboten und bestanden aus neun einzelnen Lichtleiterkabeln, welche außerhalb des Scanners mit weißen LEDs verbunden waren (Größe: $3,5^\circ$ Schwinkel, Stimulushelligkeit: weiß 130 cd/m²) und gleichfalls entweder vom linken (V_L) oder vom rechten (V_R) visuellen Hemifeld (je 25° Schwinkel vom Fixationskreuz entfernt) erscheinen konnten. Jene visuellen und auditorischen Reizkombinationen bestanden aus 4 audiovisuellen räumlichen Paarungen ($A_C V_L$, $A_C V_R$, $A_L V_R$, $A_R V_L$), welche zusätzlich synchron und asynchron dargeboten wurden. Die asynchrone Präsentation ging immer mit einem zeitlichen Versatz von 250 ms zwischen auditorischen und visuellem Stimulus einher, wobei der visuelle Reiz dem auditorischen Stimulus stets vorangestellt war (siehe Abbildung 15A). In einem Vorexperiment ($n = 5$) zum Bauchrednereffekt zeigten sich, bei der Präsentation von audiovisuellen Reizen in drei zeitlichen Abstufungen (200ms, 250ms und 300ms), tendenziell die aussagekräftigsten Verhaltensdaten für das fMRI Experiment, wenn der visuelle Stimulus dem auditorischen Reiz 250 ms vorrausging. Hierbei orientierten wir uns ebenfalls an das Verhaltensexperiment von Slutsky & Recanzone (2001), welche berichteten, dass die wahrgenommene Bauchrednerillusion, in Abhängigkeit der größer werdenden zeitlichen Abstände (-250ms - 200ms -150ms -100ms -50ms 0 50ms 100ms 150ms 200ms 250ms) zwischen den auditorisch- und visuell präsentierten Stimuli, abnimmt. Für das vorliegende Experiment wurden alle acht multimodalen Bedingungen ($A_C V_L$ syn, $A_C V_R$ syn, $A_L V_R$ syn, $A_R V_L$ syn, $A_C V_L$ asyn, $A_C V_R$ asyn, $A_L V_R$ asyn, $A_R V_L$ asyn) in randomisierter Reihenfolge präsentiert (siehe Abbildung 15B). Die Probanden absolvierten insgesamt 10 Experimentaldurchgänge, welche jeweils 15 Trials pro Bedingung beinhalteten und wurden diesbezüglich instruiert, eine von drei Tasten (links, mitte, rechts) zu drücken (linke und rechte Hand wurde über Versuchspersonen hinweg variiert).

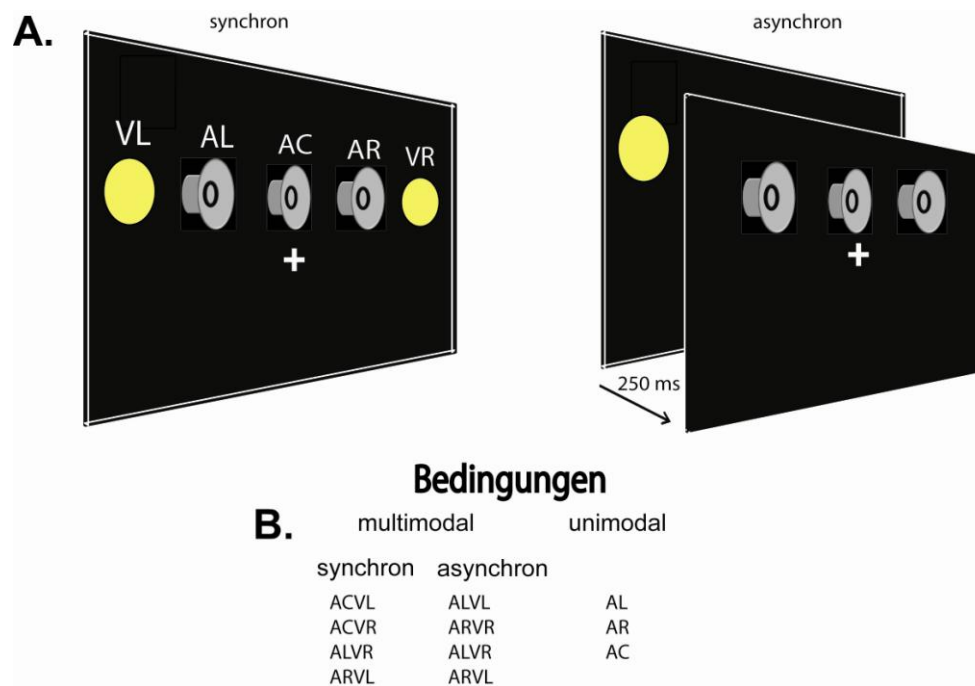


Abbildung 15: schematische Abbildung des Experimentalaufbaus 2. A. abgebildet sind die synchronen und asynchronen Bedingungen mit ihren auditorischen Reizen präsentiert aus dem rechten- (A_R), dem linken- (A_L) und aus dem zentralen Lautsprecher (A_C) zusammen mit den visuellen Reizen vom linken visuellen- (V_L) und vom rechten visuellen Hemifeld (V_R). B. dargestellt sind alle Stimuluskombinationen aller multimodalen- und unimodalen Bedingungen

Die Aufgabe bestand darin, dass Fixationskreuz in der Mitte zu beachten und einen Ton seiner räumlichen Quelle entsprechend zu lokalisieren, ohne dabei die visuelle Modalität zu beachten. Für die Bedingungen, in denen der Ton zentral und die Lichtblitze im linken bzw. rechten Hemifeld präsentiert wurden ($A_C V_R$ und $A_C V_L$), entsprachen die mittige Taste einer korrekt wahrgenommenen Tonquelle und die linke oder rechte Taste (abhängig ob der visuelle Stimulus im linken oder rechten visuellen Hemifeld präsentiert wurde) einer Bauchrednerillusion. Dagegen gab es bei den Bedingungen in denen die auditorischen Stimuli kontralateral zu den Lichtblitzen präsentiert wurden ($A_L V_R$ und $A_R V_L$) zwei möglich wahrgenommene Illusionen. Während die linke oder rechte Taste (entsprechend der wahren Tonquelle) die korrekt wahrgenommene Tonquelle reflektierte, bedeutete die mittlere Taste eine mild wahrgenommene Illusion und die rechte oder linke Taste (bei entsprechend kontralateraler Tonquelle) eine stark wahrgenommene Bauchrednerillusion. Bevor das Hauptexperiment startete, durchlief jeder Proband einen zusätzlichen Experimentaldurchgang ohne funktionelle Messung. Dieser Durchgang dauerte 8 Minuten und wurde zur Bestimmung der Lokalisierungsfähigkeit der reinen auditorischen Reize durchgeführt (60 Trials/Bedingung). Darüberhinaus fand ein Lokalisierungsdurchgang statt (115 Scans), in dem in jeweils 3 Blöcken jede unimodale Bedingung (A_L , A_C , A_R , V_L , V_R) repetitiv präsentiert

wurde und die Probanden die Aufgabe hatten, nur auf das Fixationskreuz zu achten. Die Stimulussequenzen wurden in den scanfreien Zwischenräumen (2000 ms) jeweils 20 Sekunden lang präsentiert, wobei jede Bedingung zehn mal kurz hintereinander (200ms Abstand) dargeboten wurde. Nach jedem dieser Stimulusblöcke folgte eine gleichlange Baselineperiode (ohne Stimuluspräsentation). Der Lokalisierungsdurchgang diente dazu, die visuellen und auditorischen Areale der Probanden zu identifizieren, die an der Verarbeitung der unisensorischen Stimuluskomponenten beteiligt waren.

Insgesamt beinhaltete das Hauptexperiment vierundzwanzig verschiedene multimodale Bedingungen mit insgesamt acht audiovisuell dargebotenen Stimuluspaaren, welche sich nur hinsichtlich der wahrgenommenen Illusionen oder Nicht-Illusionen unterschieden. Alle Stimuli wurden mit Hilfe von Presentation 9.11 (Neurobehavioral Systems Inc., Kalifornien, USA) dargeboten. Die Reihenfolge der Aufgabenstellung bzw. die Stimulusabfolge wurde mit MATLAB 7.1 randomisiert. Um weiterhin eine zu starke Überlappung der BOLD-Antworten zu verhindern, haben wir mit Hilfe eines speziellen Schätzalgorithmus (Hinrichs, et al. 2000) entsprechend Nullereignisse in die Stimulusdarbietung einbezogen, um den Interstimulusintervall poisson-verteilt zu optimieren (Spanne: 1300-6700 ms, Mittelwert: 3100 ms).

Details des Versuchsablaufs:

Art der Methode:	fMRT
Versuchspersonen:	23 Probanden
Durchgänge:	10
Wiederholungen pro Bedingung/Run:	15
Interstimulusintervall:	Mittelwert: 3100 ms
Bedingungen:	$A_C V_L$ syn, $A_C V_R$ syn, $A_L V_R$ syn, $A_R V_L$ syn, $A_C V_L$ asyn, $A_C V_R$ asyn, $A_L V_R$ asyn, $A_R V_L$ asyn
Aufgabe:	Töne lokalisieren ohne auf die visuellen Reize zu achten
Dauer:	1,5 Stunden

3.2.3.3 fMRI Messungen

Die Untersuchungen wurden an einem 3.0 T Siemens TRIO-Tomographen, in der Klinik für Neurologie Magdeburg, durchgeführt. Von jeder Versuchsperson wurde mit einer 8-Kanal-Ganzkopfspule (Siemens, Erlangen, Germany) initial eine konventionelle hochauflösende Strukturbildgebung angefertigt, gefolgt von funktionellen Aufnahmen mit 100 sequentiellen T2*-gewichteten ‚Echoplanar Images‘ (EPIs) in aufsteigender Reihenfolge (TR 2000 ms plus 2000 ms Pause, TE 30 ms, Kippwinkel 80°, Auflösung 64 x 64 x 32 bei 3,5 x 3,5 x 4 mm). Für die anatomischen Strukturen, wurden entsprechend T1*-gewichtete Volumen (räumliche Auflösung: 1 x 1 x 1 mm, 157 x 189 x 136 Schichten) aufgenommen (TR: 2500 ms, TE: 4,77, Kippwinkel: 7°). Zudem wurde für jeden Probanden eine anatomische Ganzkopfaufnahme akquiriert. Dies erfolgte unter Verwendung einer T1*-gewichteten ‚inversion-recovery- EPI‘ Sequenz (IR- EPI), welche dieselben Parameter und Verzerrungen (Auflösung 64 x 64 x 32 bei 3,5 x 3,5 x 4 mm, TR: 2500 ms, TE 17 ms, TI: 1200 ms, Kippwinkel 80°) wie die der funktionellen EPI Messungen aufwies und zur Bestimmung der Normalisierungsparameter diente. Die Präsentation der audiovisuellen Reize erfolgte in Ruheperioden (2000 ms) zwischen den einzelnen Scans (2000 ms), damit die auditorischen Darbietungen nicht mit den Scannergeräuschen interferieren (‚rapid-sparse sampling‘ siehe: Noesselt, et al. 2007, Bonath, et al. 2007).

3.2.3.3.1 statistische Auswertung

Für den Lokalisationsdurchgang wurde probandenspezifisch ein Modell mit 5 Box-Car-Funktionen (Blockdesign) erstellt (A_L , A_R , A_C , V_R , V_L), welche mit der hämodynamischen Antwortfunktion konvolviert wurde. Zeitableitungen sowie Bewegungsparameter wurden in das Modell integriert. Zur Identifikation der unimodalen- (auditorisch und visuell) Regionen wurden Kontrastbilder von jedem Probanden erstellt, in welchen die auditorischen- mit den visuellen Blöcken und vice versa verglichen wurden.

Für die Analyse der Bedingungen aus dem Hauptexperiment wurden 16 der insgesamt 24 bestehenden Bedingungen definiert. Die acht übrigen audiovisuellen Bedingungen, welche weder dem Perzept der korrekten Tonquelle, noch der entsprechenden Illusionsposition bei den Bedingungen $A_C V_L$ und $A_C V_R$ entsprachen bzw. extreme Illusionswahrnehmungen der Bedingungen $A_L V_R$ und $A_R V_L$ beinhalteten, wurden einer zusätzlich in die Analyse einbezogenen Bedingung zugeführt. Jene insgesamt 17 Bedingungen wurden mit einer

hämodynamischen Antwortfunktion konvolviert und deren Zeitableitung integriert. Um residuale bewegungskorrelierte Artefakte zu modellieren, wurden die sechs bei der Bewegungskorrektur geschätzten Kovariaten in das Modell integriert (drei Translationen und drei Rotationen). Aufgrund der geringen Anzahl von Trials einiger Bedingungen, wurden alle 10 Experimentaldurchgänge für die fMRT-Datenauswertung zusammengeführt. Daher mussten zusätzlich 10 Regressoren modelliert werden, um Residualvarianz, welche durch die einzelnen Sitzungen entstanden sein kann, von der Varianz der Experimentalbedingungen zu trennen. Die während der individuellen Analyse geschriebenen Kontrastbilder enthalten demnach die gewichteten Linearkombinationen der Betagewichte für alle 16 Bedingungen jeder Versuchsperson, welche auf Gruppenebene in eine Varianzanalyse überführt wurden (random-effects-Analyse).

Bei der Analyse der Gruppeneffekte werden die bedingungsspezifischen BOLD-Modulation innerhalb der visuellen bzw. auditorischen Areale betrachtet. Damit ist die regionsspezifische Analyse im Vergleich zur üblichen voxelbasierten BOLD-Auswertung, die für jeden vorhandenen Voxel innerhalb des gesamten Volumens einen statistischen Test durchführt, liberaler, weil die gesamte Voxelanzahl weitaus geringer ist. Durch diesen Umstand kann das „Problem der multiplen Testung“ reduziert werden. Dies tritt auf, wenn mehr als ein statistischer Test erhoben wird und zieht das Problem der Alphafehler-Kumulierung nach sich. Das bedeutet, dass bei einem gleichbleibenden α – Fehler (Fehler erster Art) die Wahrscheinlichkeit eines falschen positiven Befundes mit der Anzahl der durchgeführten statistischen Tests steigt. Da, wie oben erwähnt, die Voxelanzahl für eine einzelne Region geringer ist als für das Gesamtvolumen, kann damit auch die Anzahl der statistischen Tests herabgesetzt werden, so dass daraus weniger falschpositive Befunde entstehen.

3.2.4 Ergebnisse

3.2.4.1 Verhaltensdaten

3.2.4.1.1 Auditorische Reizpräsentation

Wie in Abbildung 16 ersichtlich ist, werden auditorische Quellen für unimodal links-, rechts- und zentral präsentierte Töne in 70%, 80% und 74% der Fälle korrekt lokalisiert. Eine einfaktorielle Varianzanalyse mit Messwiederholung mit den korrekten Antworten als Faktorstufen (A_L , A_C und A_R) ergab einen marginal signifikanten Effekt für die wahrgenommenen Tonrichtungen [$F(1,7;42 = 2.9$ $p < 0.07)$]. Bezüglich der Reaktionszeiten (A_L : 598 ms, A_C : 593 ms, A_R : 571 ms) ergab sich, unter Verwendung einer einfaktorielle Varianzanalyse mit Messwiederholung, ebenfalls kein signifikanter Effekt zwischen den korrekt wahrgenommenen Lokalisationsquellen. Dies bedeutet, dass alle drei Schallquellen, wenn Sie unimodal dargeboten wurden, gleich gut wahrgenommen wurden.

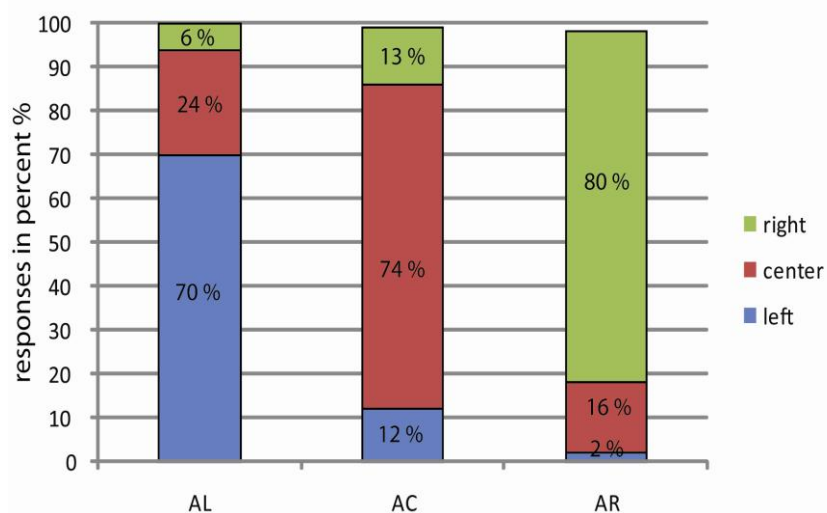


Abbildung 16: Verhaltensergebnisse 1 Experiment 2: prozentualer Anteil der gegebenen Antworten für die Lokalisierung der Töne aus dem linken- (A_L), aus dem zentralen- (A_C) und aus dem rechten Lautsprecher (A_R). Die Antwortrichtungen werden durch entsprechende Farben kodiert.

3.2.4.1.2 Audiovisuelle Reizpräsentation

3.2.4.1.2.1 ACVL und ACVR

Abbildung 17 stellt die korrekt wahrgenommene Tonrichtung bzw. die Illusionsperzepte der multimodal präsentierten Bedingungen dar. Jene Bedingungen mit zentral präsentierten auditorischen Stimuli in Kombination mit synchroner versus asynchroner visueller Reizpräsentation in der linken oder rechten Exzentrizität unterschieden sich deutlich von den unimodal präsentierten Tönen (Tabelle 1). Eine dreifaktorielle Varianzanalyse mit Messwiederholung für die Faktoren zeitliche Kongruenz (synchron versus asynchron), visuelles Hemifeld (links versus rechts) und Illusion (korrekt wahrgenommen versus Illusion) brachte einen signifikanten Interaktionseffekt der Faktoren zeitliche Kongruenz x Illusion [$F(1;22) F = 32.3 p < 0.001$] bzw. der Faktoren zeitliche Kongruenz x Illusion x visuelles Hemifeld [$F(1;22) F = 9.4 p < 0.01$] hervor. Post-Hoc-Analysen zeigten, dass sich die Bedingungen A_CV_L und A_CV_R bei korrekter Tonlokalisierung und illusionär lokalisierten Tönen hinsichtlich ihrer zeitlichen Kongruenz signifikant unterscheiden. Die synchron präsentierten Bedingungen A_CV_L und A_CV_R der wahrgenommenen Richtungsillusionen unterschieden sich signifikant von den entsprechenden asynchronen Bedingungen (alle $p's < 0,01$). Dies bedeutet, dass das Antwortverhalten bei synchroner Reizkombination einen stärkeren Anstieg in die Richtung der entsprechenden visuellen Stimulation (V_R oder V_L) aufwies, als für die asynchron präsentierten Reize. Die korrekt lokalisierten Töne, welche zusammen mit den visuellen Reizen vom linken bzw. rechten visuellen Hemifeld synchron präsentiert wurden (A_CV_L und A_CV_R), unterschieden sich ebenfalls signifikant von den entsprechenden asynchronen Bedingungen (alle $p's < 0,01$). Dies bedeutet, dass die zentralen Antworten für die asynchron präsentierten Reize zugenommen haben. Jene Antworten, die weder einem Illusionsperzept noch einer korrekten Lokalisierung zuzuordnen waren (Fehler), blieben konstant.

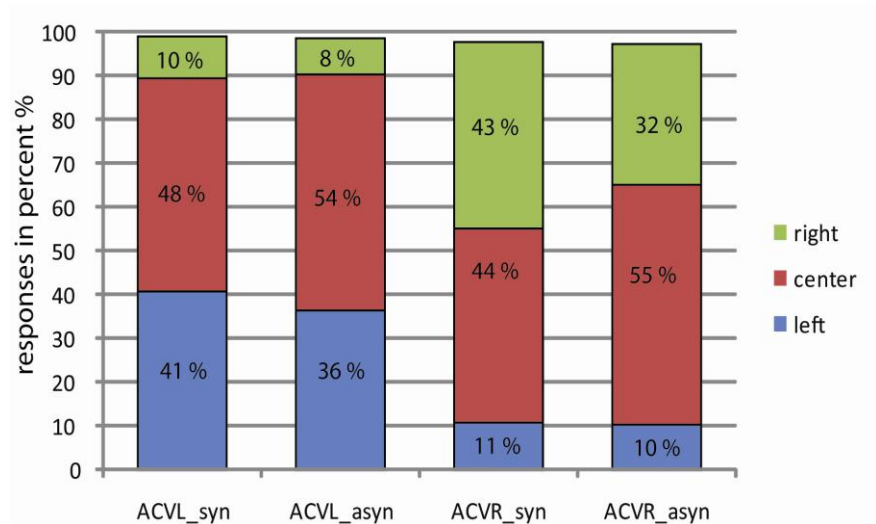


Abbildung 17: Verhaltensergebnisse 2 Experiment 2: prozentualer Anteil der gegebenen Antworten für die Lokalisierung der Töne bei synchroner und asynchroner audiovisueller Stimulation. Die zentral präsentierten Töne (A_C) werden mit rechts- (V_R) oder links (V_L) präsentierten visuellen Reizen dargeboten. Die wahrgenommene Richtung wird durch entsprechende Farben kodiert.

Für die Reaktionszeiten (Tabelle 1) wurde ebenfalls eine dreifaktorielle Varianzanalyse mit Messwiederholung für die Faktoren zeitliche Kongruenz (synchron versus asynchron), visuelles Hemifeld (links versus rechts) und Illusion (korrekt wahrgenommen versus Illusion) berechnet. Hierbei zeigte sich ein starker Haupteffekt für den Faktor zeitliche Kongruenz [$F(1;22 F = 56,5 p < 0.001)$] sowie Interaktionseffekte für die Faktoren zeitliche Kongruenz x Illusion [$F(1.23 F = 32.3 p < 0.001)$] bzw. zeitliche Kongruenz x Illusion x visuelles Hemifeld [$F(1;22 F = 9.4 p < 0.006)$]. Post-Hoc durchgeführte T-Tests zeigten, dass sich synchrone- und asynchrone Bedingungen, bis auf die synchronen- und asynchronen Illusionsbedingungen der Stimuluskombination $A_C V_L$, signifikant voneinander unterschieden (alle p 's $< 0,03$).

Tabelle 1 gemittelte Verhaltensdaten, RTs und t-Tests für die Bedingungen A_C , $A_C V_L$ und $A_C V_R$

Bedingungen	RT	t-Werte	p-Werte	Verhalten-antworten in %	t-Werte	p-Werte
$A_C V_L$ syn Illusion	687 ms			41		
$A_C V_L$ syn keine Illusion	723 ms	4.2	0.001	48	-6.5	0.001
versus A_C	593 ms			74		
$A_C V_L$ asyn Illusion	682 ms			36		
$A_C V_L$ asyn keine Illusion	657 ms	2.1	0.05	54	-4.2	0.001
versus A_C	593 ms			74		
$A_C V_R$ syn Illusion	723 ms			43		
$A_C V_R$ syn keine Illusion	718 ms	4.0	0.001	44	-6.5	0.001
versus A_C	593 ms			74		
$A_C V_R$ asyn Illusion	689 ms			32		
$A_C V_R$ asyn keine Illusion	668 ms	2.4	0.03	55	-3.7	0.001
versus A_C	593 ms			74		

3.2.4.1.2.2 ALVR und ARVL

Für die Bedingungen in denen die auditorischen Stimuli kontralateral zu den Lichtblitzen präsentiert wurden (A_LV_R und A_RV_L), zeigten sich im Vergleich zu den entsprechenden unimodal präsentierten Tönen ähnlich signifikant hohe Unterschiede (Abbildung 18 und Tabelle 2) wie für die entsprechenden Vergleiche mit den Stimuluskombinationen A_CV_L und A_CV_R . Für die Analyse jener Bedingungen wurde eine dreifaktorielle Varianzanalyse mit Messwiederholung für die Faktoren zeitliche Kongruenz (synchron versus asynchron), visuelles Hemifeld (links versus rechts) und Illusion (korrekt wahrgenommen versus milde Illusion versus extreme Illusion) berechnet.

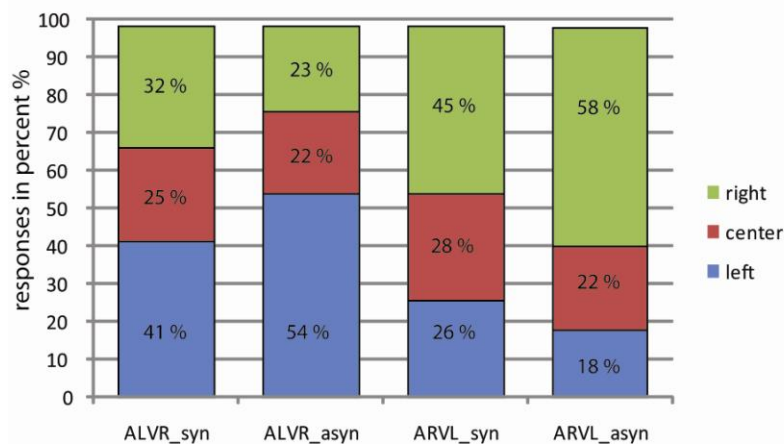


Abbildung 18: Verhaltensergebnisse 3 Experiment 2: prozentualer Anteil der gegebenen Antworten für die Lokalisierung der Töne bei synchroner und asynchroner audiovisueller Stimulation. Die links- (A_L) oder rechts präsentierten Töne (A_R) werden mit rechts- (V_R) oder links präsentierten visuellen Reizen dargeboten. Die wahrgenommene Richtung wird durch entsprechende Farben kodiert.

Hier wurde ein Haupteffekt für den Faktor Illusion [$F(1.1;26 F = 7.6 p < 0.008)$] sowie ein Interaktionseffekt für die Faktoren zeitliche Kongruenz x Illusion [$F(1.4;33 F = 22.6 p < 0.001)$] gefunden. Post-Hoc T-Tests zeigten stark signifikante Unterschiede zwischen synchron- und asynchron präsentierten Stimuluskombinationen für korrekt wahrgenommene Tonrichtungen (beide p 's < 0.001) bzw. signifikante Unterschiede zwischen synchron- und asynchron präsentierten Stimuluskombinationen für extreme Illusionen (beide p 's < 0.001). Die mild wahrgenommenen Illusionen unterschieden sich hinsichtlich ihrer zeitlichen synchronen oder asynchronen Präsentation nur für die Bedingung A_RV_L ($p < 0.04$) signifikant, nicht aber für die Bedingung A_LV_R . Wie für die Verhaltensdaten, wurde auch für die Reaktionszeiten der entsprechenden Bedingungen eine dreifaktorielle Varianzanalyse mit Messwiederholung für die Faktoren zeitliche Kongruenz (synchron versus asynchron), visuelles Hemifeld (links versus rechts) und Illusion (korrekt wahrgenommen versus milde

Illusion versus extreme Illusion) berechnet. Hierbei wurde ein Haupteffekt des Faktors zeitliche Kongruenz [$F(1;22) = 23$, $p < 0.001$] ermittelt. Die entsprechenden Post-Hoc T-Tests zeigten, bis auf die Bedingung ‚milde Illusion $A_R V_L$ ‘, signifikante Unterschiede zwischen synchron und asynchron präsentierten Stimuluskombinationen (alle p 's < 0.03).

Tabelle 2 gemittelte Verhaltensdaten, RTs und t-Tests für die Bedingungen A_L , A_R , $A_R V_L$ und $A_L V_R$

Bedingungen	RT	t-Werte	p-Werte	Verhaltens- antworten in %	t-Werte	p-Werte
$A_L V_R$ syn milde Illusion	741ms			25		
$A_L V_R$ syn keine Illusion versus A_L	719ms 598ms	3.3	0.003	41 70	-6.0	0.001
$A_L V_R$ asyn milde Illusion	710ms			22		
$A_L V_R$ asyn keine Illusion versus A_L	650ms 598ms	1.5	0.14	54 70	-4.8	0.001
$A_R V_L$ syn milde Illusion	739ms			28		
$A_R V_L$ syn keine Illusion versus A_R	686ms 571ms	4.1	0.001	45 80	-3.2	0.004
$A_R V_L$ asyn milde Illusion	689ms			22		
$A_R V_L$ asyn keine Illusion versus A_R	646ms 571ms	3.2	0.005	58 80	-6.0	0.001

3.2.4.2 fMRT-Daten

Im ersten Abschnitt dieses Kapitels werden die fMRT-Resultate des Lokalisationsdurchgangs erläutert, welche der Identifikation visueller- und auditorischer Areale dient. Im

Anschluss daran werden jene Kontraste besprochen, welche die neuronale Basis der Bauchrednerillusion repräsentieren. Dabei soll insbesondere auf Aktivierungen eingegangen werden, die zur Beantwortung der einleitend gestellten Fragen relevant sind. Zusätzliche Aktivierungen außerhalb der definierten Masken, können aus den Tabellen im Anhang entnommen werden.

3.2.4.2.1 Lokalisationsdurchgang

Die unter Kapitel 4.2.1.1 aufgeführten Kontraste ($p < 0.01$; $k > 200$) für die visuell-, und auditorisch assoziierten Regionen werden im Folgenden dargestellt (Abbildung 19, siehe Anhang Koordinatentabelle 6). Die unimodalen, rein auditorischen Bedingungen haben, relativ zu den rein visuellen Bedingungen, bilaterale Aktivierungsmuster in temporalen Regionen, darunter Gyrus temporalis superior (STG), Gyrus Insularis (GI), die Heschl'schen Gyri (HG), dem Planum Temporale (PT) und geringe Teile des Sulcus temporalis superior (STS) hervorgerufen. Die visuell präsentierten Reize modulierten bilateral den Sulcus Calcarinus (CS), Gyrus Lingualis (GL), Gyrus temporalis medialis (GTM), Cuneus (Cu),

Gyrus okzipitalis inferior (GOI), Gyrus okzipitalis (OG), Gyrus cingularis (GC), Sulcus parietookzipitalis (SPO) und den Gyrus orbitalis (GO).

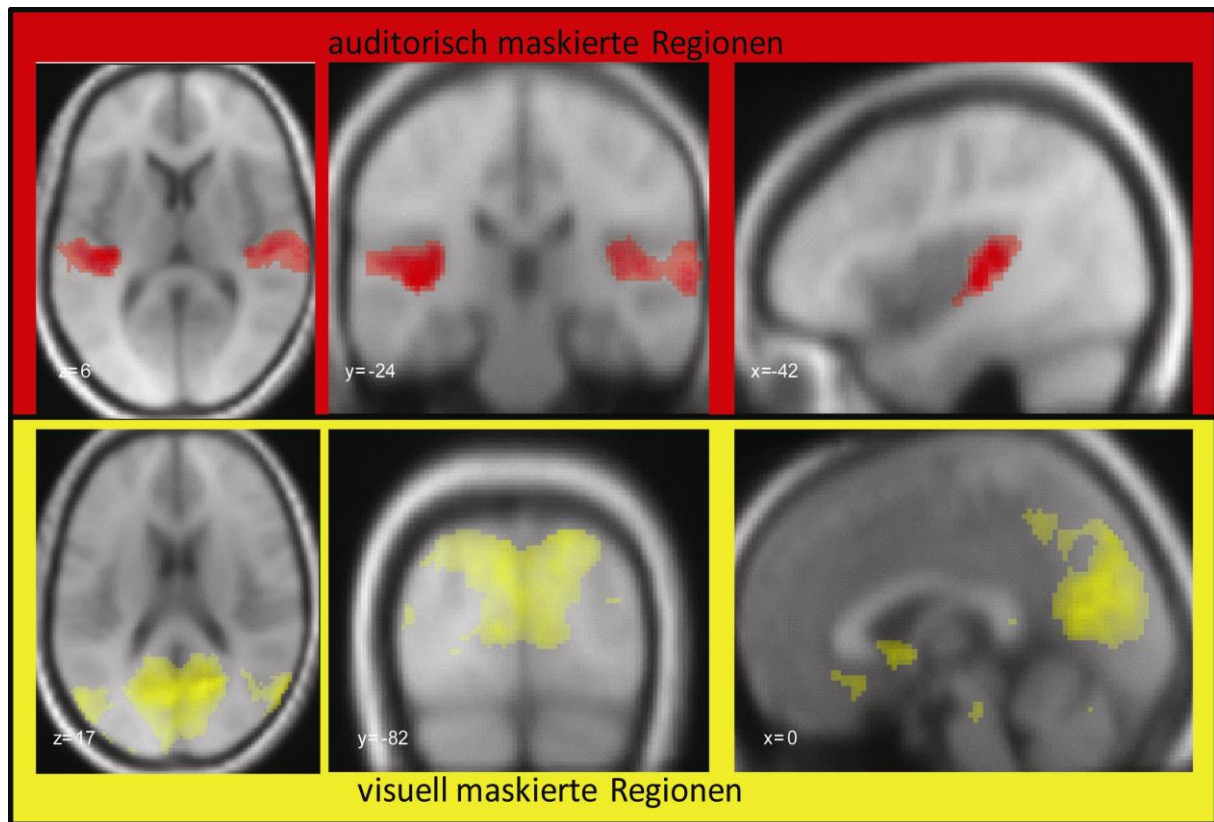


Abbildung 19: Sensorisch-spezifische BOLD-Aktivierungen. Unimodal präsentierte visuelle- bzw. auditorische Reize rufen BOLD-Signale in entsprechenden sensorischspezifischen Regionen hervor

3.2.4.2.2 Experimentelle Kontraste 1:

zentral präsentierter Ton (AC) und peripher präsentierte visuelle Stimuli (VL und VR)

3.2.4.2.2.1 ACVL/VR syn Nichtillusion > ACVL/VR syn Illusion

Bei der Präsentation von zentralen auditorischen Reizen in Kombination mit zeitgleich aber räumlich inkongruenten visuellen Stimuli, zeigten sich wie in der Vorstudie (Bonath et al. 2007) bei den korrekt wahrgenommenen Bedingungen größere BOLD-Antworten im STG innerhalb auditorisch maskierter Areale. Diese BOLD-Modulationen traten in der Hemisphäre ipsilateral zum präsentierten Blitzlicht auf und waren bei den Bedingungen, in denen die Töne aus der Richtung des zeitgleich präsentierten visuellen Stimulus (Bauchrednerillusion) wahrgenommen wurden, weniger stark ausgeprägt ($p < 0.02$; $k > 10$). Für die lokalen Maxima der oben aufgeführten Areale, wurden Beta-Gewichte extrahiert und (A_{CVL} NichtIllusionen versus Illusionen und A_{CVR} NichtIllusionen versus Illusionen) und in Abbildung 20 dargestellt. Die entsprechend ermittelten Beta-Gewichte von Nichtillusions- und

Illusionsbedingungen unterschieden sich signifikant voneinander ($A_C V_R$ $p < 0.05$; $A_C V_L$ $p < 0.005$). Für die oben genannten Kontraste der Bedingungen $A_C V_L$ und $A_C V_R$ (Abbildung 20, siehe Anhang Koordinatentabelle 7) zeigten sich, innerhalb visuell maskierter Regionen, BOLD-Aktivierungen im GOI, welche ebenfalls in der Hemisphäre ipsilateral zum präsentierten visuellen Reiz gefunden wurden. In Abbildung 20 sind zudem die extrahierten Beta-Gewichte aus den lokalen Maxima, welche signifikante Signalunterschiede ($A_C V_R$ $p < 0.03$ $A_C V_L$ $p < 0.01$) zwischen den Nichtillusions- und Illusionsbedingungen der beiden Stimuluskombinationen $A_C V_R$ und $A_C V_L$ zeigen, in einem Diagramm abgetragen. Hier konnte beobachtet werden, dass die neuronale Antwort für Bedingungen, bei denen der irrelevante visuelle Reiz weniger Einfluss auf die Tonlokalisation hatte, vergleichsweise stärker war, als bei jenen visuellen Reizen, die zu einer Bauchrednerillusion führten.

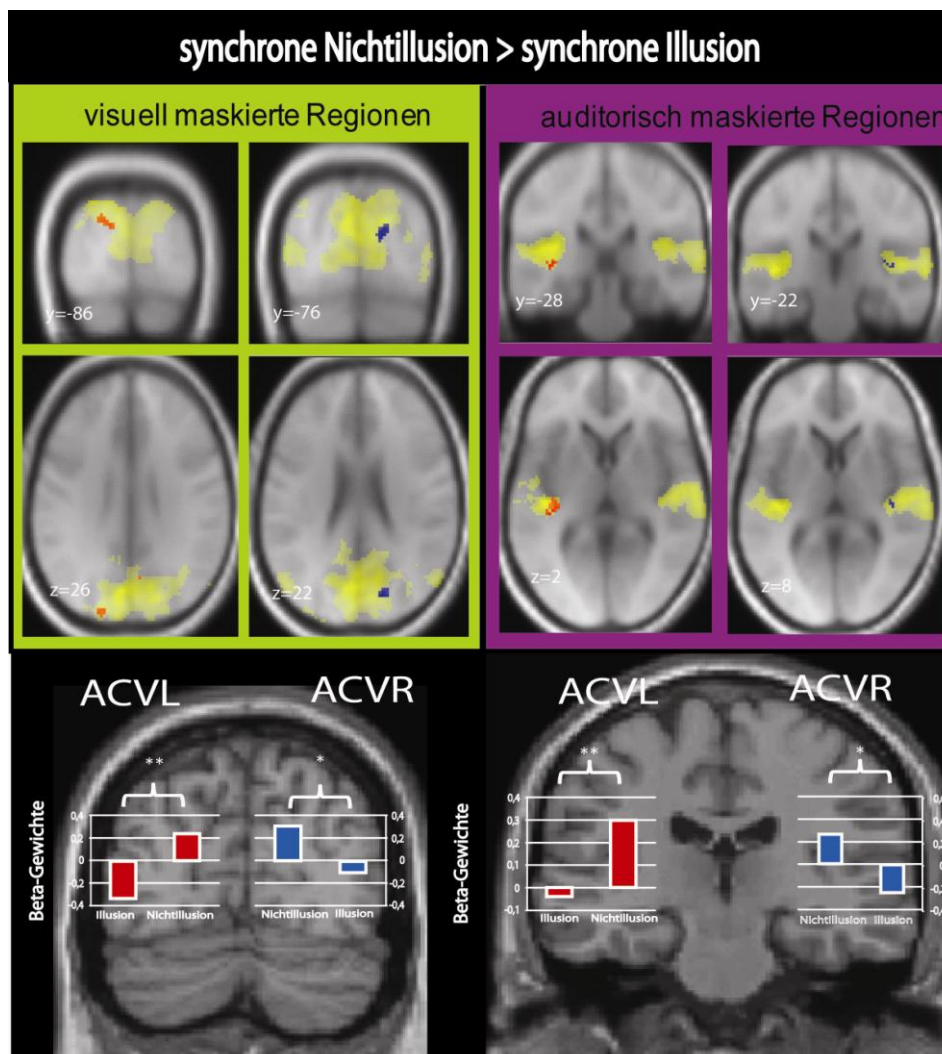


Abbildung 20: Nichtillusion versus Illusion. Abgebildet sind die Aktivierungen für den angegebenen Kontrast der Bedingungen $A_C V_L$ und $A_C V_R$ innerhalb der sensorischspezifischen visuellen- bzw. auditorischen Regionen. Darunter sind die entsprechenden Beta-Gewichte aus den Voxeln mit den lokalen Maxima gegeneinander abgetragen.

3.2.4.2.2.2 ACVL/VR syn Illusion > ACVL/VR syn Nichtillusion

Der entgegengesetzte Kontrast brachte vergleichsweise kleine BOLD-Modulationen kontralateral zum visuell präsentierten Stimulus, in auditorisch maskierten Regionen hervor ($p < 0.02$; $k > 5$). Für jene Bedingungen, in denen die Probanden den zentral präsentierten Ton aus der Richtung des visuellen Stimulus wahrgenommen haben, ergaben sich somit größere BOLD-Antworten für die Hemisphäre kontralateral zum präsentierten Lichtblitz im STG (auditorische Maske), als bei den korrekt wahrgenommenen Bedingungen. Die entsprechend extrahierten Beta-Gewichte aus dem STG, zeigten ebenfalls für die Bedingungen A_CV_L und A_CV_R signifikante Signalunterschiede zwischen den Illusions- und Nichtillusionsbedingungen (A_CV_L $p < 0.02$ A_CV_R $p < 0.03$), wenn der visuelle Reiz im kontralateralen Hemifeld präsentiert wurde (Abbildung 21, siehe Anhang Koordinatentabelle 8).

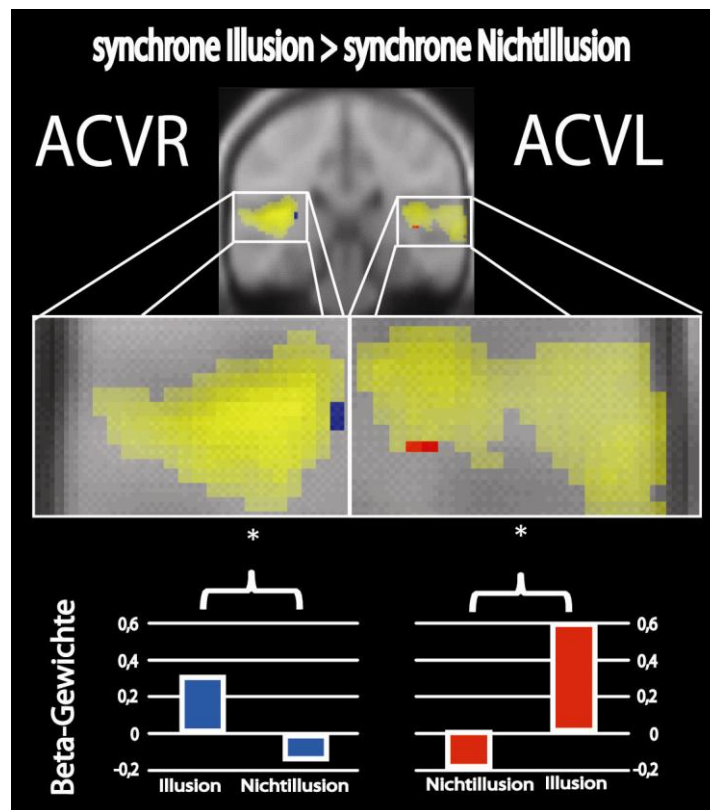


Abbildung 21: Illusion versus Nichtillusion. Abgebildet sind die Aktivierungen für den in der Überschrift angegebenen Kontrast der Bedingungen A_CV_L und A_CV_R innerhalb auditorischer Areale. Darunter sind die entsprechenden Beta-Gewichte aus den Voxeln mit den lokalen Maxima gegeneinander abgetragen.

3.2.4.2.2.3 ACVL/VR asyn Illusion > ACVL/VR syn Illusion

BOLD-Effekte, die das Antwortverhalten für die Illusionsbedingungen bei asynchroner versus synchroner Reizpräsentation widerspiegeln, wurden in auditorisch assoziierten Arealen ipsilateral zum präsentierten Blitzlicht gefunden (Abbildung 22, siehe Anhang Koordinatentabelle 9). Der Bedingung A_CV_L konnten starke links- und schwächere rechtshemispherische BOLD Modulationen im STG zugeordnet werden. Für die Bedingung A_CV_R zeigten sich ebenfalls stärkere BOLD Modulationen im STG ipsilateral zum präsentierten Blitzlicht. In Abbildung 22 sind die signifikant unterschiedlichen Illusionsbedingungen mit den entsprechend extrahierten Beta-Gewichten abgebildet. Sie zeigen, dass die neuronale Antwort der Illusionswahrnehmungen für die synchron präsentierten Stimuluskombinationen in der Hemisphäre ipsilateral zum präsentierten visuellen Reiz geringere Aktivität aufweist, als die wahrgenommene Lokalisationsillusion für die asynchron präsentierten audiovisuellen Stimuli (STG rechtshemispherisch: A_CV_L $p < 0.02$; STG linkshemispherisch: A_CV_R $p < 0.05$). Abbildung 22 demonstriert zur besseren Veranschaulichung die Modelle der hemisphärenspezifischen Aktivierungsverteilung und reflektiert somit die Verarbeitungshypothese aus der Vorstudie von Bonath et al. (Bonath, et al. 2007). Die extrahierten Beta-Gewichte der synchronen- und asynchronen Nichtillusionsbedingungen zeigten hierbei keine signifikanten Unterschiede.

3.2.4.2.2.4 syn Nichillusion versus Illusion > asyn Nichillusion versus Illusion

Die Analyse des Interaktionskontrastes, d.h. der Vergleich der korrekt wahrgenommenen Tonquellen versus die Illusionswahrnehmungen in Abhängigkeit der zeitlichen Abfolge der auditorisch und visuell präsentierten Reize (asynchron versus synchron), zeigte größere BOLD-Antworten im STG für die Hemisphäre ipsilateral zum präsentierten visuellen Stimulus der Bedingung A_CV_L . Die extrahierten Beta-Gewichte aus dem lokalen Maximum des STG für die BOLD-Aktivierung der relevanten Bedingungen, wiesen eine negative Differenz der asynchronen Nichtillusions- versus Illusionsbedingungen auf. Die Differenz der Beta-Gewichte von synchron präsentierten Nichtillusions- versus Illusionsbedingungen war hingegen positiv, in Übereinstimmung mit unserem Suppressionsmodell (siehe Abbildung 23, siehe Anhang Koordinatentabelle 10). Eine entsprechende 2 x 2-faktorielle Varianzanalyse mit Messwiederholung für die Faktoren zeitliche Kongruenz (synchron versus asynchron) und Illusion (Nichtillusion versus Illusion) zeigte einen signifikanten Interaktionseffekt zwischen den Faktoren zeitliche Kongruenz und Illusion [$F(1,22) F = 7.3$ $p < 0.013$]. Für die Bedingung

$A_C V_R$ konnten für jenen Interaktionskontrast keine signifikanten BOLD-Antworten gefunden werden.

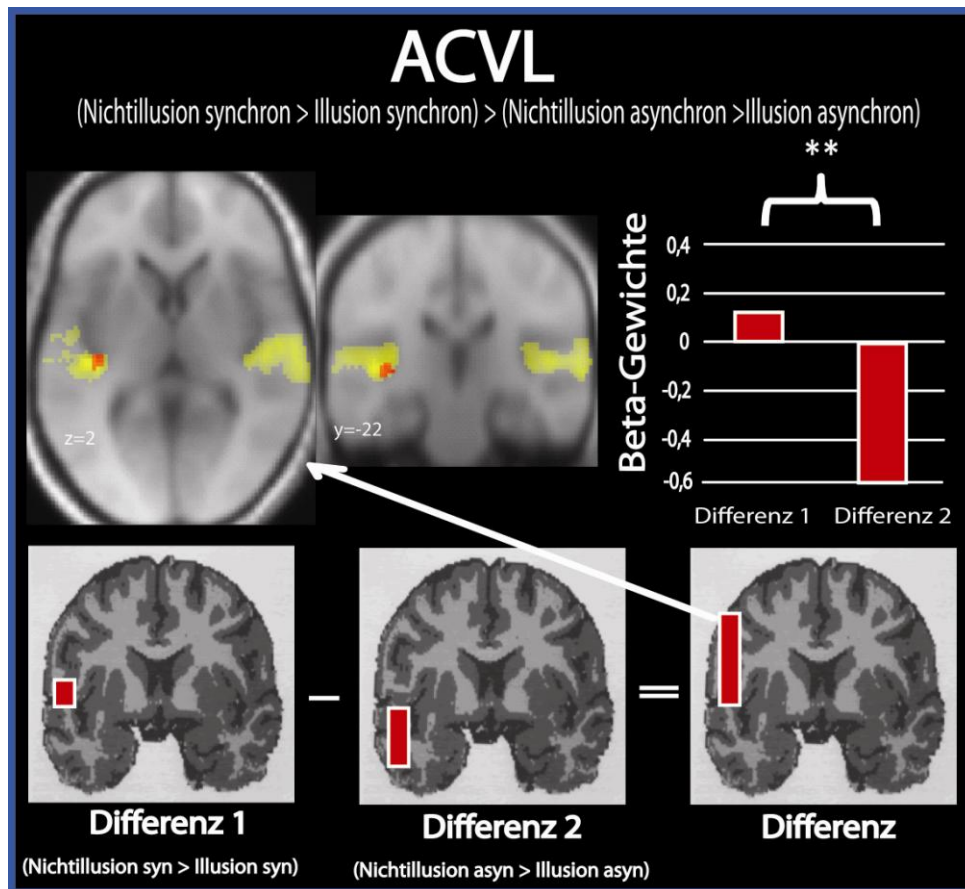


Abbildung 23: Interaktionskontraste1 Abgebildet sind die Aktivierungen für den in der Überschrift angegebenen Interaktionskontrast der Bedingung ACVL innerhalb auditorischer Areale mit den entsprechend abgetragenen Beta-Gewichten aus der Kontrastdifferenz 1 syn Nichtillusion versus syn Illusion bzw. der Kontrastdifferenz 2 Nichtillusion versus asyn Illusion.

3.2.4.2.2.5 syn Illusion versus Nichtillusion > asyn Illusion versus Nichtillusion

Der Interaktionskontrast, zwischen der Illusion versus Nichtillusion in Abhängigkeit, ob jene audiovisuell präsentierten Reize synchron oder asynchron präsentiert wurden, modulierte den STG innerhalb der auditorisch maskierten Regionen für die Hemisphäre kontralateral zum visuell präsentierten Stimulus für die Bedingung ACVR. Zusätzlich wurden die mittleren Beta-Gewichte der relevanten Bedingungen aus dem lokalen Maximum des STG extrahiert (siehe Abbildung 24, siehe Anhang Koordinatentabelle 11). Mit jenen Beta-Gewichten, für die Illusions- und Nichtillusionsbedingungen, wurde eine 2 x 2-faktorielle Varianzanalyse mit Messwiederholung für die Faktoren zeitliche Kongruenz (synchron versus asynchron) und Illusion (Nichtillusion versus Illusion) durchgeführt. Hierbei zeigte sich ein signifikanter Interaktionseffekt zwischen den Faktoren zeitliche Kongruenz und Illusion [$F(1,22) F = 4,7 p$

< 0.041)]. Für die Bedingung ACVL konnten für jenen Interaktionskontrast keine signifikanten BOLD-Antworten gefunden werden.

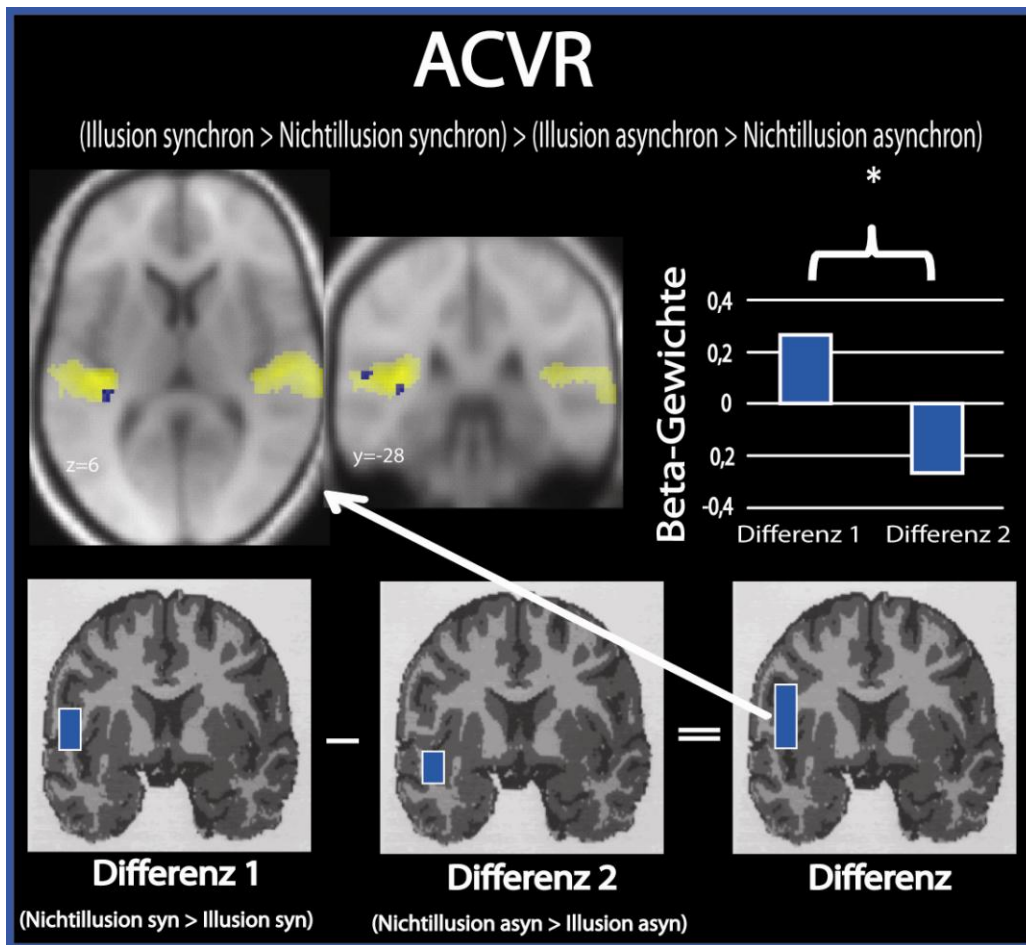


Abbildung 24: Interaktionskontraste² Abgebildet sind die Aktivierungen für den in der Überschrift angegebenen Interaktionskontrast der Bedingung ACVR innerhalb auditorischer Areale mit den entsprechend abgetragenen Beta-Gewichten aus der Kontrastdifferenz 1 syn Nichtillusion versus syn Illusion bzw. der Kontrastdifferenz 2 asyn Nichtillusion versus asyn Illusion.

3.2.4.2.3 Experimentelle Kontraste 2

periphere Töne (AL versus AR) mit kontralateral visueller Stimuluspräsentation (VL und VR)

3.2.4.2.3.1 ALVR/ARVL Nichtillusion > milde Illusion

Abbildung 25 (siehe Anhang Koordinatentabelle 12) zeigen peripher dargebotene Töne in Kombination mit ungleichzeitig und kontralateral präsentierten visuellen Stimuli. Bedingung ALVR zeigt innerhalb auditorischer Regionen, für den Kontrast „Nichtillusionen versus milde Illusionen“, größere bilaterale BOLD-Aktivierungen im PT. Dagegen konnte für denselben Kontrast mit den synchronen Reizkombinationen keine signifikante Hirnaktivierung

festgestellt werden. Für die Bedingung ARVL zeigte sich eine stärkere BOLD-Modulation in der auditorischen Hirnregion PT, innerhalb der Hemisphäre kontralateral zum präsentierten auditorischen Stimulus für den Kontrast „Nichtillusion versus milde Illusion“. Der entsprechende Vergleich mit den synchronen Stimuluskombinationen zeigte schwächere BOLD-Modulationen im PT innerhalb der Hemisphäre kontralateral zum auditorisch präsentierten Stimulus.

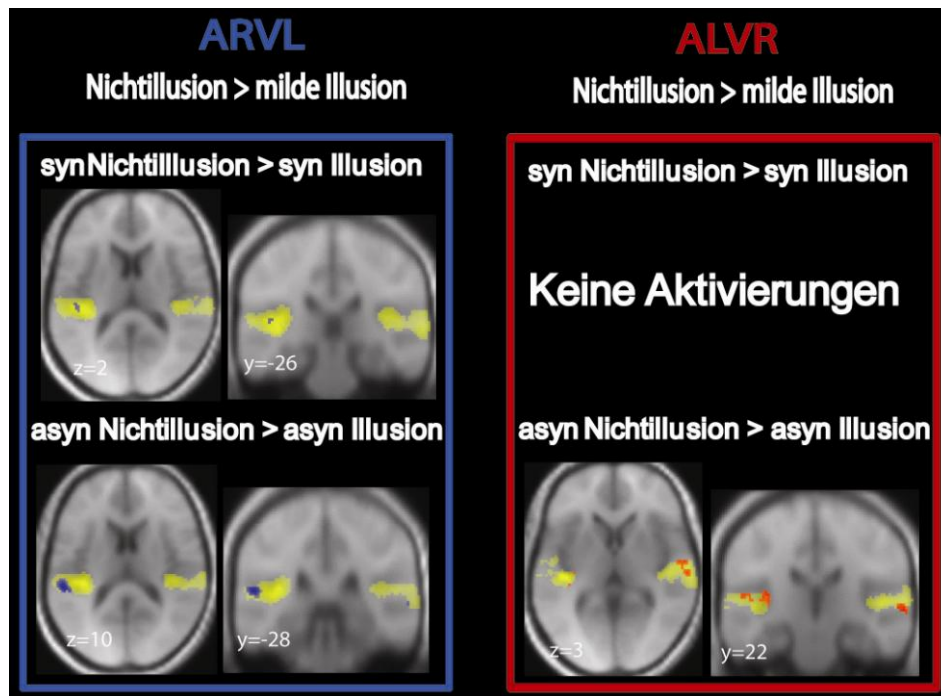


Abbildung 25: Nichtillusion versus milde Illusion. Abgebildet sind die Aktivierungen für den in der Überschrift angegebenen Kontrast der Bedingungen $A_{R}V_{L}$ (blau) und $A_{L}V_{R}$ (rot) innerhalb auditorischer Areale.

3.2.4.2.3.2 ALVR/ARVL Illusion > keine Illusion

Kontrastiert man die Illusions- versus Nichtillusionsbedingungen, zeigen sich bilaterale Aktivierungsmuster im auditorischen Areal (PT) für die synchronen Stimuluskombinationen ($A_{L}V_{R}$) bzw. keine Aktivierungen für die entsprechenden asynchronen Reizkombinationen. Für die Bedingung $A_{R}V_{L}$ zeigt sich für denselben Kontrast keine BOLD-Aktivierung. Im Gegensatz dazu wurden für die asynchron präsentierten Stimuluspaare neuronale Modulationen im auditorisch assoziierten Areal des PT, innerhalb der Hemisphäre kontralateral zum präsentierten Ton, gefunden ($p < 0.03$; $k > 10$).

3.2.5 Diskussion

In Experiment 2 wurde getestet, ob sich das Verhalten der audiovisuell präsentierten Reize bezüglich der Wahrnehmung der Tonquellen (Nichtillusion versus Illusion) in Abhängigkeit der reizbezogenen zeitlichen Darbietung (synchron versus asynchron) unterscheidet. Darüberhinaus sollte die hier vorgelegte Studie ein neuronales Korrelat der wahrgenommenen Illusionen und Nichtillusionen in Abhängigkeit ihrer zeitlichen Darbietungsabstände (synchron versus asynchron) innerhalb visuell und auditorisch maskierter Areale aufdecken. In der Vorstudie von Bonath et al. (Bonath, et al. 2007) wurden neuronale Suppressionseffekte postuliert, welche den Verarbeitungsprozess der Bauchrednerillusion innerhalb der Hemisphäre kontralateral zum visuell präsentierten Reiz im auditorischen Kortex, reflektieren. In der hier präsentierten Studie wurde deshalb untersucht, ob a) die Ergebnisse der fMRT Untersuchung aus der Vorstudie von Bonath et al. (2007) repliziert werden können, b) neuronale Korrelate für die unterschiedlichen Verhaltensdaten, welche zum einen auf die synchrone- und asynchrone Anordnung der audiovisuell präsentierten Reize zurückgehen, in auditorisch maskierten Regionen zu beobachten sind und c) für das Entstehen der Bauchrednerillusion ein neuronaler Verarbeitungsmechanismus zum Tragen kommt, welche eher auf einen neuronalen Suppressionseffekt, einer erhöhten neuronalen Aktivität oder einer Kombination aus beiden besteht.

3.2.5.1 Verhaltensdaten

Die in der vorliegenden Studie dargestellten Verhaltenseffekte zeigen im Vergleich zum Vorgängerexperiment von Bonath et al. (2007) grundsätzlich dieselben Verhaltensmuster.

3.2.5.1.1 Unimodal präsentierte Töne (AL, AC, AR)

Für die unimodal präsentierten Töne konnten vergleichsweise hohe Trefferraten für alle drei Tonrichtungen in beiden Studien beobachtet werden (>70%). Außerdem zeigt sich eine Tendenz bezüglich der höheren Lokalisierungsgenauigkeit von Tönen, welche im rechten visuellen Hemifeld präsentiert wurden, was auch die Studie von Bolognini et al. (Bolognini, et al. 2005) zeigen konnte. Der gefundene Verhaltenseffekt für die Genauigkeit der Tonlokalisierung könnte möglicherweise ein Hinweis auf die bessere Verarbeitung in der dominierenden Hemisphäre sein. Hierzu konnten Geschwind und Levitsky (Geschwind and Levitsky 1968; Levitsky and Geschwind 1968) in einem strukturellen Vergleich hemisphärenspezifische Asymmetrien bezüglich des PT aufzeigen. Die Autoren zeigten

diesbezüglich an 100 post mortem untersuchten Gehirnen ein größeres Volumen des linken PT. Ob sich der gefundene Verhaltenseffekt auf einen präziseren Verarbeitungsprozess a) innerhalb der dominanten Hemisphäre auf Grund des größeren Volumens in der linken Hemisphäre zurückführen lässt oder b) auf den Fakt zurückzuführen ist, dass die linke Hemisphäre größtenteils stärker mit der Sprachverarbeitung assoziiert ist oder c) die kulturelle Komponente wie z.B. den rechtsseitigen Straßenverkehr (persönliche Diskussion Uta Noppeney) hierbei einen verstärkten Einfluss hat, kann zu diesem Zeitpunkt nicht mit Bestimmtheit gesagt werden. Ganz ähnliche Beobachtungen wurden in einer anderen Studie gemacht, wobei die Versuchspersonen kongruente- bzw. inkongruente audiovisuelle Bewegungsrichtungen beurteilen sollten und klar bessere Verhaltensdaten lieferten, wenn sich die visuellen- und auditorischen Reize zusammen von links nach rechts bewegten (Sadaghiani, et al. 2009). Eine andere Variante, welche diese natürlich rechtslastige Tonlokalisation erklären würde, ist das Phänomen des ‚auditorischen Pseudoneglekts‘ (Sosa, et al. 2010). Genau wie die rechtshemisphärische Spezialisierung für visuo-räumliche Aufmerksamkeit und einen damit einhergehenden Anstieg der Saliency visuell präsentierter Reize im linken Hemifeld (McCourt and Jewell 1999) gibt, existiert eine linkshemisphärische Spezialisierung für auditorisch-räumliche Aufmerksamkeit und einen damit einhergehenden auditorischen Saliencyanstieg im rechten Hemifeld.

3.2.5.1.2 Zentral präsentierter Ton (AC) und peripher präsentierte visuelle Stimuli (VL und VR)

Mit synchron- oder asynchron- auftretenden visuellen Reizen (VL oder VR) in Kombination mit einem zentralen Ton, hat sich die wahrgenommene Schallquelle von der ursprünglich physikalisch mittig präsentierten-, entweder zur linken- oder zur rechten Seite verschoben. Diese hier gefundenen Effekte replizieren die Verhaltensdaten von Bonath et al. (2007), welche zudem auch aus vielen klassischen Experimenten bezüglich des Bauchrednereffektes bekannt sind (Bertelson and Radeau 1981; Jack and Thurlow 1973; Radeau and Bertelson 1974; Radeau and Bertelson 1978; Radeau and Bertelson 1987; Vroomen and de Gelder 2004). Die aufgezeigte Interaktion zwischen den Faktoren zeitliche Kongruenz und Illusion unterstreicht, dass die zeitliche Komponente, d.h. ob dem Probanden der visuelle Stimulus vor dem auditorischen Reiz oder beide Reize gleichzeitig präsentiert wurden, eine modulierende Wirkung auf korrekt- und illusionär wahrgenommenen Tonrichtungen hat. Der vorliegende Befund deckt sich mit Ergebnissen zweier Studien (Slutsky and Recanzone 2001; Wallace, et al. 2004), welche ebenfalls zeigen konnten, dass die Erhöhung der räumlichen- und zeitlichen

Diskrepanz zwischen visuell und auditorisch präsentierten Stimuli, die Wahrscheinlichkeit einer Illusionswahrnehmung mindert. Beim Lokalisieren von Tönen, welche zeitlich (0, 200, 500 oder 800 ms) und räumlich (0°, 5°, 10° oder 15°) mit visuellen Stimuli kombiniert wurden, beobachteten Wallace et al. (Wallace, et al. 2004) bei den größten räumlichen (15°) und zeitlichen (800 ms) audiovisuellen Diskrepanzen immer noch substantielle Bauchrednereffekte. Die Autoren berichteten außerdem, dass sich die perzeptuelle Attraktion des auditorischen Stimulus ins Negative umkehrte (entgegengesetzt zum visuell präsentierten Stimulus), wenn die Probanden die zusammen präsentierten Reize als nicht zusammengehörig beurteilten. Signifikant reduzierte Bauchrednerillusionen bei asynchroner audiovisueller Stimuluspräsentation, konnten auch in der Studie von Bischoff et al. (Bischoff, et al. 2007) gezeigt werden. Bei der hier benutzten asynchronen Reizkombination, könnte ein dem auditorischen Reiz vorangestellter visueller Stimulus möglicherweise als räumlicher Hinweisreiz dienen. Somit kann argumentiert werden, dass der Verhaltenseffekt eines wahren Illusionsperzeptes dem Effekt einer exogenen Aufmerksamkeitsverschiebung in die Richtung des visuellen Flashes weichen muss (siehe Experiment 3). Hierzu konnten Posner und Cohen (Posner and Cohen 1984) beispielsweise zeigen, dass ein in der Peripherie gezeigter visueller Hinweisreiz eine Aufmerksamkeitsorientierung auslöst, welche sich durch die verbesserte Zielreizdetektion, auf der entsprechenden Seite, plus schnellerer Reaktionszeiten erkennen lässt. Einige Forscher hingegen konnten diesen Effekt nicht replizieren (Tassinari, et al. 1994). Der Effekt der verdeckten Aufmerksamkeitsbahnung durch exogene Hinweisreize entsteht nicht nur bei Stimuluskombinationen der gleichen Modalität (Hinweisreiz-visuell und Zielreiz-visuell, Hinweisreiz-auditorisch und Zielreiz-auditorisch), sondern auch durch modalitätsübergreifende Hinweis-Zielreiz Kombinationen (Schmitt, et al. 2000; Spence 1994; Spence and Driver 1997; Spence, et al. 2000; Spence, et al. 1998; Tassinari and Campara 1996; Ward 1994). Hierbei zeigen sich jedoch modalitätsspezifische Unterschiede bezüglich der Aufmerksamkeitsverschiebung. Während Spence und Driver (Spence 1994) zeigen konnten, dass visuelle Hinweisreize im linken oder rechten visuellen Hemifeld keine signifikant bessere Aufgabenbearbeitung mit entsprechender RT Beschleunigung für die auditorisch präsentierten Zielreize zur Folge hatten, konnten Ward et al. (Ward 1994) genau diesen Effekt zeigen. Zudem zeigen weitere Studien, welche zeigen, dass jene Zielreizdetektion durch entsprechende Hinweisreize nicht verbessert, sondern eher gehemmt werden. In diesem Zusammenhang schlugen Posner und Cohen (Posner and Cohen 1984) vor, dass der visuelle Hinweisreiz, zuerst die Aufmerksamkeit automatisch auf die indizierte Position lenkt (Bahnungseffekt), sie dann aber, wenn die SOA von 200ms überschritten wird,

wieder zum Fixationsort zurückkehrt und die Reorientierung jener räumlichen Aufmerksamkeit auf die indizierte Position gehemmt wird. Dieser sogenannte „Inhibition of Return“ (IOR)-Effekt kann sogar in modalitätsübergreifenden Hinweis-Zielreiz Kombinationen beobachtet werden (Reuter-Lorenz, et al. 1996; Spence and Driver 1998a; Spence and Driver 1998b; Spence, et al. 1998; Tassinari and Campara 1996). In diesem Zusammenhang konnten Maruff et al. (Maruff, et al. 1999) in einer Studie belegen, dass räumliche Aufmerksamkeitsverschiebung in die Richtung des vorher präsentierten visuellen Hinweisreizes nur dann stattfand, wenn die SOA zwischen dem Hinweisreiz und dem auditorischen Zielreiz sehr kurz war. Die Erkenntnisse aus der aktuellen Literatur sprechen demzufolge eher gegen die Beteiligung von exogenen (automatischen) räumlichen Aufmerksamkeitsprozessen und für einen rein perzeptuellen Mechanismus bei der Entstehung des Bauchrednereffektes durch asynchrone Stimuluspräsentation.

Es kann allerdings nicht vollständig ausgeschlossen werden, dass endogene- sowie exogene Aufmerksamkeitsprozesse bei der Entstehung jenes Bauchrednereffektes involviert waren. Es gibt jedoch Studien, welche zeigen konnten, dass jene endogenen- und exogenen Aufmerksamkeitsprozesse bei der Illusionsentstehung keine Rolle spielen (Vroomen and de Gelder 2004). Weiterhin beschrieben Studien an Patienten mit einem unilateralen Neglekt, dass die Bauchrednerillusion auch ohne die bewusste Wahrnehmung von parallel präsentierten visuellen Stimuli funktioniert (Bertelson, et al. 2000a) und somit nicht hauptsächlich in einem fehlerbehafteten Reaktionsverhalten (response bias) hin zum visuellen Stimulus begründet liegt (Choe, et al. 1975). Alle diese Befunde deuten darauf hin, dass die gezeigten Verhaltensantworten aller Versuchspersonen größtenteils „wahre“ Illusionsperzepte widerspiegeln. Betrachtet man weiterhin die Reaktionszeitunterschiede zwischen synchron präsentierten Reizen und jenen Stimuluskombinationen, in denen der visuelle Lichtblitz dem Ton 250 ms vorangestellt war, zeigt sich eine signifikant schnellere Reaktionszeit für alle asynchron präsentierten Bedingungen. Obwohl die Versuchspersonen instruiert wurden, den visuellen Stimulus zu ignorieren, bzw. belehrt wurden, dass er keine relevante Information bezüglich der Tonrichtung beinhaltet, kann nicht ausgeschlossen werden, dass er bei den asynchronen Bedingungen als ein zeitlicher Hinweisreiz auf einen bevorstehenden Ton verstanden wurde und damit eine Erwartungsreaktion auf den kommenden auditorischen Stimulus ausgelöst hat, welche in eine schnellere motorische Reaktion mündete und zu verbesserter Lokalisationsgenauigkeit führte.

3.2.5.1.3 peripher präsentierter Ton (AL / AR) und kontralateral präsentierter visueller Stimulus (VL versus VR)

Wird ein peripher präsentierter Ton mit einem kontralateral platzierten synchronen- oder asynchronen Lichtblitz kombiniert, verschiebt sich die wahrgenommene Schallquelle vom ursprünglich links- oder rechts präsentierten Ton, zur zentralen Lautsprecherposition. Die Verhaltensdaten zeigen starke Ähnlichkeiten mit jenen Verhaltensdaten der fMRT Untersuchung aus der Vorstudie von Bonath et al. (2007). In beiden Studien war zudem zu beobachten, dass die verzerrte Wahrnehmung der auditorischen Quelle über die sagittale Mittellinie hinausgehen kann, wenn ein Lichtblitz kontralateral zum Ton präsentiert wird. Jene Bedingungen beinhalten, im Gegensatz zu den zentral wahrgenommenen Tönen (milde Illusion), möglicherweise einen erhöhten Anteil an automatischen und somit fehlerbehafteten Tastenreaktionen (Response Bias) zur Position des visuell präsentierten Stimulus. Jene ungewollten und fehlerhaften Reaktionen könnten laut Choe et al. (1975) ein Resultat der visuellen Dominanz beim auditorischen Lokalisieren sein, und stellen das Konzept der „audiovisuellen räumlichen Wahrnehmungsillusion“ größtenteils in Frage. Aber nicht nur der Response Bias bzw. die exogene (automatische) Aufmerksamkeitsverschiebung zum visuellen Reiz, sondern auch Augenbewegungen, welche dem Zielton oder dem visuellen Reiz folgen, können die wahrgenommene Tonquelle modifizieren und zu Lokalisierungsfehlern führten (Razavi, et al. 2007). Um jene Fehlerquelle zu kontrollieren, wurden die Augenbewegungen für das vorliegende Experiment mit Hilfe einer fMRT-tauglichen Augenkamera überwacht, so dass alle Trials mit großen Augenbewegungen eliminiert wurden. Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, im Gegensatz zu den Verhaltensdaten aus der Studie von Bonath et al. (Bonath et al. 2007), für die extremen auditorischen Illusionswahrnehmungen (kontralateral zum ursprünglich präsentierten Ton) der synchronen Bedingung $A_L V_R$ ein höheres Antwortmuster, als bei den zentral wahrgenommenen Tönen (milde Illusionswahrnehmung), was gegen die Resultate zweier Studien (Slutsky and Recanzone 2001; Wallace, et al. 2004) spricht, welche zeigten, dass die Wahrscheinlichkeit, dass eine Illusionswahrnehmung auftritt, mit steigendem räumlichen Abstand schwindet. Bei asynchroner audiovisueller Stimulation hingegen, gehen die Antworten für die extremen Bauchrednerillusionen der Bedingungen $A_L V_R$ und $A_R V_L$ stark zurück ($A_L V_R$ 32% synchron, 23% asynchron $A_R V_L$ 26% synchron, 18% asynchron). Dies ist möglicherweise ein Indiz dafür, dass der zeitliche Abstand zwischen den visuellen und auditorischen Reizen bei den extremen Illusionsbedingungen (räumlicher Abstand 26°) dazu beigetragen hat, die fehlerbehafteten Reaktionen hin zum visuellen

Stimulus (Response Bias) oder exogene Aufmerksamkeitsverschiebung um ein Vielfaches zu minimieren. Die signifikant schnelleren Reaktionszeiten für asynchron präsentierte Stimuluskombinationen interpretieren wir wiederum als einen zeitlichen Hinweisreiz auf einen bevorstehenden Ton in Folge des 250 ms vorangestellten visuellen Stimulus.

3.2.5.1.4 Zusammenfassung Verhaltensdaten

Die vorliegenden Verhaltensergebnisse weisen darauf hin, dass die Bauchrednerillusion in Kombination mit dem hier verwendeten Experimentalparadigma, wie auch in der Vorstudie von Bonath et al. (Bonath, et al. 2007), einen sehr stabilen Verhaltenseffekt darstellt. Es gibt weiterhin Unterschiede in der Ausprägung der verschoben wahrgenommenen Schallquelle, wenn der zeitliche Abstand zwischen beiden Modalitäten variiert wird. Genau wie in unseren Verhaltensdaten zeigten zwei Studien (Slutsky and Recanzone 2001; Wallace, et al. 2004), dass sich die Anzahl der wahrgenommenen Illusionen verringerte, je höher die zeitliche Diskrepanz zwischen beiden Modalitäten ausfiel.

3.2.5.2 fMRT Daten

Die Verhaltensergebnisse der vorgestellten Studie zeigten deutliche Schnittmengen mit dem Vorexperiment von Bonath et al. (Bonath, et al. 2007), was auf einen robusten Verhaltenseffekt (Bauchrednerillusion) in dem hier benutzten Experimentalparadigma hinweist. Für die fMRT-Datenanalyse wurden die extrem wahrgenommenen Illusionen der Bedingungen $A_R V_L$ und $A_L V_R$ nicht berücksichtigt, da in Folge der zu geringen Trialanzahl der asynchronen Bedingung $A_R V_L$ (18 % Antwortverhalten) und der Vermutung einer vermehrten Anzahl fehlerbehafteter Reaktionen, ein verfälschtes Ergebnis möglich wäre.

3.2.5.2.1 $A_C V_L$ und $A_C V_R$

Die Kontraste für die synchronen und asynchronen Bedingungen $A_C V_L$ und $A_C V_R$, zeigten in der vorliegenden Studie hypothesenkonforme BOLD-Aktivierungen, welche lateralisierte Effekte aufwiesen. Hierbei zeigten sich, verglichen zu den asynchronen Illusionsbedingungen, entsprechend stärkere Suppressions- und Inhibitionseffekte für die synchronen Illusionsbedingungen in zuvor identifizierten auditorischen- und visuellen Regionen. Die neuronalen Suppressionprozesse sind, wie auch schon in der Studie von Bonath et al. (Bonath, et al. 2007) gezeigt werden konnte, in auditorisch- aber auch in visuellen Regionen in der

Hemisphäre ipsilateral zum präsentierten visuellen Reiz beobachtbar. Weiterhin konnten auch exzitatorische Effekte in auditorischen Arealen, wenn auch in schwächerer Form, für die Illusionsbedingungen gefunden werden, welche in der Hemisphäre kontralateral zum dargebotenen visuellen Reiz präsent waren.

Dem suppressiven Verarbeitungsmechanismus der Bauchrednerillusion scheint ein relativ später neuronaler Prozess zu Grunde zu liegen (260 ms nach Stimulusonset), welcher im auditorischen Kortex durch den visuellen Input verursacht wird (Bonath, et al. 2007). Diese Resultate fügen sich gut in die aktuelle Forschungsliteratur zur räumlichen Wahrnehmung auditorischer Reize und ihrer neuronalen Repräsentation im auditorischen Kortex ein (Chadderton, et al. 2009; Krumbholz, et al. 2005; Lewald, et al. 2008; Miller and Recanzone 2009; von Kriegstein, et al. 2008; Warren, et al. 2002; Werner-Reiss and Groh 2008). So zeigen Ergebnisse aus extrazellulären Ableitungen im primären auditorischen Kortex, dass das Enkodieren von Tonquellen über die Feuerraten von Neuronen stattfindet (Brugge, et al. 1996; Imig, et al. 1990; Middlebrooks and Pettigrew 1981; Mrsic-Flogel, et al. 2005; Rajan, et al. 1990a; Rajan, et al. 1990b; Stecker 2005; Stecker and Middlebrooks 2003; Werner-Reiss and Groh 2008; Wise and Irvine 1985). Solche Neurone zeigen eine starke räumliche Präferenz für ein kontralaterales Hemifeld (Brugge, et al. 1996; Imig, et al. 1990; Mickey and Middlebrooks 2003; Middlebrooks and Green 1991; Middlebrooks and Pettigrew 1981; Mrsic-Flogel, et al. 2005; Rajan, et al. 1990b; Stecker, et al. 2005; Stecker and Middlebrooks 2003; Wise and Irvine 1985). Die Tonrichtung moduliert innerhalb der neuronalen Feuerrate nicht nur räumliche Eigenschaften (Hemisphärenspezifität), sondern wird auch durch zeitliche Unterschiede in der neuronalen Feuerrate kodiert (Brugge, et al. 1996; Eggermont 1998a; Eggermont 1998b; Eggermont 1998c; Eggermont and Mossop 1998; Furukawa and Middlebrooks 2002; Mickey and Middlebrooks 2003; Middlebrooks, et al. 1998; Mrsic-Flogel, et al. 2005; Stecker and Middlebrooks 2003). Kontralaterale und unimodal präsentierte Töne rufen typischerweise frühe Aktionspotentiale hervor, aber zeigen auch verringerte Latenz- und Variabilitätsausprägungen für kontralaterale Soundquellen (Chadderton, et al. 2009). Aktuell wird in der Forschungsliteratur ein Model favorisiert, in dem Töne, welche im kontralateralen akustischen Raum präsentiert wurden, schneller und genauer im auditorischen Kortex verarbeitet werden, als jene, die im ipsilateralen Raum präsentiert wurden (Miller and Recanzone 2009; Stecker, et al. 2005). Aber nicht nur akustische Reize, sondern auch visuelle- oder taktile Reize modulieren den auditorischen Kortex (Kayser, et al. 2008; Lakatos, et al. 2007; Murray, et al. 2005). Derartige Verarbeitungsprozesse multimodaler Reize in sensorisch-spezifischen Regionen wurden

inzwischen in vielen Tier- und Menschstudien nachgewiesen. Multimodale Integrationsmechanismen finden demnach nicht mehr nur in multimodalen Kortexarealen (Beauchamp, et al. 2004a; Beauchamp, et al. 2004b; Beauchamp, et al. 2008; Benevento, et al. 1977; Bruce, et al. 1981; Calvert, et al. 2001; Dahl, et al. 2009; Hikosaka, et al. 1988; Jones and Powell 1970; Noesselt, et al. 2008a) statt, sondern auch in sensorisch-spezifischen Arealen (Bonath, et al. 2007; Brosch, et al. 2005; Budinger, et al. 2006; Ghazanfar and Schroeder 2006; Kayser, et al. 2005; Kayser, et al. 2008; Macaluso, et al. 2000b; Noesselt, et al. 2007). Diesbezüglich provozierten Ghazanfar und Schröder (Ghazanfar and Schroeder 2006) die Fachwelt in einem Übersichtsartikel mit der Überschrift „Ist der Neokortex hauptsächlich multisensorisch?“. Lakatos et al. (Lakatos, et al. 2007) konnten diesbezüglich zeigen, dass neuronale Oszillationen im primären auditorischen Kortex (A1), welche mit reinen auditorischen Prozessen assoziiert sind, durch somatosensorischen Input innerhalb hoch erregbarer Oszillationsphasen verstärkt werden können. Eine fMRT Studie zur Bauchrednerillusion zeigte ebenfalls visuelle Einflüsse in auditorischen Regionen (Bischoff, et al. 2007). In der Studie von Bonath et al. (Bonath, et al. 2007) konnten die Autoren zusätzlich zeigen, dass jene Illusionsperzepte höchstwahrscheinlich durch neuronale Suppressionsprozesse im auditorischen Kortex, bedingt durch die zusätzlich visuell präsentierten Reize in der Hemisphäre ipsilateral zu Selbigen ausgelöst werden. Zur Identifikation dieser Suppressionsprozesse wurden für das hier vorliegende Experiment innerhalb auditorisch- und visuell- maskierter Regionen, dieselben SPM-Kontraste wie aus dem Vorexperiment von Bonath et al. (Bonath, et al. 2007) berechnet, in denen die korrekt wahrgenommenen Töne mit den Illusionen verglichen wurden. Die Ergebnisse aus jener Studie konnten auch in diesem Experiment innerhalb auditorischer Areale repliziert werden und unterstreichen somit die Annahme, dass die Bauchrednerillusion durch eine verstärkt suppressive Modulation in der Hemisphäre ipsilateral zum visuell präsentierten Reiz entsteht. Aktuelle Publikationen mit bildgebenden Verfahren, bei denen visuelle Stimuli im auditorischen Kortex nicht nur exzitatorische neuronale-, sondern auch suppressive Effekte auslösen können, unterstützen die Ergebnisse aus Experiment zwei. Es konnte bereits gezeigt werden, dass ein visuell präsentierter Reiz beispielsweise neuronale Suppressionsprozesse im auditorischen Kortex auslöst (Shulman, et al. 1997). Des Weiteren kann ein visueller Stimulus, welcher kurz vor einem auditorischen Reiz präsentiert wurde, suppressive Modulationen im Kernbereich des auditorischen Kortex, aber auch inhibierende Verarbeitungsprozesse in entsprechenden umliegenden Regionen bewirken (Laurienti, et al. 2002; Lehmann, et al. 2006). Darüberhinaus zeigten sich für den gleichen Kontrast innerhalb

visuell maskierter Areale ebenfalls Aktivierungsmuster, welche ipsilateral zum visuell präsentierten Reiz auftraten. Diese Ergebnisse legen nahe, dass die größere Aktivierungsdifferenz, beim Vergleich Nichtillusion versus Illusion, in der Hemisphäre ipsilateral zum visuell präsentierten Reiz entsteht. Diese gefundenen Resultate entsprechen einer Studie von Noesselt et al. (Noesselt, et al. 2008b), in denen der sogenannte „Auditory Capture Effect“, ein Illusionsphänomen wobei sich die wahrgenommene Rate von visuell präsentierten Blitzlichtern in Abhängigkeit auditorisch präsentierter Reize verändern, via EKP untersucht wurde. Ähnlich wie in der vorliegenden Studie, zeigen jene EKP-Ergebnisse eine suppressive Modulation über okzipitalen Elektroden in der Hemisphäre ipsilateral zu den präsentierten audiovisuellen Stimuli. Bezüglich der Illusionsforschung für multimodale Ereignisse bleibt jedoch eine Frage offen: Warum lokalisiert man beispielsweise Töne entweder korrekt oder illusionär aus der Richtung des zusätzlich auftretenden visuellen Reizes? Die Ursache für diese unterschiedlichen neuronalen Modulationen zwischen Illusionsperzepten und korrekt lokalisierten Tönen, sind möglicherweise auf einen bestimmten Phasenzustand der fortlaufenden kortikalen Oszillation zurückzuführen. Arieli et al. (Arieli, et al. 1996) konnten diesbezüglich zeigen, dass die evozierten elektrischen Hirnpotentiale während der wiederholten Präsentation desselben Stimulus, eine große Variabilität in ihrer Amplitude aufweisen. Diese Variabilität wurde seither mit zufälligem Störuschen interpretiert, welches durch das Bilden des Mittelwertes über alle Trials hinweg eliminiert wurde. Die Autoren bewerteten die hohen Amplitudenunterschiede der evozierten Hirnpotentiale mit einem zufällig vorherrschenden Phasenzustand zum Zeitpunkt des eintreffenden Reizes. Weitere Studien, welche phasenabhängige Reizverarbeitung fortlaufender neuronaler Oszillationen untersucht haben, konnten jedoch zeigen, dass für die ankommende Reizinformation ein bestimmter Phasenzustand mit einem entsprechendem Erregbarkeitszustand korreliert war (Busch, et al. 2009; Kayser, et al. 2008; Lakatos, et al. 2007; Lakatos, et al. 2005). Diesbezüglich fanden Lakatos et al. (Lakatos, et al. 2007) in einer Studie, dass Stimuli, welche in einer hoch erregbaren Phase auf ein fortlaufend oszillierendes Neuron treffen, erhöhte neuronale Reaktionen zeigen. Im Gegensatz dazu gibt es ebenfalls Phasenzustände mit niedriger Erregbarkeit, in denen die entsprechenden stimulusassoziierten neuronalen Reaktionen unterdrückt werden. Darüberhinaus konnten Busch et al. 2009 beobachten, dass in einer visuellen Detektionsaufgabe die Erkennungsleistungen für die Zielreize über die Zeit, zusammen mit den fortlaufenden EEG-Phasen fluktuieren. Die Autoren schlussfolgern, dass die fortlaufenden Oszillationen „die Wahrnehmung schärfen“ und bieten somit möglicherweise ein elektrophysiologisches Erklärungsmodell für

Wahrnehmungsunterschiede. Die in Abbildung 20 dargestellten ROI-Analysen für die entsprechenden lokalen Maxima innerhalb visueller- und auditorischer Areale zeigen über alle Probanden hinweg, dass die Illusionsbedingungen im Vergleich zu den Nichtillusionsbedingungen geringere neuronale Modulationen in der Hemisphäre ipsilateral zu den präsentierten visuellen Stimuli aufwiesen. Vergleicht man im Kontrast dazu die Illusionsbedingungen versus die Nichtillusionsbedingungen miteinander, so zeigten sich zusätzliche kontralaterale Aktivierungsmuster in visuellen- und auditorischen Hirnregionen (siehe Abbildung 21). Diese erhöhten neuronalen Aktivierungen für Illusionsperzepte zeigen jedoch eine sehr schwache Ausprägung. Der Grund für das Ausbleiben jener BOLD-Modulationen in der vorrangegangenen Studie von Bonath et al. (Bonath, et al. 2007) ist möglicherweise einer geringeren Anzahl von Versuchspersonen (N=12) geschuldet bzw. wird durch die zu geringe Anzahl von Wiederholungen pro Bedingung begünstigt. Die vorliegenden Ergebnisse zur Entstehung der Bauchrednerillusion zeugen demnach nicht nur von suppressiven- sondern auch von exzitatorischen Modulationen. Desweiteren wurden die Illusionsbedingungen bezüglich ihrer audiovisuellen Zeitanordnung verglichen (Illusion asynchron vs. Illusion synchron). Die Bauchrednerillusion, welche bei der synchronen audiovisuellen Darbietung wahrgenommen wurde, zeigte beim Vergleich gegen die Illusionswahrnehmung der asynchron präsentierten audiovisuellen Reize stärkere Suppressioneffekte in der Hemisphäre ipsilateral zum präsentierten visuellen Stimulus innerhalb auditorisch maskierter Areale. Der zeitliche Abstand von 250 ms zwischen visuellen- und auditorischen Reizen hat somit nicht nur zu einer Abnahme der wahrgenommenen Bauchrednerillusionen geführt (Slutsky and Recanzone 2001; Wallace, et al. 2004), sondern zeigt somit auch weniger neuronale Suppression in auditorisch assoziierten Regionen. Dieser Befund lässt weiterhin vermuten, dass die im auditorischen Kortex lokalisierte EKP-Komponente N260 (Bonath, et al. 2007), als ein stabiles und illusionsspezifisches neuronales Korrelat bestätigt werden kann. Betrachtet man abschließend den Interaktionskontrast der synchron präsentierten Nichtillusions- versus Illusionsbedingungen gegen die asynchron präsentierten Nichtillusions- versus Illusionsbedingungen, zeigt sich nur für die Bedingung $A_C V_L$ eine stärkere BOLD-Antwort innerhalb der auditorisch maskierten Region in der Hemisphäre ipsilateral zum präsentierten Stimulus (siehe Abbildung 20). Hingegen konnte bei diesem Interaktionskontrast für die Bedingung $A_C V_R$ kein Aktivierungsunterschied gefunden werden. Dagegen wurde das genaue Gegenteil beobachtet, wenn man den synchron präsentierte Illusions- versus Nichtillusionsbedingungen gegen asynchron präsentierte Illusions- versus

Nichtillusionsbedingungen durchführt. Hier zeigte sich nur für die Bedingung $A_C V_R$, innerhalb der auditorischen Areale eine stärkere BOLD-Antwort in der Hemisphäre kontralateral zum präsentierten Stimulus (siehe Abbildung 21). Die Ergebnisse jener Interaktionskontraste erhärten die Annahme, dass die Illusionswahrnehmungen, welche durch synchrone Reizdarbietungen entstanden sind, stärkere neuronale Antworten zur Folge haben, als die entsprechenden asynchronen Stimuluskombinationen. Höchstwahrscheinlich ist die Bauchrednerillusion somit nicht nur das Ergebnis von späten neuronalen Suppressionseffekten, sondern wird ebenfalls durch erhöhte Hirnaktivität im auditorischen Kortex hervorgerufen, wobei der linke auditorische Kortex eine gewisse Verarbeitungsdominanz zu haben scheint. Ob die hemisphärenspezifische Asymmetrie des PT nach Geschwind und Levitsky (Geschwind and Levitsky 1968) hierfür als Hauptursache angesehen werden kann, bleibt in zukünftigen Studien zu klären. Es ist jedoch anzunehmen, dass die Verarbeitungsprozesse der linken Hemisphäre nicht nur im verstärkten Maß den sprachlichen Bereich betreffen, sondern durch ihre größere anatomische Struktur möglicherweise eine entsprechend höhere Raumauflösung für auditorische Reize inne hat. Diese Annahme steht im Einklang mit einer Arbeit von Krumbholz et al. (Krumbholz, et al. 2005), die zeigen konnte, dass die linke Hemisphäre (PT und IPL) vornehmlich für Tonbewegungen innerhalb des rechten Hemifeldes reagiert, hingegen jene Regionen der rechten Hemisphäre unspezifisch auf Tonbewegungen aus beiden Hemifeldern reagieren. Darüberhinaus wurde lange Zeit angenommen, dass eine bestimmte messbare Verhaltenssteigerung durch erhöhte Feuerraten von Neuronen herbeigeführt wird. Kayser et al. (Kayser, et al. 2009) fanden diesbezüglich heraus, dass das Ausmaß der neuronalen Reaktion im auditorischen Kortex eines unimodalen auditorischen Reizes davon abhängt, ob der zusätzlich visuell präsentierte Reiz jene neuronale Antwort hemmt oder erhöht. Der visuelle Einfluss auf die verschiedenen Typen der neuronalen Reaktionen wurde durch das Prinzip der inversen Effektivität vorhergesagt (Stein, et al. 1988). D.h. schwächere auditorische Reaktionen zeigten einen signifikanten Anstieg neuronaler Aktivität, wenn sie mit einem visuellen Reiz kombiniert wurden, während starke auditorische Reaktionen keinen signifikanten Zuwachs zeigten. Die bisherigen Befunde wurden in einem kürzlich veröffentlichten Artikel (Ghazanfar and Lemus 2010) erweitert, in dem die Autoren zeigten, dass sich beispielsweise der Informationsgehalt eines audiovisuellen Ereignisses auch dann erhöhen kann, wenn zusätzlich zu einem auditorisch auftretenden Reiz ein visueller Stimulus im auditorischen Kortex eine suppressive neuronale Reaktion herbeiführt. Laurienti et al. (Laurienti, et al. 2002) zeigten zudem, dass Regionen, die spezifisch auditorische Reize

verarbeiten (auditorischer Kortex), durch Stimulation mit visuellen Reizen eine Deaktivierung des Antwortsignals aufweisen. Derselbe Mechanismus wurde in umgekehrter Weise für den visuellen Kortex gefunden. Diese suppressiven Reaktionen auf die neuronalen Feuerraten durch visuell präsentierte Reize, welche im Zusammenhang mit multimodaler Integration stehen, sind möglicherweise die Hauptursache für die Ergebnisse der hier vorliegenden Studie bzw. jener vorangegangenen Studie (Bonath, et al. 2007).

3.2.5.2.2 $A_R V_L$ und $A_L V_R$

Die Bedingungen $A_R V_L$ und $A_L V_R$, in denen die auditorischen Reize vom gegenüberliegenden Hemifeld der dargebotenen visuellen Reize präsentiert wurden, zeigten nur teilweise lateralisierte BOLD-Modulationen. Wie aus Abbildung 28 ersichtlich, zeigten die asynchronen Nichtillusionsbedingungen im Vergleich zu den asynchronen milden Illusionsbedingungen der Stimuluskombinationen $A_L V_R$ und $A_R V_L$ signifikant erhöhte BOLD-Aktivierungen in auditorischen Regionen. Der Kontrast NichtIllusion versus Illusion für die asynchrone Stimuluskombination $A_L V_R$ verursachte bilaterale Aktivierungsmuster in auditorisch assoziierten Arealen, wohingegen für den selben Kontrast die synchron präsentierten audiovisuellen Reize keine BOLD-Aktivierungen in den entsprechenden Arealen hervorriefen. Die Bedingung $A_R V_L$ zeigte für diesen Kontrast signifikant erhöhte BOLD-Antworten in der Hemisphäre kontralateral zum präsentierten Ton. Hierbei zeigten die Kontraste der asynchronen Bedingungen eine stärkere Aktivität als bei den synchronen Vergleichen. Dieses neuronale Aktivierungsmuster könnte möglicherweise ebenfalls eine Folge suppressiver Modulationsprozesse sein, die durch irrelevante visuelle Reize die auditorische Raumverarbeitung beeinflussen (vergleiche hier Abbildung 26).

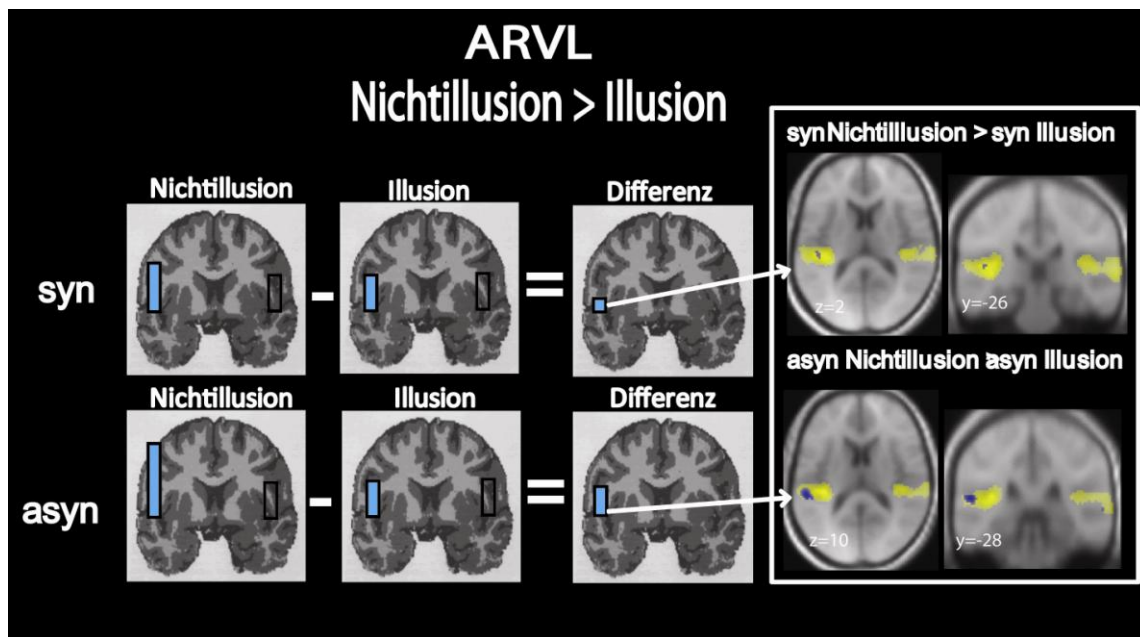


Abbildung 26: ARVL Nichtillusion versus Illusion. Hypothetische BOLD-Signalverteilung beim Vergleich Illusion- versus Nichtillusion bei synchroner bzw. asynchroner Stimulanordnung für die Bedingung A_{RVL} .

Die Kontraste der Illusions- versus Nichtillusionsbedingungen, konnten keinen eindeutigen neuronalen Mechanismen zugeordnet werden, so dass keine genauen Aussagen zur neuronalen Inhibition visuell assoziierter Reize auf die auditorische Quellenlokalisierung im auditorischen Kortex gemacht werden können, wie sie für die Bedingungen A_{CVL} bzw. A_{CVR} gefunden wurden. Im Allgemeinen müssen für die audiovisuellen Stimuluskombinationen A_{LV_R} und A_{RV_L} aber nicht zwangsläufig dieselben Verarbeitungsmechanismen gelten, wie bei den Bedingungen A_{CVL} und A_{CVR} . Ein möglicher Grund hierfür könnte in der vorgeschalteten Verarbeitungsinstanz der tieferen Schichten des SC begründet liegen, wo auditorisch- und visuell räumliche Karten grob repräsentiert sind (King and Carlile 1993; King and Palmer 1983; Middlebrooks and Knudsen 1984; Stein and Meredith 1993). Da sich die auditorischen- und visuellen rezeptiven Felder der im SC nachgewiesenen multisensorischen Neurone, teilweise überlappen (King and Palmer 1985; Middlebrooks and Knudsen 1984), können schon in jenen frühen subkortikalen Regionen je nach audiovisueller räumlicher Distanz entweder exzitatorische- oder inhibitorische rezeptive Felder (Stein, et al. 2004) Einfluss nehmen. Diesbezüglich könnten die physikalischen Unterschiede der Bedingungen A_{LV_R} bzw. A_{RV_L} , bei denen die auditorischen- und visuellen Reize in unterschiedlichen Hemisfeldern liegen, im Vergleich zu den Bedingungen A_{CVR} und A_{CVL} beim räumlichen Abgleich sehr groß sein und somit auch unterschiedliche weiterverarbeitende neuronale Pfade in Anspruch nehmen. Auf eine andere mögliche Ursache für die Unterschiedlichkeit von lateralisierten- und nichtlateralisierten Gehirnaktivierungen im Zusammenhang mit auditorischer Raumwahrnehmung, wiesen die Autoren einer kürzlich

publizierten Studie (Werner-Reiss and Groh 2008) hin, welche an Hand von Multiunit- und Einzelzelleableitungen bei Affen zeigen konnten, dass die auftretende Kontralateralität der verarbeitenden Neurone auf einer Multiunitebene im auditorischen Kortex eher schwach ausgeprägt ist. Im Gegensatz dazu sind die neuronalen Prozesse im Zusammenhang mit auftretender Kontralateralität auf Einzelzellebene sehr gut nachweisbar. Betrachtet man weiterhin die interaurale Zeitdifferenz (ITD), d.h. die Sensitivität für geringste Zeitunterschiede zwischen beiden Ohren für wahrgenommene Töne, welche im Vergleich zum interauralen Frequenzunterschied (ILD) generell die besseren Lokalisierungseigenschaften (Wighman and Kistler 1997) besitzt, finden sich auch nicht immer eindeutig lateralisierte Ergebnisse im auditorischen Kortex. Diesbezüglich fanden auch von Kriegstein et al. (von Kriegstein, et al. 2008) zweideutige Befunde im auditorischen Kortex, bei denen sowohl kontralaterale als auch bilaterale Verarbeitungsprozesse für die Raumwahrnehmung von Tönen vorkommen können. Eine weitere Erklärungsmöglichkeit für die uneindeutigen Resultate jener aufgeführten Kontraste, könnte das zu niedrige Signal-zu-Rausch-Verhältnis (SNR) der Illusionsbedingungen sein, welche durch eine zu geringe Trialanzahl verursacht wurde.

3.2.5.2.3 Zusammenfassung fMRT

Die vorliegende Studie zeigte erstens, dass die illusionsassoziierten neuronalen Modulationen aus dem Vorexperiment von Bonath et al. (Bonath, et al. 2007) im auditorischen Kortex repliziert werden konnten und somit als ein stabiles neuronales Korrelat angesehen werden können. Desweiteren konnte gezeigt werden, dass die Wahrnehmung der Bauchrednerillusion erwartungsgemäß abnahm (Slutsky and Recanzone 2001; Wallace, et al. 2004), wenn zwischen dem visuell- und auditorisch präsentierten Stimulus ein zeitlicher Versatz von 250 ms auftrat. Die reduzierte Wahrnehmung der Bauchrednerillusion für asynchron präsentierte Reize, äußerte sich erwartungsgemäß durch eine geringere neuronale Modulation in visuellen- bzw. auditorischen Regionen. Im Gegensatz dazu zeigten die vermehrt wahrgenommenen Illusionen der synchronen Bedingungen eine stärkere neuronale Modulation. Die illusionsassoziierten Aktivierungsunterschiede, welche innerhalb auditorischer Regionen hervorgerufen wurden, konnten ebenso innerhalb visuell maskierten Arealen gefunden werden. Darüberhinaus erweitern die Resultate der vorliegenden Studie, die Erkenntnisse aus der Studie von Bonath et al. (Bonath, et al. 2007) insofern, als dass die Entstehung der Bauchrednerillusion nicht nur durch suppressive- sondern ebenfalls durch exzitatorische neuronale Einflüsse erklärt werden kann.

Nachdem im zweiten Experiment Belege dafür geliefert wurden, dass die neuronale Antwort der wahrgenommenen Bauchrednerillusionen stärkere BOLD-Modulationen hervorruft als die Bauchrednerillusionen der asynchron präsentierten Stimuli, soll im folgenden Experiment getestet werden, ob der Bauchrednereffekt für das hier benutzte Paradigma, unabhängig von visuell räumlichen Aufmerksamkeitsprozessen bestehen bleibt, oder sich in Abhängigkeit der gerichteten Aufmerksamkeit ändert.

Diese Fragestellung schließt an Experiment 2 an, da nicht ausgeschlossen werden konnte, dass die Bauchrednerillusion durch Aufmerksamkeitsverschiebung verursacht wurde.

3.3 EXPERIMENT 3:

endogene Aufmerksamkeit im Zusammenhang mit dem Bauchrednereffekt

3.3.1 Einführung

Dieses Verhaltensexperiment wurde also konzipiert, um den Zusammenhang der Bauchrednerillusion der endogenen (willkürlichen) Aufmerksamkeitslenkung, auf den visuell präsentierten Reiz, zu untersuchen. Eine Standarderklärung für die hier untersuchte Bauchrednerillusion ist Folgende: wenn die auditorischen- und visuellen Stimuli in enger zeitlicher- und räumlicher Nähe liegen, geht das perzeptuelle System davon aus, dass ein einzelnes Ereignis aufgetreten ist. Es versucht den Konflikt zwischen den räumlichen Quellen der visuell- und auditorisch präsentierten Reize zu reduzieren, weil vorausgesetzt wird, dass ein Objekt nur eine räumliche Quelle haben kann (Bedford 1999). Daher wird die auditorische Quelle in die Richtung des visuell auftretenden Reizes verschoben, weil die räumliche Auflösung der visuellen Modalität besser ist, als die der Auditorischen. Dagegen gibt es auch eine Alternativerklärung, welche den Bauchrednereffekt so beschreibt: Dieser hängt mit dem Reaktionsverhalten des sogenannten Stroop-Interferenztest (Bub, et al. 2006; Stroop 1935) zusammen. Hier wird ein Stimulus, wie z.B. das Wort „blau“ rotgeschrieben präsentiert, wodurch ein Entscheidungskonflikt auf der Ebene der Antwortauswahl, jedoch nicht auf der perzeptuellen Ebene zustande kommt. Diese sogenannte Antwortverzerrung (Responsebias) kann natürlich auch eine Rolle beim Bauchrednereffekt spielen. In diesem Fall gäbe es keine perzeptuelle Fusion zwischen auditorischen- und visuellen Reizen, sondern es wird der Umstand aufgezeigt, dass die Versuchspersonen manchmal fehlerhaft auf visuelle Stimuli reagieren. Strategische- oder kognitive Faktoren könnten jene Verhaltenseffekte ebenfalls herbeiführen. In einem Buchkapitel über die aktuellen Forschungsergebnisse zur

multimodalen Interaktion zeigten Vroomen & de Gelder (Vroomen and de Gelder 2004) jedoch auf, dass der Bauchrednereffekt bestehen bleibt, (i) wenn die Versuchspersonen explizit trainiert wurden den visuellen Distraktor zu ignorieren (Vroomen, et al. 1998), (ii) wenn durch ein sogenanntes Treppenstufenparadigma kognitive Strategien, wie z.B. eine bewusste Tastendruckwiederholung ausgeschlossen werden kann (Bertelson and Aschersleben 1998), (iii) Patienten mit einem unilateralen visuellen Neglekt, einem Phänomen bei dem der visuelle Distraktor unbewusst wahrgenommen und verarbeitet wird (Bertelson, et al. 2000a), trotzdem Illusionswahrnehmungen berichten, oder aber (iiii) positives- oder negatives Feedback beim Lokalisieren von Tönen, welche zusätzlich mit einem räumlich inkongruenten Lichtblitz präsentiert wurden, keine signifikante Steigerung der korrekten Antworten verursachen (Vroomen and de Gelder 2004). Darüberhinaus legen zwei Studien nahe, dass endogene und exogene Aufmerksamkeitsaspekte in Bezug auf den visuellen Distraktor nicht benötigt werden, um den Bauchrednereffekt hervorzurufen (Bertelson, et al. 2000b; Vroomen, et al. 2001a; Vroomen, et al. 2001b). Bertelson et al. (Bertelson, et al. 2000b) untersuchten diesbezüglich welche Einflüsse die bewusste (endogene) Aufmerksamkeitslenkung auf das Lokalisieren von Tönen hatte, wenn zusätzlich synchrone visuelle Attraktoren dargeboten wurden. Es sollte festgestellt werden, ob es Unterschiede zwischen den Illusionsperzepten gibt, wenn die Versuchspersonen ihre Aufmerksamkeit auf das Zentrum des Bildschirms versus auf die peripheren visuellen Attraktoren gerichtet haben. In diesem Experiment wurden, im Gegensatz zum Vorexperiment von Bonath et. al. (Bonath, et al. 2007), nur zwei Freifeldlautsprecher genutzt (links und rechts) um drei Tonrichtungen zu präsentieren. Die Autoren manipulierten hierbei die Amplitudenstärke (ILD) so, dass der Eindruck entstand, die Töne würden entweder vom linken- oder rechten Hemifeld bzw. aus dem Zentrum erscheinen. Des Weiteren wurden die wahrgenommenen Tonrichtungen durch das Zeigen auf die jeweilige Stelle mit einem Stab berichtet. Ein Folgeexperiment (Vroomen, et al. 2001b) sollte diesbezüglich ausschließen, dass die Bauchrednerillusion durch eine automatische (exogene) Aufmerksamkeitsverschiebung hervorgerufen wird, welcher bei der Lokalisierung eines Tones durch das synchrone Auftreten eines visuellen Attraktors entstehen könnte. Beide Experimente deuten darauf hin, dass die Bauchrednerillusion unabhängig von entsprechenden Aufmerksamkeitsprozessen bestehen bleibt. Im Gegensatz dazu, wurde in zwei aktuellen bildgebenden Studien der Zusammenhang von Aufmerksamkeit und multisensorischer Integration beschrieben (Busse, et al. 2005; Zimmer, et al. 2010). Ähnlich argumentieren Treisman und Gelade (Treisman and Gelade 1980) in ihrer „feature-integration-theory“

bezogen auf die visuelle Modalität, dass die fokussierte Aufmerksamkeit als eine Art „Kleber“ fungiert, welcher die entsprechenden Stimuluseigenschaften miteinander kombiniert. Auf genau derselben Grundlage könnte dann die Integration von bestimmten Eigenschaften (z.B. räumliche oder zeitliche Eigenschaften) über die Modalitäten hinweg beschrieben werden. Dies würde aber wiederum bedeuten, dass 1. eine Integration zu einem multimodalen Objekt nur dann stattfindet, wenn alle Modalitäten beachtet werden bzw. 2. die Modalitäten separat wahrgenommen werden, wenn nur eine bzw. keine Modalität beachtet wird. Man könnte diesbezüglich vorhersagen, dass ein visueller Stimulus einen stärkeren Effekt auf eine offensichtliche Tonrichtung hat, wenn die visuelle Modalität beachtet wird. Im folgenden Experiment soll eine Untersuchung zur Entstehung der Bauchrednerillusion darüber Aufschluss geben, ob die oben beschriebenen endogene Aufmerksamkeitsprozesse im Bezug auf das bisher verwendete Paradigma des Experimentes 2 aus dem Kapitel 4 und des dazugehörigen Vorexperimentes von Bonath et al. (Bonath, et al. 2007) dabei eine relevante Rolle spielen oder nicht.

3.3.2 Fragestellung

Die hier vorliegende Studie wurde konzipiert, um das bisher verwendete Paradigma zur Untersuchung der Bauchrednerillusion aus Experiment 2 bzw. aus der Untersuchung von Bonath et al. (Bonath, et al. 2007) auf seine Abhängigkeit bezüglich endogener Aufmerksamkeitsprozesse zu untersuchen.

Dabei stellt sich die Frage, ob die bereits gefundenen Ergebnisse eines „wahren“ Illusionsperzeptes, welches unabhängig von visuell räumlichen Aufmerksamkeitsprozessen zustande kommt (Bertelson, et al. 2000b), auch für die Experimentalbedingungen ($A_C V_L$, $A_C V_R$, $A_R V_L$, $A_L V_R$) in unseren Experimenten Gültigkeit besitzt.

3.3.3 Methodik

3.3.3.1 Probanden

An Experiment 3 nahmen dreiundzwanzig rechtshändige, gesunde Probanden (Altersmittelwert (MW) = 23.6; Altersstandardabweichung (SD) = 4.02; Altersspanne: 18-29; dreizehn Frauen und zwölf Männer) teil. Alle Teilnehmer berichteten, normales Hörvermögen und normales oder korrigiertes Sehvermögen und keine psychiatrischen oder neurologischen Störungen zu haben. Sie gaben schriftlich ihr Einverständnis, an der Untersuchung teilzunehmen und wurden über den Versuchsablauf, die Aufgabe und deren Zweck informiert.

3.3.3.2 Stimuli und Prozedur

In diesem Experiment werden sich die visuellen Stimuli von denen der vorangegangenen Experimente insofern unterscheiden, als dass keine einfachen, sondern komplexe Muster als visuelle Reize dienen werden (Abbildung 27), um visuelle Zielreize mit entsprechendem Schwierigkeitsgrad darbieten zu können. Jene dargestellten visuellen Reize sind Schachbrettmuster, welche den Versuchspersonen auf einem Monitor (Wiederholungsrate: 60 Hz; Auflösung: 800x600 Pixel; Farbtiefe: 16 Bit) im Abstand von 57 cm präsentiert wurden. Die visuellen Stimuli wurden vor einem grauen Hintergrund präsentiert, um Nachbildeffekte sowie Blendeffekte zu vermeiden. Während des Experimentes mussten die Versuchspersonen eine visuelle Detektionssaufgabe durchführen, in denen schnelle visuelle Sequenzen (700-900 ms) mit einem Schachbrettmuster entweder auf dem linken (V_L) oder dem rechten (V_R) Hemifeld präsentiert wurden. Die visuellen Reize hatten eine räumliche Entfernung von je 10° Sehwinkel zum mittig präsentierten Fixationskreuz, welches die Versuchspersonen ständig fixieren sollten (Größe des Reizes: $3,5^\circ$ Sehwinkel, Stimulushelligkeit: schwarz/weiß 100 cd/m², Hintergrundhelligkeit: grau 6 cd/m²). Während jedes Durchgangs, sollten die Versuchspersonen, ohne ihre Augen zu bewegen, ihre Aufmerksamkeit, auf das, durch einen ständig präsentierten Pfeil (entweder nach links oder rechts), angezeigte Hemifeld lenken, um dort nach entsprechenden visuellen Zielreizen zu suchen. Die auditorischen Stimuli (2kHz, 80 dB, 30ms Dauer) wurden, wie im Experiment zuvor, entweder vom linken (A_L), zentralen (A_C) oder rechten (A_R) Lautsprecher kommend (ISI 3-5 sec), präsentiert (je 8° Sehwinkel vom Fixationskreuz entfernt). Die präsentierten Töne konnten allein (A_L , A_C , A_R) oder in synchroner Kombination mit den regulären visuellen Reizen in 90 % der Fälle auftreten (A_CV_L , A_CV_R , A_LV_R , A_RV_L). Der visuelle Zielreiz trat in 10 % der Fälle (Abbildung 27) auf dem rechten oder dem linken visuellen Hemifeld auf. Dieser seltene Zielreiz wurde ohne einen zusätzlichen Ton präsentiert. Er sollte im Falle des Erkennens nur auf der zu beachtenden Seite durch einen Tastendruck berichtet werden. Wir testeten, ob die visuelle Modalität auf der fokussierten Seite eine stärkere Bauchrednerillusion als auf der unbeachteten Seite evoziert.

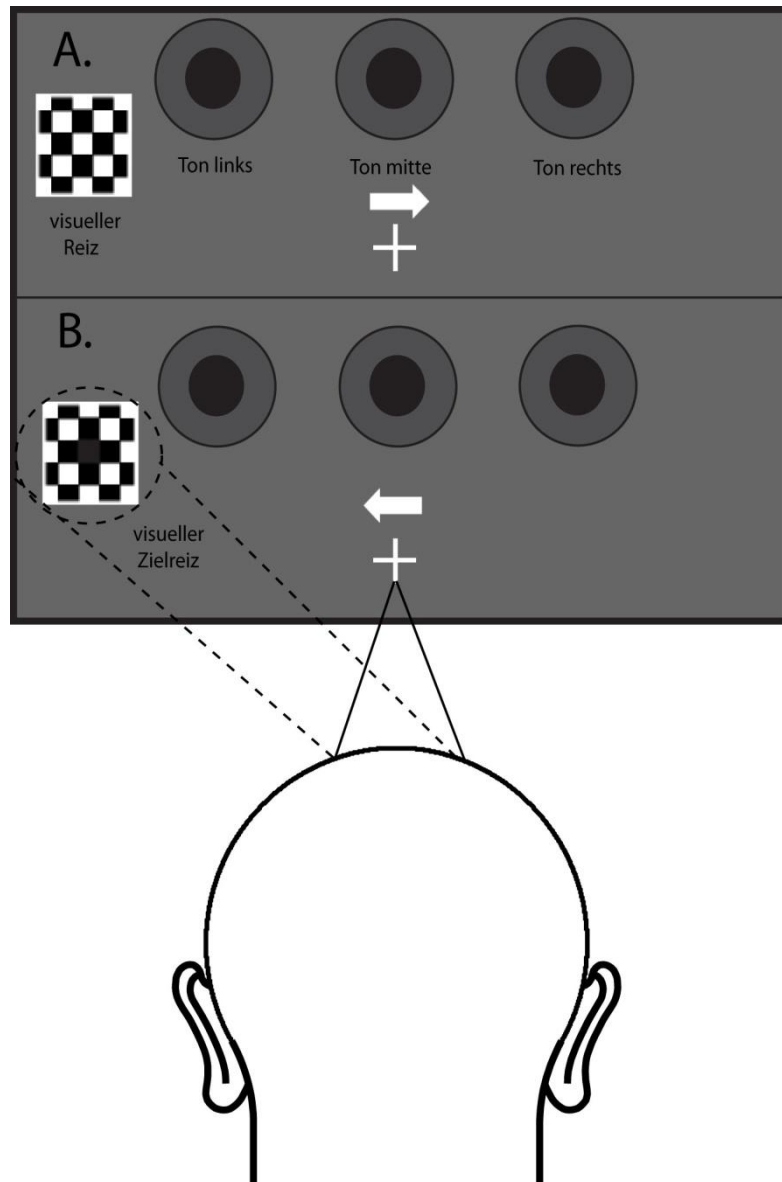


Abbildung 27: Schematische Abbildung des Experimentalaufbaus 3. A. Dargestellt sind die drei Lautsprecherpositionen links (A_L), mitte (A_C) und rechts (A_R) mit der linken Position des regulären visuellen Reizes. Der Pfeil über dem Fixationskreuz weist auf das zu beachtende Hemifeld B. Zusätzlich zu den drei Lautsprecherpositionen ist der selten erscheinende visuelle Zielreiz (Häufigkeit 10%) dargestellt, welcher hier durch einen Tastendruck berücksichtigt werden muss (der Pfeil deutet auf das zu beachtende Hemifeld)

Während dieses Experimentes führten die Versuchspersonen zwei Aufgaben durch:

1. Reagiere, wenn ein visueller Zielreiz auf der beachteten Seite auftritt (Taste drücken mit einem Finger der linken Hand)
2. Berichte, aus welcher Richtung der auditorische Reiz erschienen ist (eine von drei Tasten drücken mit der anderen Hand)

Das vorliegende Experiment beinhaltete pro Durchgang zwei visuelle Reize (66 Trials/Bedingung), zwei visuelle Zielreize (5 Trials/Bedingung), drei auditorische Reize (8 Trials/Bedingung) und vier synchron präsentierte audiovisuelle Stimuluskombinationen (8 Trials/Bedingung). Zu Beginn des Experimentes wurden den Versuchspersonen beide visuellen und alle drei Tonrichtungen zur Probe vorgespielt. Nach diesem Durchgang absolvierte jede Versuchsperson einen einminütigen Testdurchgang, um sich mit der Experimentalsituation vertraut zu machen. Um Reihenfolgeeffekte auszuschließen, wurden die insgesamt 24 Durchgänge (jeweils 12 Durchgänge für den linken- und 12 Durchgänge für den rechten Aufmerksamkeitsfokus), nach dem angegebenen Reihenfolgeschema (Details des Versuchsablaufs), präsentiert. Alle Stimuli wurden mit Hilfe von Presentation 9.11 (Neurobehavioral Systems Inc., Kalifornien, USA) dargeboten. Die Reihenfolge der Stimulusabfolge wurde mit MATLAB 7.1 randomisiert.

Details des Versuchsablaufs:

Art der Methode:	Verhaltensexperiment
Versuchspersonen:	23 Probanden
Durchgänge:	24 /ABBABAABABBABAABABBABAAB
Wiederholungen pro Bedingung/Run:	$A_C V_L$, $A_C V_R$, $A_L V_R$, $A_R V_L$, A_L , A_C , A_R (8x); VR-zielreiz, VL-zielreiz (5x)
Interstimulusintervall:	3-5 Sekunden
Bedingungen:	2x9 Bedingungen mit Aufmerksamkeit links und rechts für: $A_C V_L$, $A_C V_R$, $A_L V_R$, $A_R V_L$, A_L , A_C , A_R , VR-zielreiz, VL-zielreiz
Aufgabe:	1. Töne lokalisieren 2. linkes oder rechtes Hemifeld beachten (Pfeilrichtung) und entsprechend visuelle Zielreize (VR-zielreiz, VL-zielreiz) berichten
Dauer:	1,5 Stunden

3.2.3.3 Ergebnisse

In die statistische Auswertung des Verhaltensexperimentes gingen alle 23 Versuchspersonen ein. Für die visuellen Zielreize ergaben sich keine signifikanten Unterschiede, so dass sie im zu beachtenden rechten visuellen Hemifeld zu 89 % der Fälle und im zu beachtenden linken visuellen Hemifeld zu 91 % der Fälle entdeckt wurden.

3.3.3.3.1 auditorische Reizpräsentation

Der Gesamtdurchschnitt der korrekt wahrgenommenen Tonrichtungen für die unimodal präsentierten Reize (A_L , A_C , A_R) liegt bei 72 Prozent. Eine Varianzanalyse mit Messwiederholung mit den beiden Faktoren ‚korrekte Antworten‘ (Faktorstufen: A_L , A_C und A_R) und ‚Aufmerksamkeit‘ (Faktorstufen: links vs rechts) ergab keine signifikanten Haupt- und Interaktionseffekte. Bezüglich der Reaktionszeiten zeigte sich diesbezüglich nur ein signifikanter Haupteffekt [$F(2;44) = 9.4$ $p < 0.001$] für den Faktor ‚korrekte Antworten‘ (A_L : 667 ms, A_C : 696 ms, A_R : 647 ms). Post-Hoc-Tests ergaben, dass sich die Bedingungen A_L und A_R , A_C und A_R bzw. A_C und A_L signifikant voneinander unterschieden (p 's $< 0,04$). Desweiteren zeigte sich ein signifikanter Unterschied für die korrekt lokalisierten Töne für die Bedingungen A_L , wenn die Versuchspersonen ihrer Aufmerksamkeit auf das linke- versus das rechte Hemifeld richteten ($p < 0,02$).

3.3.3.3.2 audiovisuelle Reizpräsentation

3.3.3.3.2.1 A_CV_L und A_CV_R

Ähnlich wie in Experiment 2 zeigten sich signifikante Unterschiede hinsichtlich der korrekten Tonlokalisierung zwischen den unimodal- und multimodal präsentierten Reizen (siehe Abbildung 28 und Tabelle 3). Eine dreifaktorielle Varianzanalyse mit Messwiederholung für die Faktoren Aufmerksamkeit (links versus rechts), visuelles Hemifeld (links versus rechts) und Illusion (korrekt wahrgenommen versus Illusion) brachte einen signifikanten Haupteffekt für den Faktor Illusion [$F(1;22) = 52.4$ $p < 0.001$] hervor. Post-Hoc- Analysen zeigten, dass sich die wahrgenommenen Bauchrednerillusionen der synchron präsentierten Bedingungen A_CV_L und A_CV_R signifikant von der entsprechend korrekt wahrgenommenen Tonrichtung unterschieden (p 's $< 0,001$). In diesem Zusammenhang konnte keine direkte- bzw. indirekte Beteiligung von Aufmerksamkeitsprozessen auf die Entstehung der Bauchrednerillusion beobachtet werden. Für die Reaktionszeiten (Tabelle 3) wurde ebenfalls eine dreifaktorielle

Varianzanalyse mit Messwiederholung (Faktoren wie oben beschrieben) berechnet. Hierbei konnten keine signifikanten Effekte verzeichnet werden.

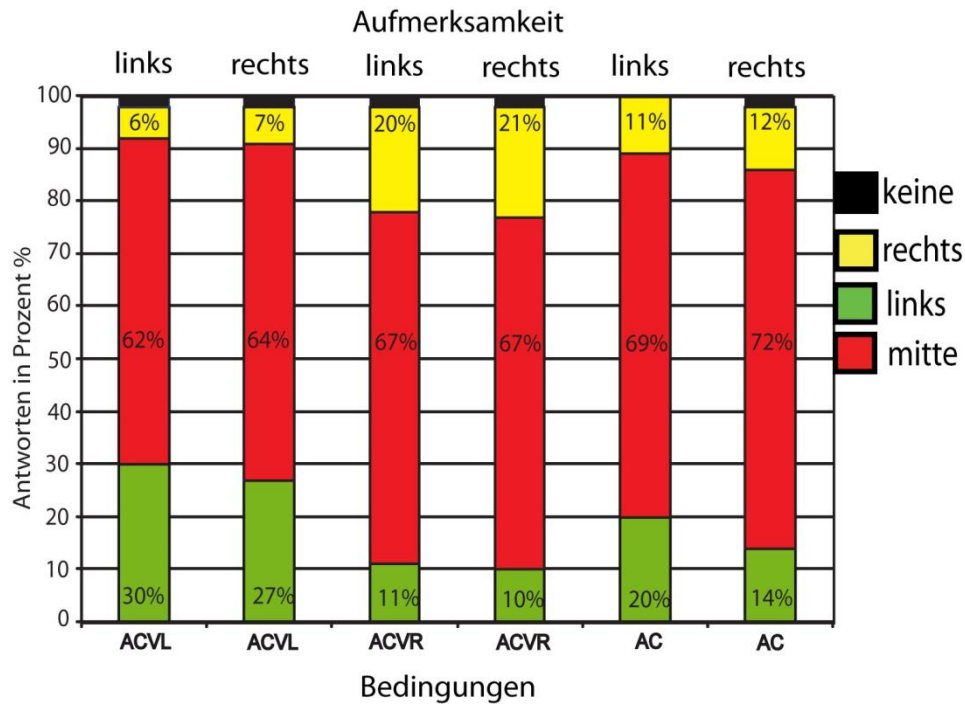


Abbildung 28: Verhaltensdaten 1 Experiment 3. Prozentualer Anteil der gegebenen Antworten für die Lokalisierung der Töne bei endogener Aufmerksamkeitslenkung nach rechts oder links. Die zentral präsentierten Töne (A_C) werden entweder allein oder mit rechts- (V_R) bzw. links präsentierten visuellen Reizen dargeboten. Die wahrgenommene Richtung wird durch entsprechende Farben kodiert.

Tabelle 3 gemittelte Verhaltensdaten, RTs und t-Tests für die Bedingungen A_C , A_CV_L und A_CV_R

Bedingungen	RT	t-Werte	p-Werte	Verhaltens- antworten in %	t-Werte	p-Werte
A_CV_L links Illusion	751ms			30		
A_CV_L links korrekt	714ms	-2.5	0.02	62	3.0	0.001
versus A_C links korrekt	689 ms			69		
A_CV_R links Illusion	700ms			20		
A_CV_R links korrekt	714ms	-3.0	0.01	66	n.s.	n.s.
versus A_C links korrekt	689ms			69		
A_CV_L rechts Illusion	741ms			27		
A_CV_L rechts korrekt	719ms	n.s.	n.s.	64	3.1	0.001
versus A_C rechts korrekt	703 ms			72		
A_CV_R rechts Illusion	744ms			21		
A_CV_R rechts korrekt	733ms	-2.8	0.01	67	2.2	0.01
versus A_C rechts korrekt	703ms			72		

3.3.3.3.2.2 A_RV_L und A_LV_R

Für die Bedingungen, in denen die Töne und die visuellen Reize von unterschiedlichen visuellen Hemifeldern präsentiert wurden, zeigten sich signifikante Unterschiede hinsichtlich der korrekt lokalisierten Töne, zwischen den unimodal- und multimodal präsentierten Reizen (siehe Abbildung 29 und Tabelle 4). Durch die Kombination der unterschiedlichen Stimuli ergab sich für die Reaktionszeiten und den Verhaltensanteilen der korrekt wahrgenommenen Tonrichtungen bzw. der wahrgenommenen Bauchrednerillusionen ein 3-faktorielles Versuchsdesign mit den Faktoren Aufmerksamkeit (links versus rechts), visuelles Hemifeld (links versus rechts) und Illusion (korrekt wahrgenommen versus milde Illusion versus volle Illusion). Für die berechneten Verhaltensanteile konnte ein Haupteffekt für den Faktor Illusion [$F(1.3;28) = 101$ $p < 0.001$]. Post-Hoc t-Tests zeigten stark signifikante Unterschiede zwischen den Bedingungen der milden Illusionen und der korrekt wahrgenommenen Tonrichtungen (alle p 's < 0.01).

Das wesentliche Ergebnis zeigte sich durch den Interaktionseffekt für die Faktoren Aufmerksamkeit x visuelles Hemifeld x Illusion [$F(1.2;26) = 11,5$ $p < 0.001$]. Hierbei zeigten sich signifikante Unterschiede bei den wahrgenommenen milden Illusionsbedingungen und den korrekt berichteten Tonrichtungen, wenn die Aufmerksamkeit verdeckt auf das linke und das rechte visuelle Hemifeld gerichtet wurde (p 's < 0.03).

Eine dreifaktorielle Varianzanalyse (wie oben beschrieben) wurde für die Reaktionszeiten der korrekt lokalisierten Töne und der Bedingungen in denen Illusionen wahrgenommen wurden, berechnet. Hierbei zeigte sich ein signifikanter Haupteffekt für den Faktor Illusion [$F(1.3;10.3) F = 5.7$ $p < 0.03$] bzw. ein Interaktionseffekt für die Faktoren visuelles Hemifeld x Illusion [$F(1.6;12.6) F = 7,5$ $p < 0.01$]. Post-Hoc durchgeführte t-Tests zeigten unabhängig von endogenen Aufmerksamkeitsprozessen stark signifikante Unterschiede innerhalb der Bedingungen A_LV_R zwischen den wahrgenommenen Tonrichtungen milde Illusion versus Nichtillusion bzw. innerhalb der Bedingung A_RV_L zwischen den Perzepten milde Illusion versus Nichtillusion, milde Illusion versus starke Illusion und starke Illusion versus Nichtillusion (p 's < 0.02).

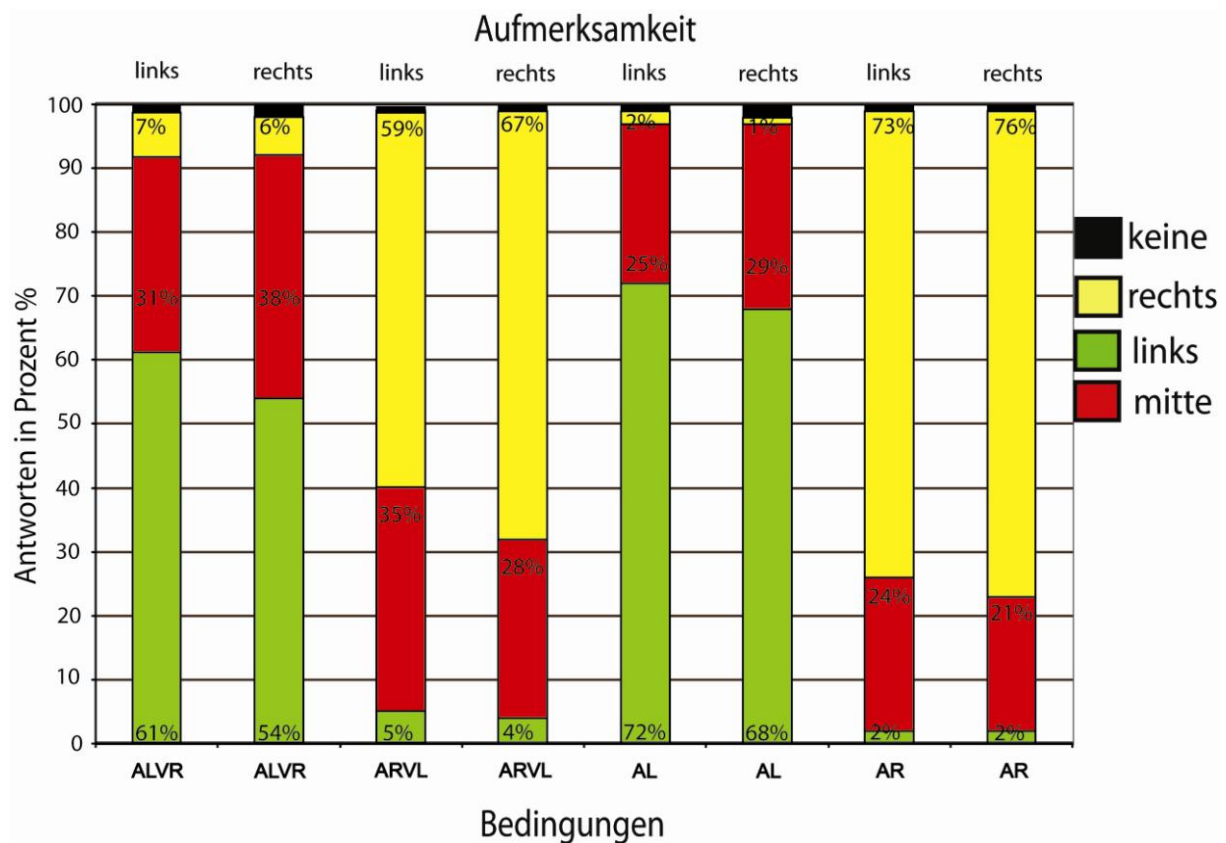


Abbildung 29: Verhaltensdaten 2 Experiment 3. prozentualer Anteil der gegebenen Antworten für die Lokalisierung der Töne bei endogener Aufmerksamkeitslenkung nach rechts oder links. Die links- (A_L) oder rechts (A_R) präsentierten Töne werden entweder allein oder mit visuellen Reizen kombiniert (V_L bzw. V_R), die im gegenüberliegenden Hemifeld dargeboten wurden. Die wahrgenommene Richtung wird durch entsprechende Farben kodiert.

Tabelle 4 gemittelte Verhaltensdaten, RTs und t-Tests für die Bedingungen A_L , A_R , A_RV_L und A_LV_R

Bedingungen	RT	t-Werte	p-Werte	Verhaltens- antworten in %	t-Werte	p-Werte
A_RV_L links milde Illus.	745ms			35		
A_RV_L links korrekt	671ms	-3.3	0.001	59	6.2	0.001
versus A_R links korrekt	641ms			73		
A_LV_R links milde Illus.	741ms			31		
A_LV_R links korrekt	694ms	-3.3	0.001	61	6.3	0.001
versus A_L links korrekt	665ms			72		
A_RV_L rechts milde Illus.	746ms			28		
A_RV_L rechts korrekt	674ms	-2.6	0.01	67	5.2	0.001
versus A_R rechts korrekt	653 ms			76		
A_LV_R rechts milde Illus.	753ms			38		
A_LV_R rechts korrekt	707ms	-5.2	0.001	54	5.8	0.001
versus A_L rechts korrekt	669ms			68		

3.3.4 Diskussion

In Experiment 3 sollte getestet werden, ob die audiovisuelle Wahrnehmungsillusion des Bauchrednereffekts als ein rein perzeptuelles Phänomen zu erklären ist oder ob visuell gerichtete Aufmerksamkeitsprozesse zu seiner Entstehung beitragen können. Im vorliegenden Experiment zeigte sich, dass die Bauchrednerillusion nur dann unabhängig von endogenen Aufmerksamkeitsprozessen auftrat, wenn der Ton zentral und die visuellen Stimuli im linken bzw. rechten Hemifeld präsentiert wurden. Hingegen beeinflusst räumliche Aufmerksamkeit die Bauchrednerillusion, wenn die visuellen- und auditorischen Reize von zwei unterschiedlichen Hemifeldern präsentiert wurden. Im folgenden Abschnitt sollen die gefundenen Ergebnisse vor dem Hintergrund aktueller Forschungsergebnisse multisensorischer Integrationsstudien im Zusammenhang mit Aufmerksamkeitseffekten sowie komputationalen Modellen diskutiert werden.

Eines der meistdiskutierten Themen in der multimodalen Integrationsforschung ist die Frage nach der Entstehung einer wahrgenommenen Illusion. Ist die wahrgenommene Tonquelle, welche aus der Richtung des zusätzlich auftretenden visuellen Reizes zu kommen scheint, auf Grund von visuell- räumlicher Aufmerksamkeitsverschiebung entstanden, durch eine sogenannte Antwortverzerrung (Responsebias) zum Ort des visuellen Reizes oder ein wahres Illusionsperzept. Es wurden bereits viele Verhaltensstudien durchgeführt, die keine kognitive Einflussnahme auf die Quellenlokalisierung von Tönen durch die visuell präsentierten Reize finden konnten und dafür einen eher stimulusgetriebenen multimodalen Integrationsprozess als Erklärungsansatz vorschlugen (Vroomen and de Gelder 2004). Eine Studie mit Patienten mit einem visuellen Neglekt stellte im Zusammenhang mit Aufmerksamkeitsprozessen und audiovisuellen Wahrnehmungsillusionen heraus, dass die Bauchrednerillusion selbst dann auftrat, wenn die Patienten den visuellen Stimulus nicht bewusst wahrgenommen haben (Bertelson, et al. 2000a). Die im Experiment 2 berichteten Ergebnisse, legen zudem nahe, dass ein visueller Reiz, welcher dem Ton 250 ms vorrausging, ebenfalls Illusionsperzepte hervorbringt, ohne dass der Effekt der verdeckten Aufmerksamkeitsbahnung durch exogene Hinweisreize (durch den IOR Effekt) dabei eine Rolle zu spielen scheint (Maruff, et al. 1999; Posner and Cohen 1984). Weiterhin zeigt die Existenz des sogenannten „Bauchrednereffektes“ (Ventriloquist Aftereffect), dass die Bauchrednerillusion nicht auf Grund zusätzlich präsentierter visueller Stimuli zustande kommen muss. Denn beim Bauchrednereffekt werden in einer Trainingsphase, räumlich inkongruente auditorische- und visuelle Reize schnell hintereinander präsentiert. Hierbei

lokalisieren die Versuchspersonen die Töne vermehrt aus der Richtung der synchron präsentierten aber aufgabenunrelevanten Lichtquelle. In einer anschließenden Posttrainingsphase, wenn nur noch auditorische Reize für Lokalisierungszwecke präsentiert werden, bleibt diese auditorische Wahrnehmungssillusion für bis zu 30 Minuten bestehen (Canon 1970; Recanzone 1998; Woods and Recanzone 2004b). Recanzone et al. (Recanzone 1998) konnten weiterhin zeigen, dass dieser Bauchrednernacheffekt nicht allgemein auf jede präsentierte Tonfrequenz übertragbar ist, sondern nur dann auftritt, wenn im Anschluss an das audiovisuelle Training, die unimodal präsentierte Tonfrequenz jener Frequenz entspricht, welche auch im Training verwendet wurde. Beide Illusionseffekte, sowohl die des Bauchrednereffekts als auch die des Bauchrednernacheffekts, basieren somit auf visuell getriebene Wahrnehmungsänderungen innerhalb des akustischen Raumes. Ein weiteres Indiz für die fehlende Beteiligung von verzerrt gegebenen Antworten (reponse bias) beim Bauchrednereffekt, zeigt sich darin, dass sich die Anzahl der korrekt lokalisierten Töne nicht erhöhte, wenn die Probanden nach jedem lokalisierten Ton ein positives- oder negatives Feedback erhalten haben (Vroomen and de Gelder 2004). Diese Befunde sind im Einklang mit den Ergebnissen der vorliegenden Studie (A_CV_L und A_CV_R). Die bewusste Fokussierung auf entweder den linken- oder den rechten visuellen Zielreiz, scheint im Vergleich zum nicht beachteten Hemifeld bei den zentral präsentierten Tönen keinen Einfluss auf das korrekte Urteilsvermögen bei der Tonlokalisierung zu haben. Demnach unterscheiden sich die wahrgenommenen Bauchrednerillusionen, wenn die Aufmerksamkeit bewusst auf einen visuellen Zielreiz in einem bestimmten Hemifeld gerichtet wird versus unbeachtet bleibt, ebenfalls nicht signifikant. Die vorliegenden Daten der Stimuluskombinationen A_CV_L und A_CV_R und die Befunde anderer Studien (Bertelson, et al. 2000a; Bertelson, et al. 2000b; Driver 1996; Vroomen, et al. 1998; Vroomen, et al. 2001a; Vroomen, et al. 2001b; Vroomen and de Gelder 2004) legen nahe, dass die Bauchrednerillusion und somit auch der multimodale Integrationsprozess, unter bestimmten Umständen, unabhängig von räumlichen Aufmerksamkeitseinflüssen entstehen.

Im Gegensatz dazu gibt es wiederum Studien, welche multimodale Integrationsprozesse mit attentionalen Faktoren in Verbindung bringen (Busse, et al. 2005; Driver and Spence 1998a; Driver and Spence 1998b; Eimer and Schroger 1998; Fairhall and Macaluso 2009; Macaluso, et al. 2000b; Talsma, et al. 2007). Talsma et al. (Talsma, et al. 2007) berichteten diesbezüglich Ergebnisse einer EKP Studie, dass zentral präsentierte audiovisuelle Reize durch die zu bearbeitende Aufgabe (Aufmerksamkeit auf eine Modalität versus multimodale Fokussierung) unterschiedliche EKP-Effekte hervorrufen; d.h. dass die

aufgabenrelevante Fixierung auf beide Modalitäten nötig ist, um frühe EKP-Effekte zu evozieren. Hierbei zeigte sich eine integrationsassoziierte frühe EKP-Komponente nach nur 50 ms poststimulus, wenn beide Modalitäten simultan attendiert wurden. Dagegen war im EKP eine erst späte integrationsassoziierte EKP-Komponente beobachtbar, wenn jeweils nur eine Modalität der audiovisuell präsentierten Reize fokussiert wurde. Weiterhin konnte eine Studie zur supramodalen Kontrolle räumlicher Aufmerksamkeit (Eimer and Schroger 1998) zeigen, dass aufgabenirrelevante Modalitäten, welche aber im selben räumlichen, modalitätsspezifischen Aufmerksamkeitsfokus auftraten, erhöhte EKP-Effekte nach etwa 100ms poststimulus hervorriefen, als jene aufgabenirrelevanten Modalitäten, welche im kontralateralen, unbeachteten Hemifeld präsentiert wurden. In anderen Worten, wenn die Versuchspersonen ihre Aufmerksamkeit auf die visuelle Stimulation innerhalb eines der beiden Hemifelder richten sollten (links versus rechts), zeigte sich gleichfalls eine vergrößerte Auslenkung der EKP-Komponente für den aufgabenunrelevanten auditorischen Stimulus. Diese Befunde stimmen mit Verhaltensexperimenten überein (Driver and Spence 1998a), welche ebenfalls modalitätsübergreifende (cross-modale-) Übertragung der aufgabenspezifischen visuellen Aufmerksamkeit auf die auditorische Modalität beobachten konnten.

Lakatos et al. (Lakatos, et al. 2009) verglichen in einer thematisch ähnlichen Studie, neuronale Oszillationen im Bezug auf „beachtete“ versus „unbeachtete“ auditorisch- und visuell präsentierte Stimuli im „primär visuellen“- versus „primär auditorischen“ Kortex. Auch hier wurde wieder ein supramodaler Aufmerksamkeitsmechanismus in vermeintlich modalitätsspezifischen Arealen gefunden. Die Autoren berichteten, dass nichtpräferierte Modalitäten und hier speziell visuelle Stimuli in A1 und auditorische Stimuli in V1, erhöhte Feuerraten hervorriefen, wenn jene Reize beachtet wurden, wohingegen bei entsprechend unbeachteten Reizen keine oszillative Modulation (Phasenreset) gefunden wurde. Diesbezüglich präsentierten auch Busse et al. (Busse, et al. 2005) in einer kombinierten EKP/fMRT Studie multimodale Objekte, wobei der auditorische Stimulus zentral- und die visuellen Zielreize im linken- oder rechten visuellen Hemifeld dargeboten wurden. Die aufgabenspezifische Fokussierung auf die visuellen Reize (links versus rechts) modulieren ebenfalls die synchronen- aber zentral präsentierten und aufgabenunrelevanten auditorischen Stimuli. Diese Resultate deuten darauf hin, dass sich die Aufmerksamkeit von einer Modalität auf eine synchron präsentierte zweite-, nicht beachtete Modalität ausbreiten kann. Die Autoren interpretieren die Ausbreitung der aufgabenrelevanten visuellen Aufmerksamkeit auf die auditorisch disparat (zentral-) präsentierten Reize als einen Hinweis darauf, dass der

Bauchrednereffekt hierbei eine entscheidende Rolle spielt. Die EKP-Differenzwellen zeigen zudem, dass diese aufmerksamkeitsbezogene cross-modale Ausbreitung über räumliche Distanzen hinweg zu einem relativ späten Zeitpunkt stattfindet (~220ms) und somit starke Parallelen zu den Ergebnissen von Bonath et al. (Bonath, et al. 2007) zu erkennen sind. Diese späten Aufmerksamkeitseffekte interpretieren Busse et al. (Busse, et al. 2005) als späte Modulation objektbasierter Aufmerksamkeitsselektion, wie sie auch bei Schönfeld et al. (Schönfeld, et al. 2003) innerhalb der visuellen Modalität gezeigt wurde. Als einen weiteren Grund für die relativ späten cross-modalen Aufmerksamkeitsprozesse, führen die Autoren die modalitätsübergreifenden- und räumlichkeitsübergreifenden Aufmerksamkeitsprozesse an (Busse et al. 2005). Die abweichenden Befunde zwischen der Studie von Busse et al. (Busse, et al. 2005) und der vorliegenden Arbeit (Bedingungen $A_C V_L$ und $A_C V_R$), nämlich dass cross-modale Aufmerksamkeitseffekte bei multimodalen Integrationsprozessen unabhängig sind, kann einerseits am unterschiedlichen Stimulusmaterial bzw. unterschiedlich gewählter Abstände aber auch an den unterschiedlichen Aufgaben (visuelle Detektionsaufgabe versus auditorische Lokalisationsaufgabe) liegen. Des Weiteren können die Autoren (Busse, et al. 2005) die EKP-Ergebnisse, nämlich dass die unrelevante auditorische Komponente in Abhängigkeit der visuell zusätzlich präsentierten attendierten versus unattendierten Reize unterschiedlich moduliert wird, nicht mit entsprechenden Verhaltensdaten in Zusammenhang bringen. Macaluso et al. (Macaluso, et al. 2001) spekulierten als Antwort auf ein Kommentar von McDonald et al. (McDonald, et al. 2001), dass sich die aufmerksamkeitsbezogene cross-modale Modulation und die multimodalen Integrationsprozesse eher terminologisch unterscheiden. Demnach ist der neuronale Mechanismus von cross-modalen exogenen Aufmerksamkeitseffekten (Macaluso, et al. 2000b) schwer von multimodalen Integrationseffekten zu unterscheiden, bei denen einzelne Modalitäten einem zweiten Sinnesreiz 0-150 ms vorrausgehen. Einerseits könnte das beobachtbare neuronale Korrelat, als exogener Hinweisreiz für eine zweite darauffolgende Modalität einen crossmodalen Aufmerksamkeitseffekt (Spence and Driver 1997) hervorrufen, aber ebenso gut könnte es als multimodaler Integrationseffekt interpretiert werden, weil beide Modalitäten durch einen zeitlichen Abstand getrennt liegen, der innerhalb des zeitlichen Integrationsfensters liegt (Zampini, et al. 2005). Es ist somit möglich, dass beide Gegebenheiten auf ähnlichen neurophysiologischen Mechanismen basieren (Kayser 2009). Die beobachteten Bauchrednerillusionen der vorliegenden Untersuchung der Bedingungen $A_L V_R$ und $A_R V_L$, welche eindeutig mit Aufmerksamkeitsprozessen assoziiert sind, untermauern somit die vorrangigere Diskussion. Stellt man sich beispielsweise vor, dass die Versuchsperson ihre

visuelle Aufmerksamkeit auf das rechte Hemifeld richtet, während der auditorische Stimulus auf der rechten Seite präsentiert wird, ist es vorstellbar, dass der Aufmerksamkeitsfokus nicht nur den Ort des visuellen Zielreizes, sondern ebenfalls die auditorische Quelle umfasst. Dieser modalitätsübergreifende oder auch crossmodale Aufmerksamkeitseffekt kann dazu führen, dass die Verhaltensperformanz im Bezug auf die Tonlokalisierung signifikant gesteigert wird. Dies würde im Umkehrschluss bedeuten, dass wie in Abbildung 30 jene verbesserte Richtungswahrnehmung eine reduzierte Bauchrednerillusion zur Folge hat. Dieser Erklärungsansatz würde demnach nicht für die Bedingungen $A_C V_R$ und $A_C V_L$ zutreffen, weil die auditorische Quelle (A_C) nicht in den Fokus der zielreizassoziierten Aufmerksamkeit fällt. Zusätzlich wird dieser Erklärungsansatz damit untermauert, dass die unimodalen Töne ebenfalls signifikant besser (bei A_R war zumindest ein Trend erkennbar)) lokalisiert werden konnten, wenn die Tonquelle mit dem visuellen Aufmerksamkeitsfokus übereinstimmten. Für die Stimuluskombinationen $A_L V_R$ und $A_R V_L$ kann es jedoch nicht eindeutig ausgeschlossen werden, dass das stärkere Auftreten der Bauchrednerillusion auf Grund eines automatischen und unbewussten, exogenen Aufmerksamkeitsshifts des zusätzlich kontralateral auftretenden visuellen Reizes, verursacht wird. Müller und Rabbitt (Muller and Rabbitt 1989) berichten hierzu eine mögliche Unterbrechung bzw. Verlagerung des Aufmerksamkeitsfokus der gerichteten Aufmerksamkeit wenn an einer anderen Stelle im Raum exogene Triggerreize präsentiert werden (attentional capture; siehe auch (Yantis and Jonides 1990)). Ein Grund, welcher wiederum gegen diese Annahme sprechen dürfte, zeigt sich darin, dass die Versuchspersonen bei der Stimuluskombination $A_L V_R$ und $A_R V_L$ die Töne zum geringsten Teil als volle Illusion, aus der Richtung des visuell präsentierten Reizes (nur in 4-7 % der Fälle siehe Abbildung 29) wahrgenommen haben. Jene Alternativerklärung, nämlich dass die Bauchrednerillusion nur indirekt beeinflusst wird, weil die gerichtete visuelle Aufmerksamkeit dazu führt, dass sich innerhalb einer visuell fokussierten Lokalität die Aufmerksamkeit auf die auditorische Modalität ausbreitet und damit ähnliche Resultate aufweist, wie es beispielsweise McDonald et al. (2000) oder Störmer et al. (2010) mit entsprechender Performanzsteigerung bei exogenen auditorischen Hinweisreizen bei visueller Zielreizdetektion zeigen konnten.

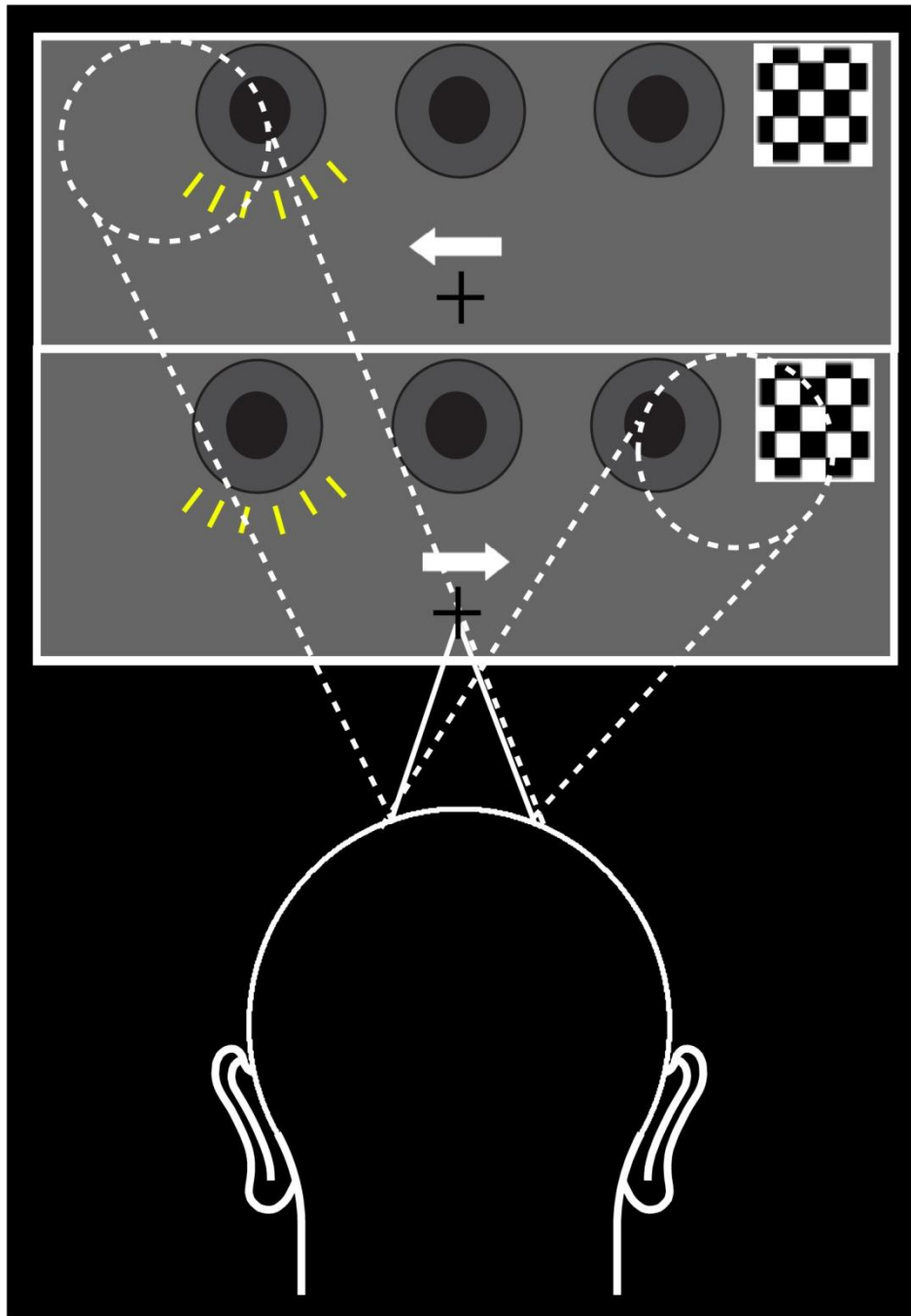


Abbildung 30: crossmodale Aufmerksamkeitsausbreitung. Im Beispiel oben ist die wahrscheinlichste Erklärung für die beobachteten Effekte dargestellt (Beispiel $A_L V_R$). Die gefundenen Ergebnisse aus Experiment 3 legen nahe, dass die Fähigkeit Töne von der linken- (A_L) bzw. rechten Seite (A_R) bei audiovisueller Reizdarbietung dadurch verbessert wird, dass der Aufmerksamkeitsfokus nicht nur den Ort des visuellen Zielreizes, sondern ebenfalls die auditorische Quelle umfasst. Die Abbildung unten zeigt die eher unwahrscheinliche Variant, nämlich, dass die räumliche Überlappung des visuellen Fokus und des illusionsauslösenden visuellen Reizes zu einer stärkeren Wahrnehmung der Bauchrednerillusion führt.

Im Gegensatz zu den traditionellen Konzepten, dass beispielsweise bei der räumlichen Wahrnehmung die auditorische- von der visuellen Modalität dominiert wird (Visual Capture Effekt) (Vroomen and de Gelder 2004), konnte eine Vielzahl von Arbeiten zeigen, dass dieses modalitätsspezifische Dominanzgefüge keine universelle Gültigkeit besitzt.

Entsprechende Studien stützen sich diesbezüglich auf das Bayes-Theorem, welches bedingte Wahrscheinlichkeiten nutzt, um über zurückliegende Ereignisse auf aktuelle Ursachen zu schließen. Widersprüchliche Informationen aus von unterschiedlichen Modalitäten werden durch das menschliche Wahrnehmungssystem meist nicht zuverlässig zu einem multimodalen Gesamtobjekt integriert. Damit der Mensch in einer multimodalen Umwelt optimal agieren kann, ist es notwendig, dass die neuronalen Netzwerke flexibel an Umgebungsänderungen adaptieren. Hierbei können an Hand des Bayes'schen Theorems Vorhersagen getroffen werden, welche für den Nutzen einer multimodalen Verbindung entscheidend sein können (Ernst and Banks 2002; Kersten, et al. 2004; Yuille and Bühlhoff 1996). Jene Bayes'schen Schlussfolgerungen sollen Unsicherheiten, die durch widersprüchliche Umweltinformationen entstanden sind beseitigen, indem Vorwissen (individuell unterschiedliche Erwartungen durch gemachte Erfahrungen oder lebenslange Lernprozesse) mit einbezogen wird, um wiederum Schlüsse über die wahrscheinlichste Interpretation der Außenwelt zu ziehen. Beispielsweise konnten Alais und Burr (Alais and Burr 2004) in einer Untersuchung zeigen, dass der Dominanzeffekt bei der räumlichen Wahrnehmung der visuellen- über die auditorische Modalität in das Gegenteil umschlägt, sobald der visuelle Stimulus bezüglich seiner räumlichen Position nicht eindeutig oder als „verschwommen“ dargeboten wird. Sobald beide Modalitäten ähnlich schlecht lokalisiert werden können, dominiert keine dieser beiden Modalitäten die andere, so dass die Wahrnehmung der mittleren Position folgt. Die Autoren schlussfolgerten daraus, dass es bei der räumlichen Integration nicht auf die dominierende Modalität ankommt, sondern auf eine sogenannte „ähnlich-optimale“ Kombination aus visuellen und auditorischen Reizen. Jedes dieser auditorischen- und visuellen Hinweisreize wird bezüglich des geschätzten Rauschzustandes seiner individuellen Raumposition gewichtet, um im Folgenden den entsprechenden Modalitätseinfluss bei der audiovisuellen räumlichen Integration bestimmen zu können. Diese Ergebnisse sind konsistent mit den Resultaten einer ähnlichen Studie, welche die Modalitätsdominanz visuell-haptisch präsentierter Stimuluskombinationen untersuchte (Ernst and Banks 2002). Die Autoren mutmaßen ebenfalls einen neuronalen Integrationsprozess, welcher einem maximum-likelihood Schätzalgorithmus vorrausgeht.

Dieser Schätzalgorithmus minimiert Varianz und determiniert somit den Grad der Dominanz der einen Modalität über die ander.

3.3.4.1 Zusammenfassung

Die vorliegende Studie zeigt, entgegen bisheriger Befunde (Driver 1996; Vroomen and de Gelder 2004), dass gerichtete räumliche Aufmerksamkeit (Driver and Spence 1998a; Driver and Spence 1998b; Eimer and Schroger 1998; Fairhall and Macaluso 2009; Kayser 2009; Lakatos, et al. 2009; Macaluso, et al. 2001; Macaluso, et al. 2000b), bei entsprechend räumlicher Konstellation zwischen auditorisch- und visuell präsentierten Reizen, die Bauchrednerillusion tatsächlich beeinflussen kann. Dabei wird ein Ton, dessen Quelle in der Nähe des zu beachtenden visuellen Zielreizes liegt, möglicherweise durch cross-modale Aufmerksamkeitseffekte besser lokalisiert. Die beobachtete Unterschiedlichkeit der wahrgenommenen Bauchrednerillusionen ($A_L V_R$ und $A_R V_L$) ist somit eher eine Folge der verbesserten Lokalisierbarkeit des auftretenden Tones innerhalb des entsprechenden Aufmerksamkeitsfokus.

4 GESAMTDISKUSSION

Wenn visuelle- und auditorische Reize zusammen präsentiert werden, dann kann man in Abhängigkeit der Aufgabe, entweder den zeitlichen- oder den räumlichen Zusammenhang zwischen beiden Modalitäten beurteilen. Hierbei können, wenn zeitliche- oder räumliche Distanzen existieren, entsprechende Illusionswahrnehmungen (Bertelson and Aschersleben 2003; Bertelson and Radeau 1981; Noesselt, et al. 2008a; Radeau and Bertelson 1974; Shams, et al. 2000; Shipley 1964; Zampini, et al. 2005) zustande kommen. In der vorliegenden Arbeit sollte i. der neuronale Verarbeitungsunterschied bei räumlicher- und zeitlicher Aufgabenbearbeitung von audiovisuell präsentierten Stimuli, welche physikalisch identisch waren, untersucht werden, ii. die zugrundeliegenden neuronalen Modulationen der Bauchrednerillusion identifiziert werden, wenn sich die Präsentation beider Modalitäten in ihrer zeitlichen Anordnung unterscheiden und iii die Abhängigkeit jener räumlichen Wahrnehmungsimulation von räumlichen Aufmerksamkeitsaspekten ermittelt werden.

Die Ergebnisse des ersten Experimentes deuten daraufhin, dass es thalamisch-spezifische Regionen gibt, welche sich bezüglich der Bearbeitung von räumlichen- und zeitlichen Aufgaben unterscheiden. Zeitliche Bearbeitungsprozesse audiovisuell präsentierter Reize modulieren vorzugsweise posteriore Thalamusregionen, wohingegen räumliche Bearbeitungsprozesse, derselben audiovisuell präsentierten Reize, zentrale Aktivierungsmuster aufwiesen. Ähnliche Resultate wurden auch in einer Läsionsstudie mit räumlichen- und zeitlichen Aufgabenstellungen bei visueller Reizpräsentation berichtet (Arend, et al. 2008). Der Thalamus wird allgemein als eine Verteilerstation innerhalb eines gigantischen Neuronennetzwerkes angesehen wird (Sherman 2007).

Darüber hinaus deutet vieles darauf hin, dass bestimmte Hirnregionen durch spezifische Oszillationsfrequenzen repräsentiert sind (Rosanova, et al. 2009), was wiederum vermuten lässt, dass die thalamischen Kerne Informationen der unterschiedlichsten Modalitäten aus den unterschiedlichsten Hirnregionen zusammenführen und synchronisieren, um sie zur multimodalen Weiterverarbeitung (Cappe, et al. 2009b) an entsprechende Areale weiterleiten zu können (Kayser and Logothetis 2007; Lakatos, et al. 2007, Lakatos, et al. 2009). Diese Thalamuskern könnten demzufolge Abgleichungsprozesse koordinieren, welche nicht nur kopfzentrierte Referenzsignale von auditorisch räumlichen Hinweisreizen wie beispielsweise ILD und ITD (Zimmer and Macaluso 2005), sondern auch visuelle- und Augenpositionssignale in einen Referenzrahmen transformieren, welcher für die audiovisuelle Integration notwendig wäre (Kopco, et al. 2009; Werner-Reiss, et al. 2003).

Im zweiten Experiment konnte beobachtet werden, dass die wahrgenommene Bauchrednerillusion, stärkere neuronale Suppressionseffekte im auditorischen Kortex hervorgerufen hat, wenn, im Vergleich zur asynchronen Reizdarbietung, die audiovisuellen Stimuli gleichzeitig präsentiert wurden. Diese Ergebnisse bestätigen die durch Bonath et al. (Bonath, et al. 2007) gefundenen Resultate und unterstreichen, dass es ein stabiles neuronales Korrelat im auditorischen Kortex zu geben scheint, welches die wahrgenommene Bauchrednerillusion kodiert. Ähnlich wie in auditorischen Arealen konnten stärkere Suppressionseffekte auch in visuellen Regionen in der Hemisphäre ipsilateral zum visuell präsentierten Reiz gefunden werden. Dass die visuelle Information zu einem relativ späten Zeitpunkt (~260 ms poststimulus) in die Verarbeitung des akustischen Raumes im auditorischen Kortex eingreift, konnte in einer kombinierten EEG/fMRT Studie (Bonath, et al. 2007) gezeigt werden. Das wiederum legt nahe, dass der Thalamus als mögliche Verschaltungsebene eher in Frage kommt (Fries, et al. 2001), als die direkten und schnellen kortiko-kortikalen Verbindungen (Falchier, et al. 2002; Rockland and Ojima 2003; Theyel, et al. 2010). Neuere Studien zur Vorhersage von visuellen Perzepten (Busch, et al. 2009) bzw. multimodalen Integrationsprozessen auf Grund eines bestimmten Phasenzustandes von EEG-Oszillationen (Kayser, et al. 2008; Lakatos, et al. 2005) könnten erste Hinweise darauf sein, dass auch die Bauchrednerillusion durch bestimmte Phasenzustände visuell assoziierter Oszillationen entsteht.

Im dritten Experiment untersuchten wir, ob jene Bauchrednerillusion eine Konsequenz aus der Aufmerksamkeitsorientierung zur Quelle des visuell präsentierten Zielreizes darstellt oder einen perzeptuellen Mechanismus unabhängig von Aufmerksamkeitsprozessen reflektiert. Einige Studien berichteten keine aufmerksamkeitsbezogenen Manipulationen bei der Bauchrednerillusion (Driver 1996; Vroomen and de Gelder 2004). Dagegen zeigten andere Studien, dass multimodale Integrationsprozesse sehr wohl mit Aufmerksamkeits-effekten interagieren können (Busse, et al. 2005; Driver and Spence 1998a; Driver and Spence 1998b; Fairhall and Macaluso 2009; Macaluso, et al. 2000a; Macaluso, et al. 2001; Talsma, et al. 2007). Unsere Resultate ließen keinen eindeutigen Schluss zu, ob die Bauchrednerillusion unabhängig von endogenen Aufmerksamkeitsprozessen entsteht oder nicht. Es konnte gezeigt werden, dass die attentionale Orientierung zum linken- oder rechten visuellen Zielreiz keinen Einfluss auf die wahrgenommene Tonrichtung hatte, wenn der aufgabenrelevante Ton zentral präsentiert wurde. Im Gegensatz dazu zeigten sich jedoch aufmerksamkeitsabhängige Verhaltenseffekte, wenn die Töne kontralateral zum visuellen Stimulus präsentiert wurden. Die Versuchspersonen zeigten bessere Lokalisationsleistungen,

wenn die Quelle des auditorisch präsentierten Stimulus in räumlicher Nähe des zu beachtenden visuellen Zielreizes auftrat. Wir interpretieren jenen Verhaltenseffekt als eine mögliche cross-modale Übertragung von der visuellen Aufmerksamkeit auf den auditorisch präsentierten Reiz. Der Effekt der cross-modalen Ausbreitung von aufgabenrelevanten visuellen Reizen auf räumlich diskordant- und unrelevante auditorische Stimuli, konnte in einem ähnlichen Experiment an Hand bildgebender- und EKP Untersuchungen belegt werden (Busse, et al. 2005).

Der Thalamus, mit seinen subkortikale Modulationen in zentralen- und posterioren Regionen, scheint durch kognitive Faktoren beeinflussbar zu sein und könnte multimodale Informationen entsprechend seiner räumlichen- oder zeitlichen Eigenschaften zueinander vorverarbeiten und anschließend netzwerkspezifisch weiterleiten (Cappe, et al. 2009b; Driver and Noesselt 2008; Senkowski, et al. 2008). Wenn die Verarbeitungsprozesse für räumliche- und zeitliche Aspekte durch unterschiedliche neuronale Netzwerke (Coull and Nobre 1998) supramodal (Krumbholz, et al. 2009) repräsentiert sind, könnte es möglich sein, dass posteriore und zentrale Thalamusregionen wichtige Verschaltungsebenen zwischen den unterschiedlichen kortikalen Arealen darstellen. Außerdem geht man in der Thalamusforschung davon aus, dass der Synchronisationsprozess zwischen den Informationen der unterschiedlichsten Modalitäten und aus den unterschiedlichsten Kortexarealen, seinen Ursprung im Thalamus. Hierbei zeigte sich, dass der Informationsaustausch sogar intrathalamisch über den Nucleus reticularis (TNR) stattfindet (Ros, et al. 2009). Die Daten der vorliegenden Arbeit legen nahe, dass der Thalamus bei der Vernetzung von audiovisuell dargebotenen Reizen eine sehr wichtige Rolle spielt und somit dazu beiträgt, dass beispielsweise multimodale Wahrnehmungssillusionen in visuellen (Mishra, et al. 2007; Noesselt, et al. 2008b) oder auditorischen Arealen (Bonath, et al. 2007; Kayser, et al. 2008) entstehen können. Zusammenfassend zeigen die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit, dass die multisensorische Raumverarbeitung durch zentrale Thalamusaktivierungen- und die zeitlichen Verarbeitungsprozesse durch posteriore Thalamusaktivierungen repräsentiert werden. Weiterhin konnte gezeigt werden, dass die Bauchrednerillusion, als Konsequenz aus der multisensorischen Raumintegration, entsprechend einer Vorstudie (Bonath et al. 2007) mit einer neuronalen Suppression im auditorischen Planum temporale kovariert. Darüberhinaus konnten jene suppressiven Aktivitätsmuster ebenfalls in visuellen Arealen beobachtet werden. Weiterhin untersuchten wir, ob die synchrone bzw. asynchrone Präsentation audiovisueller Reize den Bauchrednereffekt beeinflusst. Hierbei konnte gezeigt werden, dass synchrone audiovisuelle Reize, im Gegensatz zu asynchronen Reizen, stärkere Suppressionseffekte

aufwiesen. Darüberhinaus deuten die Ergebnisse aus dem dritten Experiment darauf hin, dass die Bauchrednerillusion, entgegen herkömmlicher Ergebnisse (Bertelson, et al. 2000b; Vroomen, et al. 2001b), indirekt mit crossmodalen Aufmerksamkeitsprozessen zusammenhängt. Diesbezüglich zeigte sich, dass die Bauchrednerillusion, entgegen herkömmlicher Ergebnisse, indirekt durch crossmodale Aufmerksamkeitsprozesse beeinflusst wird. Insgesamt deuten die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit darauf hin, dass räumliche Integrationsprozesse audiovisuell dargebotener Reize über ein Netzwerk, das visuelle- und auditorische Regionen umfasst, repräsentiert werden und dass multimodale Stimuluseigenschaften wie Synchronizität einen wesentlichen Einfluss auf die Integrationsleistung haben, ebenso wie der jeweilige Ort des Aufmerksamkeitsfokus. Die Steuerung dieser Integrationsleistungen wird dabei über ein Netzwerk, das neben den sensorisch-spezifischen Kortexarealen auch thalamische Kerngebiete umfasst, organisiert.

5 LITERATURANGABEN

- Alais D, Burr D. (2004): The ventriloquist effect results from near-optimal bimodal integration. *Curr Biol* 14(3):257-62.
- Anastasio TJ, Patton PE, Belkacem-Boussaid K. (2000): Using Bayes' rule to model multisensory enhancement in the superior colliculus. *Neural Comput* 12(5):1165-87.
- Andersen RA, Snyder LH, Bradley DC, Xing J. (1997): Multimodal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements. *Annu Rev Neurosci* 20:303-30.
- Arend I, Rafal R, Ward R. (2008): Spatial and temporal deficits are regionally dissociable in patients with pulvinar lesions. *Brain* 131(Pt 8):2140-52.
- Arieli A, Sterkin A, Grinvald A, Aertsen A. (1996): Dynamics of ongoing activity: explanation of the large variability in evoked cortical responses. *Science* 273(5283):1868-71.
- Ashburner J, Friston KJ. (1999): Nonlinear spatial normalization using basis functions. *Hum Brain Mapp* 7(4):254-66.
- Avillac M, Ben Hamed S, Duhamel JR. (2007): Multisensory integration in the ventral intraparietal area of the macaque monkey. *J Neurosci* 27(8):1922-32.
- Avillac M, Deneve S, Olivier E, Pouget A, Duhamel JR. (2005): Reference frames for representing visual and tactile locations in parietal cortex. *Nat Neurosci* 8(7):941-9.
- Banati RB, Goerres GW, Tjoa C, Aggleton JP, Grasby P. (2000): The functional anatomy of visual-tactile integration in man: a study using positron emission tomography. *Neuropsychologia* 38(2):115-24.
- Barracough NE, Xiao D, Baker CI, Oram MW, Perrett DI. (2005): Integration of visual and auditory information by superior temporal sulcus neurons responsive to the sight of actions. *J Cogn Neurosci* 17(3):377-91.
- Basso G, Nichelli P, Wharton CM, Peterson M, Grafman J. (2003): Distributed neural systems for temporal production: a functional MRI study. *Brain Res Bull* 59(5):405-11.
- Batista AP, Buneo CA, Snyder LH, Andersen RA. (1999): Reach plans in eye-centered coordinates. *Science* 285(5425):257-60.

- Baumgart F, Gaschler-Markefski B, Woldorff MG, Heinze HJ, Scheich H. (1999): A movement-sensitive area in auditory cortex. *Nature* 400(6746):724-6.
- Beauchamp MS, Argall BD, Bodurka J, Duyn JH, Martin A. (2004a): Unraveling multisensory integration: patchy organization within human STS multisensory cortex. *Nat Neurosci* 7(11):1190-2.
- Beauchamp MS, Lee KE, Argall BD, Martin A. (2004b): Integration of auditory and visual information about objects in superior temporal sulcus. *Neuron* 41(5):809-23.
- Beauchamp MS, Lee KE, Haxby JV, Martin A. (2002): Parallel visual motion processing streams for manipulable objects and human movements. *Neuron* 34(1):149-59.
- Beauchamp MS, Yasar NE, Frye RE, Ro T. (2008): Touch, sound and vision in human superior temporal sulcus. *Neuroimage* 41(3):1011-20.
- Bedford FL. (1999): Keeping perception accurate. *Trends Cogn Sci* 3(1):4-11.
- Behrens TE, Johansen-Berg H, Woolrich MW, Smith SM, Wheeler-Kingshott CA, Boulby PA, Barker GJ, Sillery EL, Sheehan K, Ciccarelli O and others. (2003): Non-invasive mapping of connections between human thalamus and cortex using diffusion imaging. *Nat Neurosci* 6(7):750-7.
- Behrmann M. 2000. Spatial reference frames and hemispatial Neglect. In: Gazzaniga M, editor. *The New Cognitive Neurosciences*. p 651-666.
- Belin P, McAdams S, Thivard L, Smith B, Savel S, Zilbovicius M, Samson S, Samson Y. (2002): The neuroanatomical substrate of sound duration discrimination. *Neuropsychologia* 40(12):1956-64.
- Bender DB. (1981): Retinotopic organization of macaque pulvinar. *J Neurophysiol* 46(3):672-93.
- Bender DB. (1982): Receptive-field properties of neurons in the macaque inferior pulvinar. *J Neurophysiol* 48(1):1-17.
- Bender DB, Youakim M. (2001): Effect of attentive fixation in macaque thalamus and cortex. *J Neurophysiol* 85(1):219-34.
- Benevento LA, Fallon J, Davis BJ, Rezak M. (1977): Auditory--visual interaction in single cells in the cortex of the superior temporal sulcus and the orbital frontal cortex of the macaque monkey. *Exp Neurol* 57(3):849-72.

- Benevento LA, Miller J. (1981): Visual responses of single neurons in the caudal lateral pulvinar of the macaque monkey. *J Neurosci* 1(11):1268-78.
- Berger TD, Martelli M, Pelli DG. (2003): Flicker flutter: is an illusory event as good as the real thing? *J Vis* 3(6):406-12.
- Bertelson P, Aschersleben G. (1998): Automatic visual bias of auditory location. *Psychonomic Bulletin and Review* 5:482-489.
- Bertelson P, Aschersleben G. (2003): Temporal ventriloquism: crossmodal interaction on the time dimension. 1. Evidence from auditory-visual temporal order judgment. *Int J Psychophysiol* 50(1-2):147-55.
- Bertelson P, Pavani F, Ladavas E, Vroomen J, de Gelder B. (2000a): Ventriloquism in patients with unilateral visual neglect. *Neuropsychologia* 38(12):1634-42.
- Bertelson P, Radeau M. (1981): Cross-modal bias and perceptual fusion with auditory-visual spatial discordance. *Percept Psychophys* 29(6):578-84.
- Bertelson P, Vroomen J, de Gelder B, Driver J. (2000b): The ventriloquist effect does not depend on the direction of deliberate visual attention. *Percept Psychophys* 62(2):321-32.
- Birbaumer N, Schmidt RF. 1999. *Biologische Psychologie Heidelberg*, Berlin, New York: Springer.
- Bischoff M, Walter B, Blecker CR, Morgen K, Vaitl D, Sammer G. (2007): Utilizing the ventriloquism-effect to investigate audio-visual binding. *Neuropsychologia* 45(3):578-86.
- Bizley JK, King AJ. (2009): Visual influences on ferret auditory cortex. *Hear Res* 258(1-2):55-63.
- Bizley JK, Nodal FR, Bajo VM, Nelken I, King AJ. (2007): Physiological and anatomical evidence for multisensory interactions in auditory cortex. *Cereb Cortex* 17(9):2172-89.
- Blumenfeld H. (2002): The thalamus and seizures. *Arch Neurol* 59(1):135-7.
- Bolognini N, Rasi F, Ladavas E. (2005): Visual localization of sounds. *Neuropsychologia* 43(11):1655-61.
- Bonath B, Noesselt T, Martinez A, Mishra J, Schwiecker K, Heinze HJ, Hillyard SA. (2007): Neural basis of the ventriloquist illusion. *Curr Biol* 17(19):1697-703.

- Bouyer JJ, Montaron MF, Buser P, Durand C, Rougeul A. (1992): Effects of mediodorsalis thalamic nucleus lesions on vigilance and attentive behaviour in cats. *Behav Brain Res* 51(1):51-60.
- Bremmer F, Klam F, Duhamel JR, Ben Hamed S, Graf W. (2002): Visual-vestibular interactive responses in the macaque ventral intraparietal area (VIP). *Eur J Neurosci* 16(8):1569-86.
- Bressler SL, Tang W, Sylvester CM, Shulman GL, Corbetta M. (2008): Top-down control of human visual cortex by frontal and parietal cortex in anticipatory visual spatial attention. *J Neurosci* 28(40):10056-61.
- Brett M, Johnsrude IS, Owen AM. (2002): The problem of functional localization in the human brain. *Nat Rev Neurosci* 3(3):243-9.
- Brosch M, Selezneva E, Scheich H. (2005): Nonauditory events of a behavioral procedure activate auditory cortex of highly trained monkeys. *J Neurosci* 25(29):6797-806.
- Bruce C, Desimone R, Gross CG. (1981): Visual properties of neurons in a polysensory area in superior temporal sulcus of the macaque. *J Neurophysiol* 46(2):369-84.
- Brugge JF, Reale RA, Hind JE. (1996): The structure of spatial receptive fields of neurons in primary auditory cortex of the cat. *J Neurosci* 16(14):4420-37.
- Bub DN, Masson ME, Lalonde CE. (2006): Cognitive control in children: stroop interference and suppression of word reading. *Psychol Sci* 17(4):351-7.
- 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(4):1065-83.
- Bunzeck N, Wuestenberg T, Lutz K, Heinze HJ, Jancke L. (2005): Scanning silence: mental imagery of complex sounds. *Neuroimage* 26(4):1119-27.
- Buonomano DV, Karmarkar UR. (2002): How do we tell time? *Neuroscientist* 8(1):42-51.
- Busch NA, Dubois J, VanRullen R. (2009): The phase of ongoing EEG oscillations predicts visual perception. *J Neurosci* 29(24):7869-76.
- Bushara KO, Grafman J, Hallett M. (2001): Neural correlates of auditory-visual stimulus onset asynchrony detection. *J Neurosci* 21(1):300-4.

- Bushara KO, Weeks RA, 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. *Nat Neurosci* 2(8):759-66.
- Busse L, Roberts KC, Crist RE, Weissman DH, Woldorff MG. (2005): The spread of attention across modalities and space in a multisensory object. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102(51):18751-6.
- Caclin A, Soto-Faraco S, Kingstone A, Spence C. (2002): Tactile "capture" of audition. *Percept Psychophys* 64(4):616-30.
- Callan DE, Callan AM, Kroos C, Vatikiotis-Bateson E. (2001): Multimodal contribution to speech perception revealed by independent component analysis: a single-sweep EEG case study. *Brain Res Cogn Brain Res* 10(3):349-53.
- Callan DE, Jones JA, 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(5):805-16.
- Calvert GA. (2001): Crossmodal processing in the human brain: insights from functional neuroimaging studies. *Cereb Cortex* 11(12):1110-23.
- Calvert GA, Bullmore ET, Brammer MJ, Campbell R, Williams SC, McGuire PK, Woodruff PW, Iversen SD, David AS. (1997): Activation of auditory cortex during silent lipreading. *Science* 276(5312):593-6.
- Calvert GA, Campbell R, Brammer MJ. (2000): Evidence from functional magnetic resonance imaging of crossmodal binding in the human heteromodal cortex. *Curr Biol* 10(11):649-57.
- Calvert GA, Hansen PC, Iversen SD, Brammer MJ. (2001): Detection of audio-visual integration sites in humans by application of electrophysiological criteria to the BOLD effect. *Neuroimage* 14(2):427-38.
- Canon LK. (1970): Intermodality inconsistency of input and directed attention as determinants of the nature of adaptation. *J Exp Psychol* 84(1):141-7.
- Cappe C, Barone P. (2005): Heteromodal connections supporting multisensory integration at low levels of cortical processing in the monkey. *Eur J Neurosci* 22(11):2886-902.
- 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*.

- Cappe C, Morel A, Rouiller EM. (2007): Thalamocortical and the dual pattern of corticothalamic projections of the posterior parietal cortex in macaque monkeys. *Neuroscience* 146(3):1371-87.
- Cappe C, Thut G, Romei V, Murray MM. (2009b): Selective integration of auditory-visual looming cues by humans. *Neuropsychologia* 47(4):1045-52.
- Chadderton P, Agapiou JP, McAlpine D, Margrie TW. (2009): The synaptic representation of sound source location in auditory cortex. *J Neurosci* 29(45):14127-35.
- Chafee MV, Goldman-Rakic PS. (1998): Matching patterns of activity in primate prefrontal area 8a and parietal area 7ip neurons during a spatial working memory task. *J Neurophysiol* 79(6):2919-40.
- Choe CS, Welch RB, Gilford RM, Juola JF. (1975): The "ventriloquist effect": Visual dominance or response bias? *Perception & Psychophysics* 18:55-60.
- Clemo HR, Sharma GK, Allman BL, Meredith MA. (2008): Auditory projections to extrastriate visual cortex: connectional basis for multisensory processing in 'unimodal' visual neurons. *Exp Brain Res* 191(1):37-47.
- Cohen YE, Andersen RA. (2000): Reaches to sounds encoded in an eye-centered reference frame. *Neuron* 27(3):647-52.
- Contreras D, Destexhe A, Sejnowski TJ, Steriade M. (1996a): Control of spatiotemporal coherence of a thalamic oscillation by corticothalamic feedback. *Science* 274(5288):771-4.
- Contreras D, Steriade M. (1996): Spindle oscillation in cats: the role of corticothalamic feedback in a thalamically generated rhythm. *J Physiol* 490 (Pt 1):159-79.
- Contreras D, Steriade M. (1997): Synchronization of low-frequency rhythms in corticothalamic networks. *Neuroscience* 76(1):11-24.
- Contreras D, Timofeev I, Steriade M. (1996b): Mechanisms of long-lasting hyperpolarizations underlying slow sleep oscillations in cat corticothalamic networks. *J Physiol* 494 (Pt 1):251-64.
- Corbetta M, Kincade JM, Ollinger JM, McAvoy MP, Shulman GL. (2000): Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex. *Nat Neurosci* 3(3):292-7.
- Corbetta M, Kincade JM, Shulman GL. (2002): Neural systems for visual orienting and their relationships to spatial working memory. *J Cogn Neurosci* 14(3):508-23.

- Corbetta M, Shulman GL. (2002): Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nat Rev Neurosci* 3(3):201-15.
- Coull J, Nobre A. (2008): Dissociating explicit timing from temporal expectation with fMRI. *Curr Opin Neurobiol* 18(2):137-44.
- Coull JT. (2004): fMRI studies of temporal attention: allocating attention within, or towards, time. *Brain Res Cogn Brain Res* 21(2):216-26.
- Coull JT, Frith CD, Buchel C, Nobre AC. (2000): Orienting attention in time: behavioural and neuroanatomical distinction between exogenous and endogenous shifts. *Neuropsychologia* 38(6):808-19.
- Coull JT, Nobre AC. (1998): Where and when to pay attention: the neural systems for directing attention to spatial locations and to time intervals as revealed by both PET and fMRI. *J Neurosci* 18(18):7426-35.
- Crabtree JW, Collingridge GL, Isaac JT. (1998): A new intrathalamic pathway linking modality-related nuclei in the dorsal thalamus. *Nat Neurosci* 1(5):389-94.
- Crabtree JW, Isaac JT. (2002): New intrathalamic pathways allowing modality-related and cross-modality switching in the dorsal thalamus. *J Neurosci* 22(19):8754-61.
- Cusick CG, Seltzer B, Cola M, Griggs E. (1995): Chemoarchitectonics and corticocortical terminations within the superior temporal sulcus of the rhesus monkey: evidence for subdivisions of superior temporal polysensory cortex. *J Comp Neurol* 360(3):513-35.
- Dahl CD, Logothetis NK, Kayser C. (2009): Spatial organization of multisensory responses in temporal association cortex. *J Neurosci* 29(38):11924-32.
- Darian-Smith C, Tan A, Edwards S. (1999): Comparing thalamocortical and corticothalamic microstructure and spatial reciprocity in the macaque ventral posterolateral nucleus (VPLc) and medial pulvinar. *J Comp Neurol* 410(2):211-34.
- 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(1):72-96.
- Deubel H, Schneider WX. (1996): Saccade target selection and object recognition: evidence for a common attentional mechanism. *Vision Res* 36(12):1827-37.
- Dixon NF, Spitz L. (1980): The detection of auditory visual desynchrony. *Perception* 9(6):719-21.

- Doehrmann O, Naumer MJ. (2008): Semantics and the multisensory brain: how meaning modulates processes of audio-visual integration. *Brain Res* 1242:136-50.
- 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(9).
- Doherty JR, Rao A, Mesulam MM, Nobre AC. (2005): Synergistic effect of combined temporal and spatial expectations on visual attention. *J Neurosci* 25(36):8259-66.
- Dong CJ, Swindale NV, Zakarauskas P, Hayward V, Cynader MS. (2000): The auditory motion aftereffect: its tuning and specificity in the spatial and frequency domains. *Percept Psychophys* 62(5):1099-111.
- Driver J. (1996): Enhancement of selective listening by illusory mislocation of speech sounds due to lip-reading. *Nature* 381(6577):66-8.
- Driver J, Noesselt T. (2008): Multisensory interplay reveals crossmodal influences on 'sensory-specific' brain regions, neural responses, and judgments. *Neuron* 57(1):11-23.
- Driver J, Spence C. (1998a): Cross-modal links in spatial attention. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 353(1373):1319-31.
- Driver J, Spence C. (1998b): Crossmodal attention. *Curr Opin Neurobiol* 8(2):245-53.
- Duhamel JR, Colby CL, Goldberg ME. (1998): Ventral intraparietal area of the macaque: congruent visual and somatic response properties. *J Neurophysiol* 79(1):126-36.
- Eggermont JJ. (1998a): Azimuth coding in primary auditory cortex of the cat. II. Relative latency and interspike interval representation. *J Neurophysiol* 80(4):2151-61.
- Eggermont JJ. (1998b): Is there a neural code? *Neurosci Biobehav Rev* 22(2):355-70.
- Eggermont JJ. (1998c): Representation of spectral and temporal sound features in three cortical fields of the cat. Similarities outweigh differences. *J Neurophysiol* 80(5):2743-64.
- Eggermont JJ, Mossop JE. (1998): Azimuth coding in primary auditory cortex of the cat. I. Spike synchrony versus spike count representations. *J Neurophysiol* 80(4):2133-50.
- Eimer M. 2004: Electrophysiological Studies of Multisensory Attention. In: Calvert GA, Spence C, Stein BE, editors. *The Handbook of Multisensory Processes*. Cambridge, MA The MIT Press. p 549-562.

- Eimer M, Schroger E. (1998): ERP effects of intermodal attention and cross-modal links in spatial attention. *Psychophysiology* 35(3):313-27.
- Eimer M, Van Velzen J. (2002): Crossmodal links in spatial attention are mediated by supramodal control processes: evidence from event-related potentials. *Psychophysiology* 39(4):437-49.
- Eimer M, van Velzen J, Driver J. (2002): Cross-modal interactions between audition, touch, and vision in endogenous spatial attention: ERP evidence on preparatory states and sensory modulations. *J Cogn Neurosci* 14(2):254-71.
- Engel AK, Fries P, Singer W. (2001): Dynamic predictions: oscillations and synchrony in top-down processing. *Nat Rev Neurosci* 2(10):704-16.
- Ernst MO, Banks MS. (2002): Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature* 415(6870):429-33.
- Fairhall SL, Macaluso E. (2009): Spatial attention can modulate audiovisual integration at multiple cortical and subcortical sites. *Eur J Neurosci* 29(6):1247-57.
- Falchier A, Clavagnier S, Barone P, Kennedy H. (2002): Anatomical evidence of multimodal integration in primate striate cortex. *J Neurosci* 22(13):5749-59.
- Fang PC, Stepniewska I, Kaas JH. (2006): The thalamic connections of motor, premotor, and prefrontal areas of cortex in a prosimian primate (*Otolemur garnetti*). *Neuroscience* 143(4):987-1020.
- Feig S, Harting JK. (1998): Corticocortical communication via the thalamus: ultrastructural studies of corticothalamic projections from area 17 to the lateral posterior nucleus of the cat and inferior pulvinar nucleus of the owl monkey. *J Comp Neurol* 395(3):281-95.
- Felleman DJ, Van Essen DC. (1991): Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb Cortex* 1(1):1-47.
- Fischer J, Whitney D. (2009): Precise discrimination of object position in the human pulvinar. *Hum Brain Mapp* 30(1):101-11.
- Fishman MC, Michael P. (1973): Integration of auditory information in the cat's visual cortex. *Vision Res* 13(8):1415-9.
- Fogassi L, Gallese V, Fadiga L, Luppino G, Matelli M, Rizzolatti G. (1996): Coding of peripersonal space in inferior premotor cortex (area F4). *J Neurophysiol* 76(1):141-57.

- 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. *Brain Res Cogn Brain Res* 10(1-2):77-83.
- Foxe JJ, Schroeder CE. (2005): The case for feedforward multisensory convergence during early cortical processing. *Neuroreport* 16(5):419-23.
- Franckowiak R, Friston K, Frith C, Dolan R, Price C. 2004. *Human Brain Function* San Diego: Academic Press.
- Frassinetti F, Pavani F, Ladavas E. (2002): Acoustical vision of neglected stimuli: interaction among spatially converging audiovisual inputs in neglect patients. *J Cogn Neurosci* 14(1):62-9.
- Fries P, Schroder JH, Singer W, Engel AK. (2001): Conditions of perceptual selection and suppression during interocular rivalry in strabismic and normal cats. *Vision Res* 41(6):771-83.
- Friston KJ, Ashburner J, Frith CD, Poline J-B, Heather JD, Frackowiak RSJ. (1995): Spatial registration and normalization of images. *Hum. Brain Map.* 2:165-189.
- Friston KJ, Fletcher P, Josephs O, Holmes A, Rugg MD, Turner R. (1998): Event-related fMRI: characterizing differential responses. *Neuroimage* 7(1):30-40.
- Fu KM, Shah AS, O'Connell MN, McGinnis T, Eckholdt H, Lakatos P, Smiley J, Schroeder CE. (2004): Timing and laminar profile of eye-position effects on auditory responses in primate auditory cortex. *J Neurophysiol* 92(6):3522-31.
- Funahashi S, Bruce CJ, Goldman-Rakic PS. (1990): Visuospatial coding in primate prefrontal neurons revealed by oculomotor paradigms. *J Neurophysiol* 63(4):814-31.
- Funahashi S, Takeda K, Watanabe Y. (2004): Neural mechanisms of spatial working memory: contributions of the dorsolateral prefrontal cortex and the thalamic mediodorsal nucleus. *Cogn Affect Behav Neurosci* 4(4):409-20.
- Furukawa S, Middlebrooks JC. (2002): Cortical representation of auditory space: information-bearing features of spike patterns. *J Neurophysiol* 87(4):1749-62.
- Fuster JM, Bodner M, Kroger JK. (2000): Cross-modal and cross-temporal association in neurons of frontal cortex. *Nature* 405(6784):347-51.
- Gattass R, Oswaldo-Cruz E, Sousa AP. (1979): Visual receptive fields of units in the pulvinar of cebus monkey. *Brain Res* 160(3):413-30.

- Geschwind N, Levitsky W. (1968): Human brain: left-right asymmetries in temporal speech region. *Science* 161(837):186-7.
- Ghazanfar AA, Lemus L. (2010): Multisensory integration: vision boosts information through suppression in auditory cortex. *Curr Biol* 20(1):R22-3.
- Ghazanfar AA, Schroeder CE. (2006): Is neocortex essentially multisensory? *Trends Cogn Sci* 10(6):278-85.
- Giard MH, Peronnet F. (1999): Auditory-visual integration during multimodal object recognition in humans: a behavioral and electrophysiological study. *J Cogn Neurosci* 11(5):473-90.
- Gibbon J, Malapani C, Dale CL, Gallistel C. (1997): Toward a neurobiology of temporal cognition: advances and challenges. *Curr Opin Neurobiol* 7(2):170-84.
- Giguere M, Goldman-Rakic PS. (1988): Mediodorsal nucleus: areal, laminar, and tangential distribution of afferents and efferents in the frontal lobe of rhesus monkeys. *J Comp Neurol* 277(2):195-213.
- Goldberg ME, Bisley JW, Powell KD, Gottlieb J. (2006): Saccades, salience and attention: the role of the lateral intraparietal area in visual behavior. *Prog Brain Res* 155:157-75.
- Goldstein E. 2002. *Wahrnehmungspsychologie*. Heidelberg: Spektrum.
- Goodale MA, Milner AD. (1992): Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci* 15(1):20-5.
- Grantham DW. (1989): Motion aftereffects with horizontally moving sound sources in the free field. *Percept Psychophys* 45(2):129-36.
- Graziano MS, Andersen RA, Snowden RJ. (1994): Tuning of MST neurons to spiral motions. *J Neurosci* 14(1):54-67.
- Griffin IC, Miniussi C, Nobre AC. (2002): Multiple mechanisms of selective attention: differential modulation of stimulus processing by attention to space or time. *Neuropsychologia* 40(13):2325-40.
- Griffiths TD, Warren JD. (2002): The planum temporale as a computational hub. *Trends Neurosci* 25(7):348-53.
- Groh JM, Sparks DL. (1996): Saccades to somatosensory targets. III. eye-position-dependent somatosensory activity in primate superior colliculus. *J Neurophysiol* 75(1):439-53.

- Guandalini P. (2001): The efferent connections to the thalamus and brainstem of the physiologically defined eye field in the rat medial frontal cortex. *Brain Res Bull* 54(2):175-86.
- Guillery RW, Sherman SM. (2002a): Thalamic relay functions and their role in corticocortical communication: generalizations from the visual system. *Neuron* 33(2):163-75.
- Guillery RW, Sherman SM. (2002b): The thalamus as a monitor of motor outputs. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 357(1428):1809-21.
- Hackett TA, De La Mothe LA, Ulbert I, Karmos G, Smiley J, Schroeder CE. (2007): Multisensory convergence in auditory cortex, II. Thalamocortical connections of the caudal superior temporal plane. *J Comp Neurol* 502(6):924-52.
- Hackett TA, Stepniewska I, Kaas JH. (1998): Thalamocortical connections of the parabelt auditory cortex in macaque monkeys. *J Comp Neurol* 400(2):271-86.
- Hall AJ, Lomber SG. (2008): Auditory cortex projections target the peripheral field representation of primary visual cortex. *Exp Brain Res* 190(4):413-30.
- Harrington DL, Haaland KY, Hermanowicz N. (1998a): Temporal processing in the basal ganglia. *Neuropsychology* 12(1):3-12.
- Harrington DL, Haaland KY, Knight RT. (1998b): Cortical networks underlying mechanisms of time perception. *J Neurosci* 18(3):1085-95.
- Harris RM. (1987): Axon collaterals in the thalamic reticular nucleus from thalamocortical neurons of the rat ventrobasal thalamus. *J Comp Neurol* 258(3):397-406.
- Hartline PH, Vimal RL, King AJ, Kurylo DD, Northmore DP. (1995): Effects of eye position on auditory localization and neural representation of space in superior colliculus of cats. *Exp Brain Res* 104(3):402-8.
- Haxby JV, Gobbini MI, Furey ML, Ishai A, Schouten JL, Pietrini P. (2001): Distributed and overlapping representations of faces and objects in ventral temporal cortex. *Science* 293(5539):2425-30.
- Heinze HJ, Mangun GR, Burchert W, Hinrichs H, Scholz M, Munte TF, Gos A, Scherg M, Johannes S, Hundeshagen H and others. (1994): Combined spatial and temporal imaging of brain activity during visual selective attention in humans. *Nature* 372(6506):543-6.
- Henson R. 2004. Analysis of fMRI Timeseries. In: Franckowiak R, Friston K, Frith C, Dolan R, Price C, editors. *Human Brain Function*. 2nd ed. San Diego: Academic Press.

- Hikosaka K, Iwai E, Saito H, Tanaka K. (1988): Polysensory properties of neurons in the anterior bank of the caudal superior temporal sulcus of the macaque monkey. *J Neurophysiol* 60(5):1615-37.
- 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.
- Holmes NP. (2007): The law of inverse effectiveness in neurons and behaviour: multisensory integration versus normal variability. *Neuropsychologia* 45(14):3340-5.
- Holmes NP. (2009a): Inverse effectiveness, multisensory integration, and the bodily self: some statistical considerations. *Conscious Cogn* 18(3):762-5.
- Holmes NP. (2009b): The principle of inverse effectiveness in multisensory integration: some statistical considerations. *Brain Topogr* 21(3-4):168-76.
- Hubel DH, Wiesel TN. (1962): Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol* 160:106-54.
- Hugdahl K, Wester K, Asbjornsen A. (1991): Auditory neglect after right frontal lobe and right pulvinar thalamic lesions. *Brain Lang* 41(3):465-73.
- Hyvarinen J, Shelepin Y. (1979): Distribution of visual and somatic functions in the parietal associative area 7 of the monkey. *Brain Res* 169(3):561-4.
- Imig TJ, Irons WA, Samson FR. (1990): Single-unit selectivity to azimuthal direction and sound pressure level of noise bursts in cat high-frequency primary auditory cortex. *J Neurophysiol* 63(6):1448-66.
- Ivry RB. (1996): The representation of temporal information in perception and motor control. *Curr Opin Neurobiol* 6(6):851-7.
- Ivry RB, Spencer RM. (2004a): Evaluating the role of the cerebellum in temporal processing: beware of the null hypothesis. *Brain* 127(Pt 8):E13; author reply E14.
- Ivry RB, Spencer RM. (2004b): The neural representation of time. *Curr Opin Neurobiol* 14(2):225-32.
- Jack CE, Thurlow WR. (1973): Effects of degree of visual association and angle of displacement on the "ventriloquism" effect. *Percept Mot Skills* 37(3):967-79.

- Jacobs RA, Fine I. (1999): Experience-dependent integration of texture and motion cues to depth. *Vision Res* 39(24):4062-75.
- Jäncke L. 2005. *Methoden der Bildgebung in der Psychologie und den kognitiven Neurowissenschaften*: Kohlhammer.
- Jay MF, Sparks DL. (1984): Auditory receptive fields in primate superior colliculus shift with changes in eye position. *Nature* 309(5966):345-7.
- Jiang W, Jiang H, Rowland BA, Stein BE. (2007): Multisensory orientation behavior is disrupted by neonatal cortical ablation. *J Neurophysiol* 97(1):557-62.
- Jiang W, Wallace MT, Jiang H, Vaughan JW, Stein BE. (2001): Two cortical areas mediate multisensory integration in superior colliculus neurons. *J Neurophysiol* 85(2):506-22.
- Jones EG. (1991): The anatomy of sensory relay functions in the thalamus. *Prog Brain Res* 87:29-52.
- Jones EG, Powell TP. (1970): An anatomical study of converging sensory pathways within the cerebral cortex of the monkey. *Brain* 93(4):793-820.
- Kaas HJ, Collins CE. 2004. The resurrection of multisensory cortex in primates: connection patterns that integrate modalities. In: Calvert GA, Spence C, Stein BE, editors. *The Handbook of Multisensory Processes*. Cambridge, MA: The MIT Press. p 285 - 293.
- Kadunce DC, Vaughan JW, Wallace MT, Stein BE. (2001): The influence of visual and auditory receptive field organization on multisensory integration in the superior colliculus. *Exp Brain Res* 139(3):303-10.
- Kastner S, O'Connor DH, Fukui MM, Fehd HM, Herwig U, Pinsk MA. (2004): Functional imaging of the human lateral geniculate nucleus and pulvinar. *J Neurophysiol* 91(1):438-48.
- Kastner S, Pinsk MA, De Weerd P, Desimone R, Ungerleider LG. (1999): Increased activity in human visual cortex during directed attention in the absence of visual stimulation. *Neuron* 22(4):751-61.
- Kastner S, Ungerleider LG. (2000): Mechanisms of visual attention in the human cortex. *Annu Rev Neurosci* 23:315-41.
- Kawashima R, Imaizumi S, Mori K, Okada K, Goto R, Kiritani S, Ogawa A, Fukuda H. (1999): Selective visual and auditory attention toward utterances-a PET study. *Neuroimage* 10(2):209-15.

- Kayser C. (2009): Phase resetting as a mechanism for supramodal attentional control. *Neuron* 64(3):300-2.
- Kayser C, Logothetis NK. (2007): Do early sensory cortices integrate cross-modal information? *Brain Struct Funct* 212(2):121-32.
- Kayser C, Logothetis NK, Panzeri S. (2009): Visual enhancement of the information representation in auditory cortex. *Curr Biol* 2009(1):19-24.
- Kayser C, Petkov CI, Augath M, Logothetis NK. (2005): Integration of touch and sound in auditory cortex. *Neuron* 48(2):373-84.
- Kayser C, Petkov CI, Augath M, Logothetis NK. (2007): Functional imaging reveals visual modulation of specific fields in auditory cortex. *J Neurosci* 27(8):1824-35.
- Kayser C, Petkov CI, Logothetis NK. (2008): Visual modulation of neurons in auditory cortex. *Cereb Cortex* 18(7):1560-74.
- Kersten D, Mamassian P, Yuille A. (2004): Object perception as Bayesian inference. *Annu Rev Psychol* 55:271-304.
- Kikuchi-Yorioka Y, Sawaguchi T. (2000): Parallel visuospatial and audiospatial working memory processes in the monkey dorsolateral prefrontal cortex. *Nat Neurosci* 3(11):1075-6.
- King AJ, Carlile S. (1993): Changes induced in the representation of auditory space in the superior colliculus by rearing ferrets with binocular eyelid suture. *Exp Brain Res* 94(3):444-55.
- King AJ, Palmer AR. (1983): Cells responsive to free-field auditory stimuli in guinea-pig superior colliculus: distribution and response properties. *J Physiol* 342:361-81.
- King AJ, Palmer AR. (1985): Integration of visual and auditory information in bimodal neurones in the guinea-pig superior colliculus. *Exp Brain Res* 60(3):492-500.
- Kitagawa N, Ichihara S. (2002): Hearing visual motion in depth. *Nature* 416(6877):172-4.
- Klucharev V, Mottonen R, Sams M. (2003): Electrophysiological indicators of phonetic and non-phonetic multisensory interactions during audiovisual speech perception. *Brain Res Cogn Brain Res* 18(1):65-75.
- Knill DC. (1998): Ideal observer perturbation analysis reveals human strategies for inferring surface orientation from texture. *Vision Res* 38(17):2635-56.

- Kopco N, Lin IF, Shinn-Cunningham BG, Groh JM. (2009): Reference frame of the ventriloquism aftereffect. *J Neurosci* 29(44):13809-14.
- Krumbholz K, Nobis EA, Weatheritt RJ, Fink GR. (2009): Executive control of spatial attention shifts in the auditory compared to the visual modality. *Hum Brain Mapp* 30(5):1457-69.
- Krumbholz K, Schonwiesner M, von Cramon DY, Rubsamen R, Shah NJ, Zilles K, Fink GR. (2005): Representation of interaural temporal information from left and right auditory space in the human planum temporale and inferior parietal lobe. *Cereb Cortex* 15(3):317-24.
- Kusunoki M, Goldberg ME. (2003): The time course of perisaccadic receptive field shifts in the lateral intraparietal area of the monkey. *J Neurophysiol* 89(3):1519-27.
- Kuwada S, Yin TC, Syka J, Buunen TJ, Wickesberg RE. (1984): Binaural interaction in low-frequency neurons in inferior colliculus of the cat. IV. Comparison of monaural and binaural response properties. *J Neurophysiol* 51(6):1306-25.
- LaBerge D, Buchsbaum MS. (1990): Positron emission tomographic measurements of pulvinar activity during an attention task. *J Neurosci* 10(2):613-9.
- Lakatos P, Chen CM, O'Connell MN, Mills A, Schroeder CE. (2007): Neuronal oscillations and multisensory interaction in primary auditory cortex. *Neuron* 53(2):279-92.
- Lakatos P, O'Connell MN, Barczak A, Mills A, Javitt DC, Schroeder CE. (2009): The leading sense: supramodal control of neurophysiological context by attention. *Neuron* 64(3):419-30.
- 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(3):1904-11.
- Laurienti PJ, Burdette JH, Wallace MT, Yen YF, Field AS, Stein BE. (2002): Deactivation of sensory-specific cortex by cross-modal stimuli. *J Cogn Neurosci* 14(3):420-9.
- 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(3-4):289-97.
- Lehmann C, Herdener M, Esposito F, Hubl D, di Salle F, Scheffler K, Bach DR, Federspiel A, Kretz R, Dierks T and others. (2006): Differential patterns of multisensory interactions in core and belt areas of human auditory cortex. *Neuroimage* 31(1):294-300.

- Leon MI, Shadlen MN. (2003): Representation of time by neurons in the posterior parietal cortex of the macaque. *Neuron* 38(2):317-27.
- Levitsky W, Geschwind N. (1968): Asymmetries of the right and left hemisphere in man. *Trans Am Neurol Assoc* 93:232-3.
- Lewald J, Riederer KA, Lentz T, Meister IG. (2008): Processing of sound location in human cortex. *Eur J Neurosci* 27(5):1261-70.
- Loe PR, Benevento LA. (1969): Auditory-visual interaction in single units in the orbito-insular cortex of the cat. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 26(4):395-8.
- Logothetis NK. (2002): The neural basis of the blood-oxygen-level-dependent functional magnetic resonance imaging signal. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 357(1424):1003-37.
- Logothetis NK. (2003): The underpinnings of the BOLD functional magnetic resonance imaging signal. *J Neurosci* 23(10):3963-71.
- Logothetis NK, Pauls J, Augath M, Trinath T, Oeltermann A. (2001): Neurophysiological investigation of the basis of the fMRI signal. *Nature* 412(6843):150-7.
- Luck SJ. 2005. *An Introduction to the Event-Related Potential Technique*
- Lux S, Marshall JC, Ritzl A, Zilles K, Fink GR. (2003): Neural mechanisms associated with attention to temporal synchrony versus spatial orientation: an fMRI study. *Neuroimage* 20 Suppl 1:S58-65.
- Macaluso E, Driver J. (2005): Multisensory spatial interactions: a window onto functional integration in the human brain. *Trends Neurosci* 28(5):264-71.
- Macaluso E, Driver J, Frith CD. (2003): Multimodal spatial representations engaged in human parietal cortex during both saccadic and manual spatial orienting. *Curr Biol* 13(12):990-9.
- Macaluso E, Frith C, Driver J. (2000a): Selective spatial attention in vision and touch: unimodal and multimodal mechanisms revealed by PET. *J Neurophysiol* 83(5):3062-75.
- Macaluso E, Frith C, Driver J. (2001): technical comments: Multisensory Integration and crossmodal attention effects in the human brain. *Science* 292:1791a.

- Macaluso E, Frith CD, Driver J. (2000b): Modulation of human visual cortex by crossmodal spatial attention. *Science* 289(5482):1206-8.
- Macaluso E, Frith CD, Driver J. (2002): Crossmodal spatial influences of touch on extrastriate visual areas take current gaze direction into account. *Neuron* 34(4):647-58.
- MacKay A, Juola JF. (2007): Are spatial and temporal attention independent? *Percept Psychophys* 69(6):972-9.
- Maes F, Collignon A, Vandermeulen D, Marchal G, Suetens P. (1997): Multimodality image registration by maximization of mutual information. *IEEE Trans Med Imaging* 16(2):187-98.
- Maldonado HM, Schlag J. (1984): Unit activity related to head and eye movements in central thalamus of cats. *Exp Neurol* 86(2):359-78.
- Maravita A, Spence C, Driver J. (2003): Multisensory integration and the body schema: close to hand and within reach. *Curr Biol* 13(13):R531-9.
- Maruff P, Yucel M, Danckert J, Stuart G, Currie J. (1999): Facilitation and inhibition arising from the exogenous orienting of covert attention depends on the temporal properties of spatial cues and targets. *Neuropsychologia* 37(6):731-44.
- Mather G, Verstraten F, Anstis S. 1998. *The Motion Aftereffect: A Modern Perspective*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- McCourt ME, Jewell G. (1999): Visuospatial attention in line bisection: stimulus modulation of pseudoneglect. *Neuropsychologia* 37(7):843-55.
- McDonald JJ, Teder-Salejarvi WA, Di Russo F, Hillyard SA. (2003): Neural substrates of perceptual enhancement by cross-modal spatial attention. *J Cogn Neurosci* 15(1):10-9.
- McDonald JJ, Teder-Salejarvi WA, Di Russo F, Hillyard SA. (2005): Neural basis of auditory-induced shifts in visual time-order perception. *Nat Neurosci* 8(9):1197-202.
- McDonald JJ, Teder-Salejarvi WA, Ward LM. (2001): Multisensory integration and crossmodal attention effects in the human brain. *Science* 292(5523):1791.
- McGurk H, MacDonald J. (1976): Hearing lips and seeing voices. *Nature* 264(5588):746-8.
- Meienbrock A, Naumer MJ, Doehrmann O, Singer W, Muckli L. (2007): Retinotopic effects during spatial audio-visual integration. *Neuropsychologia* 45(3):531-9.

- Meredith MA, Nemitz JW, Stein BE. (1987): Determinants of multisensory integration in superior colliculus neurons. I. Temporal factors. *J Neurosci* 7(10):3215-29.
- Meredith MA, Stein BE. (1986): Spatial factors determine the activity of multisensory neurons in cat superior colliculus. *Brain Res* 365(2):350-4.
- Mesulam MM. (1998): From sensation to cognition. *Brain* 121 (Pt 6):1013-52.
- Mickey BJ, Middlebrooks JC. (2003): Representation of auditory space by cortical neurons in awake cats. *J Neurosci* 23(25):8649-63.
- Middlebrooks JC, Green DM. (1991): Sound localization by human listeners. *Annu Rev Psychol* 42:135-59.
- Middlebrooks JC, Knudsen EI. (1984): A neural code for auditory space in the cat's superior colliculus. *J Neurosci* 4(10):2621-34.
- Middlebrooks JC, Pettigrew JD. (1981): Functional classes of neurons in primary auditory cortex of the cat distinguished by sensitivity to sound location. *J Neurosci* 1(1):107-20.
- Middlebrooks JC, Xu L, Eddins AC, Green DM. (1998): Codes for sound-source location in nontopographic auditory cortex. *J Neurophysiol* 80(2):863-81.
- Miller LM, D'Esposito M. (2005): Perceptual fusion and stimulus coincidence in the cross-modal integration of speech. *J Neurosci* 25(25):5884-93.
- Miller LM, Recanzone GH. (2009): Populations of auditory cortical neurons can accurately encode acoustic space across stimulus intensity. *Proc Natl Acad Sci U S A* 106(14):5931-5.
- Minamimoto T, Kimura M. (2002): Participation of the thalamic CM-Pf complex in attentional orienting. *J Neurophysiol* 87(6):3090-101.
- Mishkin M, Ungerleider LG. (1982): Contribution of striate inputs to the visuospatial functions of parieto-preoccipital cortex in monkeys. *Behav Brain Res* 6(1):57-77.
- Mishkin M, Ungerleider LG, Macko KA. (1983): Object vision and spatial vision: two cortical pathways. *Trends Neurosci* 6:414-17
- Mishra J, Martinez A, Sejnowski TJ, Hillyard SA. (2007): Early cross-modal interactions in auditory and visual cortex underlie a sound-induced visual illusion. *J Neurosci* 27(15):4120-31.

- Miyazaki M, Yamamoto S, Uchida S, Kitazawa S. (2006): Bayesian calibration of simultaneity in tactile temporal order judgment. *Nat Neurosci* 9(7):875-7.
- Molholm S, Ritter W, Javitt DC, Foxe JJ. (2004): Multisensory visual-auditory object recognition in humans: a high-density electrical mapping study. *Cereb Cortex* 14(4):452-65.
- Molholm S, Sehatpour P, Mehta AD, Shpaner M, Gomez-Ramirez M, Ortigue S, Dyke JP, Schwartz TH, Foxe JJ. (2006): Audio-visual multisensory integration in superior parietal lobule revealed by human intracranial recordings. *J Neurophysiol* 96(2):721-9.
- Moore T, Armstrong KM, Fallah M. (2003): Visuomotor origins of covert spatial attention. *Neuron* 40(4):671-83.
- Moore T, Fallah M. (2001): Control of eye movements and spatial attention. *Proc Natl Acad Sci U S A* 98(3):1273-6.
- Moore T, Fallah M. (2004): Microstimulation of the frontal eye field and its effects on covert spatial attention. *J Neurophysiol* 91(1):152-62.
- Morrell F. (1972): Visual system's view of acoustic space. *Nature* 238(5358):44-6.
- Mottronen R, Calvert GA, Jaaskelainen IP, Matthews PM, Thesen T, Tuomainen J, Sams M. (2006): Perceiving identical sounds as speech or non-speech modulates activity in the left posterior superior temporal sulcus. *Neuroimage* 30(2):563-9.
- Mrsic-Flogel TD, King AJ, Schnupp JW. (2005): Encoding of virtual acoustic space stimuli by neurons in ferret primary auditory cortex. *J Neurophysiol* 93(6):3489-503.
- Mufson EJ, Mesulam MM. (1984): Thalamic connections of the insula in the rhesus monkey and comments on the paralimbic connectivity of the medial pulvinar nucleus. *J Comp Neurol* 227(1):109-20.
- Muller HJ, Rabbitt PM. (1989): Reflexive and voluntary orienting of visual attention: time course of activation and resistance to interruption. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 15(2):315-30.
- 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(7):963-74.
- Nascimento-Silva S, Gattass R, Fiorani M, Jr., Sousa AP. (2003): Three streams of visual information processing in V2 of Cebus monkey. *J Comp Neurol* 466(1):104-18.

- Naumer MJ, Doehrmann O, Muller NG, Muckli L, Kaiser J, Hein G. (2009): Cortical plasticity of audio-visual object representations. *Cereb Cortex* 19(7):1641-53.
- Naumer MJ, van den Bosch JJ. (2009): Touching sounds: thalamocortical plasticity and the neural basis of multisensory integration. *J Neurophysiol* 102(1):7-8.
- Navarra J, Vatakis A, Zampini M, Soto-Faraco S, Humphreys W, Spence C. (2005): Exposure to asynchronous audiovisual speech extends the temporal window for audiovisual integration. *Brain Res Cogn Brain Res* 25(2):499-507.
- Nobre AC, Gitelman DR, Dias EC, Mesulam MM. (2000): Covert visual spatial orienting and saccades: overlapping neural systems. *Neuroimage* 11(3):210-6.
- Noesselt T, Bergmann D, Hake M, Heinze HJ, Fendrich R. (2008a): Sound increases the saliency of visual events. *Brain Res* 1220:157-63.
- Noesselt T, Bonath B, Boehler CN, Schoenfeld MA, Heinze HJ. (2008b): On perceived synchrony-neural dynamics of audiovisual illusions and suppressions. *Brain Res* 1220:132-41.
- Noesselt T, Fendrich R, Bonath B, Tyll S, Heinze HJ. (2005): Closer in time when farther in space--spatial factors in audiovisual temporal integration. *Brain Res Cogn Brain Res* 25(2):443-58.
- Noesselt T, Rieger JW, Schoenfeld MA, Kanowski M, Hinrichs H, Heinze HJ, Driver J. (2007): Audiovisual temporal correspondence modulates human multisensory superior temporal sulcus plus primary sensory cortices. *J Neurosci* 27(42):11431-41.
- Noppeney U, Josephs O, Hocking J, Price CJ, Friston KJ. (2008): The effect of prior visual information on recognition of speech and sounds. *Cereb Cortex* 18(3):598-609.
- Ogawa S, Lee TM, Kay AR, Tank DW. (1990): Brain magnetic resonance imaging with contrast dependent on blood oxygenation. *Proc Natl Acad Sci U S A* 87(24):9868-72.
- Ohara PT, Lieberman AR. (1981): Thalamic reticular nucleus: anatomical evidence that cortico-reticular axons establish monosynaptic contact with reticulo-geniculate projection cells. *Brain Res* 207(1):153-6.
- Ohara PT, Lieberman AR. (1985): The thalamic reticular nucleus of the adult rat: experimental anatomical studies. *J Neurocytol* 14(3):365-411.
- Ojima H. (1994): Terminal morphology and distribution of corticothalamic fibers originating from layers 5 and 6 of cat primary auditory cortex. *Cereb Cortex* 4(6):646-63.

- Pandya DN. (1995): Anatomy of the auditory cortex. *Rev Neurol (Paris)* 151(8-9):486-94.
- Pandya DN, Rosene DL, Doolittle AM. (1994): Corticothalamic connections of auditory-related areas of the temporal lobe in the rhesus monkey. *J Comp Neurol* 345(3):447-71.
- Patton P, Belkacem-Boussaid K, Anastasio TJ. (2002): Multimodality in the superior colliculus: an information theoretic analysis. *Brain Res Cogn Brain Res* 14(1):10-9.
- Peck CK, Baro JA, Warder SM. (1995): Effects of eye position on saccadic eye movements and on the neuronal responses to auditory and visual stimuli in cat superior colliculus. *Exp Brain Res* 103(2):227-42.
- Pekkola J, Ojanen V, Autti T, Jaaskelainen IP, Mottonen R, Sams M. (2006): Attention to visual speech gestures enhances hemodynamic activity in the left planum temporale. *Hum Brain Mapp* 27(6):471-7.
- Pekkola J, Ojanen V, Autti T, Jaaskelainen IP, Mottonen R, Tarkiainen A, Sams M. (2005): Primary auditory cortex activation by visual speech: an fMRI study at 3 T. *Neuroreport* 16(2):125-8.
- Petersen SE, Robinson DL, Keys W. (1985): Pulvinar nuclei of the behaving rhesus monkey: visual responses and their modulation. *J Neurophysiol* 54(4):867-86.
- Posner MI. (1980): Orienting of attention. *Q J Exp Psychol* 32(1):3-25.
- Posner MI, Cohen Y. 1984. Components of visual orienting. In: Bouma H, Bouwhuis DG, editors. *Attention and Performance*. Hillsdale, New Jersey: Erlbaum. p 531-556.
- Posner MI, Petersen SE. (1990): The attention system of the human brain. *Annu Rev Neurosci* 13:25-42.
- Pouget A, Deneve S, Duhamel JR. (2002): A computational perspective on the neural basis of multisensory spatial representations. *Nat Rev Neurosci* 3(9):741-7.
- Puce A, Allison T, Bentin S, Gore JC, McCarthy G. (1998): Temporal cortex activation in humans viewing eye and mouth movements. *J Neurosci* 18(6):2188-99.
- Radeau M, Bertelson P. (1974): The after-effects of ventriloquism. *Q J Exp Psychol* 26(1):63-71.
- Radeau M, Bertelson P. (1978): Cognitive factors and adaptation to auditory-visual discordance. *Percept Psychophys* 23(4):341-3.

- Radeau M, Bertelson P. (1987): Auditory-visual interaction and the timing of inputs. Thomas (1941) revisited. *Psychol Res* 49(1):17-22.
- Raij T, Uutela K, Hari R. (2000): Audiovisual integration of letters in the human brain. *Neuron* 28(2):617-25.
- Rajan R, Aitkin LM, Irvine DR. (1990a): Azimuthal sensitivity of neurons in primary auditory cortex of cats. II. Organization along frequency-band strips. *J Neurophysiol* 64(3):888-902.
- Rajan R, Aitkin LM, Irvine DR, McKay J. (1990b): Azimuthal sensitivity of neurons in primary auditory cortex of cats. I. Types of sensitivity and the effects of variations in stimulus parameters. *J Neurophysiol* 64(3):872-87.
- Rama P, Poremba A, Sala JB, Yee L, Malloy M, Mishkin M, Courtney SM. (2004): Dissociable functional cortical topographies for working memory maintenance of voice identity and location. *Cereb Cortex* 14(7):768-80.
- Rauschecker JP. (1998): Parallel processing in the auditory cortex of primates. *Audiol Neurootol* 3(2-3):86-103.
- Rauschecker JP, Tian B. (2000): Mechanisms and streams for processing of "what" and "where" in auditory cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 97(22):11800-6.
- Razavi B, O'Neill WE, Paige GD. (2007): Auditory spatial perception dynamically realigns with changing eye position. *J Neurosci* 27(38):10249-58.
- Recanzone GH. (1998): Rapidly induced auditory plasticity: the ventriloquism aftereffect. *Proc Natl Acad Sci U S A* 95(3):869-75.
- Recanzone GH. (2003): Auditory influences on visual temporal rate perception. *J Neurophysiol* 89(2):1078-93.
- Reinhardt-Rutland A, Anstis S. (1982): Auditory adaptation to gradual rise or fall in intensity of a tone. *Percept Psychophys* 31(1):63-7.
- Reuter-Lorenz PA, Jha AP, Rosenquist JN. (1996): What is inhibited in inhibition of return? *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 22(2):367-78.
- Rizzolatti G, Scandolara C, Matelli M, Gentilucci M. (1981a): Afferent properties of periarculate neurons in macaque monkeys. I. Somatosensory responses. *Behav Brain Res* 2(2):125-46.

- Rizzolatti G, Scandolara C, Matelli M, Gentilucci M. (1981b): Afferent properties of periarculate neurons in macaque monkeys. II. Visual responses. *Behav Brain Res* 2(2):147-63.
- Robertson LC. (2003): Binding, spatial attention and perceptual awareness. *Nat Rev Neurosci* 4(2):93-102.
- Robinson DL, Petersen SE. (1992): The pulvinar and visual salience. *Trends Neurosci* 15(4):127-32.
- Rockland KS. (1996): Two types of corticopulvinar terminations: round (type 2) and elongate (type 1). *J Comp Neurol* 368(1):57-87.
- Rockland KS, Ojima H. (2003): Multisensory convergence in calcarine visual areas in macaque monkey. *Int J Psychophysiol* 50(1-2):19-26.
- Romanski LM. (2004): Domain specificity in the primate prefrontal cortex. *Cogn Affect Behav Neurosci* 4(4):421-9.
- Romanski LM. (2007): Representation and integration of auditory and visual stimuli in the primate ventral lateral prefrontal cortex. *Cereb Cortex* 17 Suppl 1:i61-9.
- Romanski LM, Averbeck BB, Diltz M. (2005): Neural representation of vocalizations in the primate ventrolateral prefrontal cortex. *J Neurophysiol* 93(2):734-47.
- Romanski LM, Bates JF, Goldman-Rakic PS. (1999a): Auditory belt and parabelt projections to the prefrontal cortex in the rhesus monkey. *J Comp Neurol* 403(2):141-57.
- Romanski LM, Tian B, Fritz J, Mishkin M, Goldman-Rakic PS, Rauschecker JP. (1999b): Dual streams of auditory afferents target multiple domains in the primate prefrontal cortex. *Nat Neurosci* 2(12):1131-6.
- Ros H, Sachdev RN, Yu Y, Sestan N, McCormick DA. (2009): Neocortical networks entrain neuronal circuits in cerebellar cortex. *J Neurosci* 29(33):10309-20.
- Rosanova M, Casali A, Bellina V, Resta F, Mariotti M, Massimini M. (2009): Natural frequencies of human corticothalamic circuits. *J Neurosci* 29(24):7679-85.
- Rosen AC, Rao SM, Caffarra P, Scaglioni A, Bobholz JA, Woodley SJ, Hammeke TA, Cunningham JM, Prieto TE, Binder JR. (1999): Neural basis of endogenous and exogenous spatial orienting. A functional MRI study. *J Cogn Neurosci* 11(2):135-52.
- Rouiller EM, Durif C. (2004): The dual pattern of corticothalamic projection of the primary auditory cortex in macaque monkey. *Neurosci Lett* 358(1):49-52.

- Rouiller EM, Tanne J, Moret V, Kermadi I, Boussaoud D, Welker E. (1998): Dual morphology and topography of the corticothalamic terminals originating from the primary, supplementary motor, and dorsal premotor cortical areas in macaque monkeys. *J Comp Neurol* 396(2):169-85.
- Rouiller EM, Welker E. (2000): A comparative analysis of the morphology of corticothalamic projections in mammals. *Brain Res Bull* 53(6):727-41.
- Sadaghiani S, Maier JX, Noppeney U. (2009): Natural, metaphoric, and linguistic auditory direction signals have distinct influences on visual motion processing. *J Neurosci* 29(20):6490-9.
- Schlack A, Sterbing-D'Angelo SJ, Hartung K, Hoffmann KP, Bremmer F. (2005): Multisensory space representations in the macaque ventral intraparietal area. *J Neurosci* 25(18):4616-25.
- Schlag-Rey M, Schlag J. (1984): Visuomotor functions of central thalamus in monkey. I. Unit activity related to spontaneous eye movements. *J Neurophysiol* 51(6):1149-74.
- Schlag J, Schlag-Rey M. (1984): Visuomotor functions of central thalamus in monkey. II. Unit activity related to visual events, targeting, and fixation. *J Neurophysiol* 51(6):1175-95.
- Schmitt M, Postma A, De Haan E. (2000): Interactions between exogenous auditory and visual spatial attention. *Q J Exp Psychol A* 53(1):105-30.
- Schoenfeld MA, Tempelmann C, Martinez A, Hopf JM, Sattler C, Heinze HJ, Hillyard SA. (2003): Dynamics of feature binding during object-selective attention. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100(20):11806-11.
- Schroger E. (1996): Interaural time and level differences: integrated or separated processing? *Hear Res* 96(1-2):191-8.
- Schwartz JL, Berthommier F, Savariaux C. (2004): Seeing to hear better: evidence for early audio-visual interactions in speech identification. *Cognition* 93(2):B69-78.
- Sekuler R, Sekuler AB, Lau R. (1997): Sound alters visual motion perception. *Nature* 385(6614):308.
- Seltzer B, Cola MG, Gutierrez C, Masee M, Weldon C, Cusick CG. (1996): Overlapping and nonoverlapping cortical projections to cortex of the superior temporal sulcus in the rhesus monkey: double anterograde tracer studies. *J Comp Neurol* 370(2):173-90.

- Senkowski D, Schneider TR, Foxe JJ, Engel AK. (2008): Crossmodal binding through neural coherence: implications for multisensory processing. *Trends Neurosci* 31(8):401-9.
- 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(3):561-71.
- Shams L, Kamitani Y, Shimojo S. (2000): Illusions. What you see is what you hear. *Nature* 408(6814):788.
- Shams L, Kamitani Y, Thompson S, Shimojo S. (2001): Sound alters visual evoked potentials in humans. *Neuroreport* 12(17):3849-52.
- Sherman SM. (2005): Thalamic relays and cortical functioning. *Prog Brain Res* 149:107-26.
- Sherman SM. (2007): The thalamus is more than just a relay. *Curr Opin Neurobiol* 17(4):417-22.
- Sherman SM, Guillery RW. (2002): The role of the thalamus in the flow of information to the cortex. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 357(1428):1695-708.
- Shipley T. (1964): Auditory Flutter-Driving of Visual Flicker. *Science* 145:1328-30.
- Shipp S. (2003): The functional logic of cortico-pulvinar connections. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 358(1438):1605-24.
- Shipp S. (2004): The brain circuitry of attention. *Trends Cogn Sci* 8(5):223-30.
- Shook BL, Schlag-Rey M, Schlag J. (1991): Primate supplementary eye field. II. Comparative aspects of connections with the thalamus, corpus striatum, and related forebrain nuclei. *J Comp Neurol* 307(4):562-83.
- Shulman GL, Corbetta M, Buckner RL, Raichle ME, Fiez JA, Miezin FM, Petersen SE. (1997): Top-down modulation of early sensory cortex. *Cereb Cortex* 7(3):193-206.
- Slutsky DA, Recanzone GH. (2001): Temporal and spatial dependency of the ventriloquism effect. *Neuroreport* 12(1):7-10.
- Smith AT, Cotton PL, Bruno A, Moutsiana C. (2009): Dissociating vision and visual attention in the human pulvinar. *J Neurophysiol* 101(2):917-25.
- Snyder LH. (2005): Frame-up. Focus on "eye-centered, head-centered, and complex coding of visual and auditory targets in the intraparietal sulcus". *J Neurophysiol* 94(4):2259-60.

- Sommer MA, Wurtz RH. (2006): Influence of the thalamus on spatial visual processing in frontal cortex. *Nature* 444(7117):374-7.
- Sparks DL. (1999): Conceptual issues related to the role of the superior colliculus in the control of gaze. *Curr Opin Neurobiol* 9(6):698-707.
- Spence. (1994): Salmonella enteritidis phage types in Germany. *Eur J Epidemiol* 10(5):645-8.
- Spence C, Driver J. (1996): Audiovisual links in endogenous covert spatial attention. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 22(4):1005-30.
- Spence C, Driver J. (1997): Audiovisual links in exogenous covert spatial orienting. *Percept Psychophys* 59(1):1-22.
- Spence C, Driver J. (1998a): Auditory and audiovisual inhibition of return. *Percept Psychophys* 60(1):125-39.
- Spence C, Driver J. (1998b): Inhibition of return following an auditory cue. The role of central reorienting events. *Exp Brain Res* 118(3):352-60.
- Spence C, Lloyd D, McGlone F, Nicholls ME, Driver J. (2000): Inhibition of return is supramodal: a demonstration between all possible pairings of vision, touch, and audition. *Exp Brain Res* 134(1):42-8.
- Spence C, Nicholls ME, Gillespie N, Driver J. (1998): Cross-modal links in exogenous covert spatial orienting between touch, audition, and vision. *Percept Psychophys* 60(4):544-57.
- Spence C, Shore DI, Klein RM. (2001): Multisensory prior entry. *J Exp Psychol Gen* 130(4):799-832.
- Spinelli DN, Starr A, Barrett TW. (1968): Auditory specificity in unit recordings from cat's visual cortex. *Exp Neurol* 22(1):75-84.
- Stecker GC. (2005): Rate-limited, but accurate, central processing of interaural time differences in modulated high-frequency sounds. Focus on: "neural sensitivity to interaural envelope delays in the inferior colliculus of the guinea pig". *J Neurophysiol* 93(6):3048-9.
- Stecker GC, Harrington IA, Middlebrooks JC. (2005): Location coding by opponent neural populations in the auditory cortex. *PLoS Biol* 3(3):e78.
- Stecker GC, Middlebrooks JC. (2003): Distributed coding of sound locations in the auditory cortex. *Biol Cybern* 89(5):341-9.

- Stein BE, Huneycutt WS, Meredith MA. (1988): Neurons and behavior: the same rules of multisensory integration apply. *Brain Res* 448(2):355-8.
- Stein BE, Jiang W, Stanford TR. 2004. Multisensory Integration in Single Neurons of the Midbrain. In: Calvert GA, Spence C, Stein BE, editors. *The Handbook of Multisensory Processes*. Cambridge, MA: The MIT Press. p 243-264.
- Stein BE, Meredith MA. 1993. *The merging of the senses* Boston: MIT Press.
- Stein BE, Stanford TR. (2008): Multisensory integration: current issues from the perspective of the single neuron. *Nat Rev Neurosci* 9(4):255-66.
- Steriade M, Contreras D, Amzica F, Timofeev I. (1996): Synchronization of fast (30-40 Hz) spontaneous oscillations in intrathalamic and thalamocortical networks. *J Neurosci* 16(8):2788-808.
- Stroop JR. (1935): Studies of interference in serial verbal reactions. *Journal of Experimental Psychology* 18:643-661.
- Sturm W, Schmenk B, Fimm B, Specht K, Weis S, Thron A, Willmes K. (2006): Spatial attention: more than intrinsic alerting? *Exp Brain Res* 171(1):16-25.
- Sugihara T, Diltz MD, Averbek BB, Romanski LM. (2006): Integration of auditory and visual communication information in the primate ventrolateral prefrontal cortex. *J Neurosci* 26(43):11138-47.
- Szczepanski SM, Konen CS, Kastner S. Mechanisms of spatial attention control in frontal and parietal cortex. *J Neurosci* 30(1):148-60.
- Szycik GR, Tausche P, Munte TF. (2008): A novel approach to study audiovisual integration in speech perception: localizer fMRI and sparse sampling. *Brain Res* 1220:142-9.
- Taktakishvili O, Sivan-Loukianova E, Kultas-Ilinsky K, Ilinsky IA. (2002): Posterior parietal cortex projections to the ventral lateral and some association thalamic nuclei in *Macaca mulatta*. *Brain Res Bull* 59(2):135-50.
- Talairach J, Tournoux P. 1988. *Co-Planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain: 3-Dimensional Proportional System: An Approach to Cerebral Imaging*. New York: Thieme Medical Publisher, Inc.
- 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(3):679-90.

- Tanaka M. (2005): Involvement of the central thalamus in the control of smooth pursuit eye movements. *J Neurosci* 25(25):5866-76.
- Tanaka M. (2006): Inactivation of the central thalamus delays self-timed saccades. *Nat Neurosci* 9(1):20-2.
- Tanaka M. (2007): Spatiotemporal properties of eye position signals in the primate central thalamus. *Cereb Cortex* 17(7):1504-15.
- Tanibuchi I, Goldman-Rakic PS. (2003): Dissociation of spatial-, object-, and sound-coding neurons in the mediodorsal nucleus of the primate thalamus. *J Neurophysiol* 89(2):1067-77.
- Tanibuchi I, Goldman-Rakic PS. (2005): Comparison of oculomotor neuronal activity in paralamina and mediodorsal thalamus in the rhesus monkey. *J Neurophysiol* 93(1):614-9.
- Tassinari G, Aglioti S, Chelazzi L, Peru A, Berlucchi G. (1994): Do peripheral non-informative cues induce early facilitation of target detection? *Vision Res* 34(2):179-89.
- Tassinari G, Campara D. (1996): Consequences of covert orienting to non-informative stimuli of different modalities: a unitary mechanism? *Neuropsychologia* 34(3):235-45.
- Teder-Salejari WA, McDonald JJ, Di Russo F, Hillyard SA. (2002): An analysis of audio-visual crossmodal integration by means of event-related potential (ERP) recordings. *Brain Res Cogn Brain Res* 14(1):106-14.
- Theyel BB, Llano DA, Sherman SM. The corticothalamocortical circuit drives higher-order cortex in the mouse. *Nat Neurosci* 13(1):84-8.
- Theyel BB, Llano DA, Sherman SM. (2010): The corticothalamocortical circuit drives higher-order cortex in the mouse. *Nat Neurosci* 13(1):84-8.
- Thompson KG, Bichot NP, Sato TR. (2005a): Frontal eye field activity before visual search errors reveals the integration of bottom-up and top-down salience. *J Neurophysiol* 93(1):337-51.
- Thompson KG, Biscoe KL, Sato TR. (2005b): Neuronal basis of covert spatial attention in the frontal eye field. *J Neurosci* 25(41):9479-87.
- Tian B, Reser D, Durham A, Kustov A, Rauschecker JP. (2001): Functional specialization in rhesus monkey auditory cortex. *Science* 292(5515):290-3.

- Treisman AM, Gelade G. (1980): A feature-integration theory of attention. *Cogn Psychol* 12(1):97-136.
- Tuomainen J, Andersen TS, Tiippana K, Sams M. (2005): Audio-visual speech perception is special. *Cognition* 96(1):B13-22.
- Ungerleider LG, Galkin TW, Desimone R, Gattass R. (2008): Cortical connections of area V4 in the macaque. *Cereb Cortex* 18(3):477-99.
- Ungerleider LG, Haxby JV. (1994): 'What' and 'where' in the human brain. *Curr Opin Neurobiol* 4(2):157-65.
- Vallar G, Lobel E, Galati G, Berthoz A, Pizzamiglio L, Le Bihan D. (1999): A fronto-parietal system for computing the egocentric spatial frame of reference in humans. *Exp Brain Res* 124(3):281-6.
- van Atteveldt N, Formisano E, Goebel R, Blomert L. (2004): Integration of letters and speech sounds in the human brain. *Neuron* 43(2):271-82.
- van Atteveldt NM, Formisano E, Blomert L, Goebel R. (2007a): The effect of temporal asynchrony on the multisensory integration of letters and speech sounds. *Cereb Cortex* 17(4):962-74.
- van Atteveldt NM, Formisano E, Goebel R, Blomert L. (2007b): Top-down task effects overrule automatic multisensory responses to letter-sound pairs in auditory association cortex. *Neuroimage* 36(4):1345-60.
- Van der Werf YD, Witter MP, Groenewegen HJ. (2002): The intralaminar and midline nuclei of the thalamus. Anatomical and functional evidence for participation in processes of arousal and awareness. *Brain Res Brain Res Rev* 39(2-3):107-40.
- Van Horn SC, Sherman SM. (2004): Differences in projection patterns between large and small corticothalamic terminals. *J Comp Neurol* 475(3):406-15.
- Vergheze P, Stone LS. (1995): Combining speed information across space. *Vision Res* 35(20):2811-23.
- Vohn R, Fimm B, Weber J, Schnitker R, Thron A, Spijkers W, Willmes K, Sturm W. (2007): Management of attentional resources in within-modal and cross-modal divided attention tasks: an fMRI study. *Hum Brain Mapp* 28(12):1267-75.
- von Kriegstein K, Griffiths TD, Thompson SK, McAlpine D. (2008): Responses to interaural time delay in human cortex. *J Neurophysiol* 100(5):2712-8.

- Vroomen J, Bertelson P, De Gelder B. A visual influence in the discrimination of auditory location.; 1998; Terrigal-Sydney, Australia. Causal Productions. p 131-135.
- Vroomen J, Bertelson P, de Gelder B. (2001a): Directing spatial attention towards the illusory location of a ventriloquized sound. *Acta Psychol (Amst)* 108(1):21-33.
- Vroomen J, Bertelson P, de Gelder B. (2001b): The ventriloquist effect does not depend on the direction of automatic visual attention. *Percept Psychophys* 63(4):651-9.
- Vroomen J, de Gelder B. 2004. Perceptual effects of cross-modal stimulation: ventriloquism and the freezing phenomenon. In: Calvert GA, Spence C, Stein BE, editors. *The Handbook of Multisensory Processes* Cambridge, MA The MIT Press p35 - 48.
- Wade NJ. (1994): A selective history of the study of visual motion aftereffects. *Perception* 23(10):1111-34.
- Wallace MT, Carriere BN, Perrault TJ, Jr., Vaughan JW, Stein BE. (2006): The development of cortical multisensory integration. *J Neurosci* 26(46):11844-9.
- Wallace MT, Roberson GE, Hairston WD, Stein BE, Vaughan JW, Schirillo JA. (2004): Unifying multisensory signals across time and space. *Exp Brain Res* 158(2):252-8.
- Wang CC, Shyu BC. (2004): Differential projections from the mediodorsal and centrolateral thalamic nuclei to the frontal cortex in rats. *Brain Res* 995(2):226-35.
- Ward LM. (1994): Supramodal and modality-specific mechanisms for stimulus-driven shifts of auditory and visual attention. *Can J Exp Psychol* 48(2):242-59.
- Warren JD, Griffiths TD. (2003): Distinct mechanisms for processing spatial sequences and pitch sequences in the human auditory brain. *J Neurosci* 23(13):5799-804.
- Warren JD, Zielinski BA, Green GG, Rauschecker JP, Griffiths TD. (2002): Perception of sound-source motion by the human brain. *Neuron* 34(1):139-48.
- Watanabe Y, Funahashi S. (2004): Neuronal activity throughout the primate mediodorsal nucleus of the thalamus during oculomotor delayed-responses. II. Activity encoding visual versus motor signal. *J Neurophysiol* 92(3):1756-69.
- Watanabe Y, Takeda K, Funahashi S. (2009): Population vector analysis of primate mediodorsal thalamic activity during oculomotor delayed-response performance. *Cereb Cortex* 19(6):1313-21.

- Watkins S, Shams L, Tanaka S, Haynes JD, Rees G. (2006): Sound alters activity in human V1 in association with illusory visual perception. *Neuroimage* 31(3):1247-56.
- Welch RB, Warren DH. (1980): Immediate perceptual response to intersensory discrepancy. *Psychol Bull* 88(3):638-667.
- Werner-Reiss U, Groh JM. (2008): A rate code for sound azimuth in monkey auditory cortex: implications for human neuroimaging studies. *J Neurosci* 28(14):3747-58.
- Werner-Reiss U, Kelly KA, Trause AS, Underhill AM, Groh JM. (2003): Eye position affects activity in primary auditory cortex of primates. *Curr Biol* 13(7):554-62.
- Wester K, Irvine DR, Hugdahl K. (2001): Auditory laterality and attentional deficits after thalamic haemorrhage. *J Neurol* 248(8):676-83.
- Wighman FL, Kistler DL. 1997. Factors affecting the relative salience of sound localization cues. In: Gilkey RH, Anderson TR, editors. *Binaural and spatial hearing in real and virtual environments*. Mahwah, New Jersey: Lawrence Erlbaum. p 1-23.
- Wise LZ, Irvine DR. (1985): Topographic organization of interaural intensity difference sensitivity in deep layers of cat superior colliculus: implications for auditory spatial representation. *J Neurophysiol* 54(2):185-211.
- Womelsdorf T, Schoffelen JM, Oostenveld R, Singer W, Desimone R, Engel AK, Fries P. (2007): Modulation of neuronal interactions through neuronal synchronization. *Science* 316(5831):1609-12.
- Woods TM, Recanzone GH. 2004a. Cross-Modal Interactions Evidenced by the Ventriloquism Effect in Human and Monkeys. In: Calvert GA, Spence C, Stein BE, editors. *The Handbook of Multisensory Processes*. Cambridge, MA The MIT Press p35-48.
- Woods TM, Recanzone GH. (2004b): Visually induced plasticity of auditory spatial perception in macaques. *Curr Biol* 14(17):1559-64.
- Wu CT, Weissman DH, Roberts KC, Woldorff MG. (2007): The neural circuitry underlying the executive control of auditory spatial attention. *Brain Res* 1134(1):187-98.
- Wyder MT, Massoglia DP, Stanford TR. (2003): Quantitative assessment of the timing and tuning of visual-related, saccade-related, and delay period activity in primate central thalamus. *J Neurophysiol* 90(3):2029-52.

- Wyder MT, Massoglia DP, Stanford TR. (2004): Contextual modulation of central thalamic delay-period activity: representation of visual and saccadic goals. *J Neurophysiol* 91(6):2628-48.
- Yantis S, Jonides J. (1990): Abrupt visual onsets and selective attention: voluntary versus automatic allocation. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 16(1):121-34.
- Yen CT, Conley M, Hendry SH, Jones EG. (1985): The morphology of physiologically identified GABAergic neurons in the somatic sensory part of the thalamic reticular nucleus in the cat. *J Neurosci* 5(8):2254-68.
- Yeshurun Y, Levy L. (2003): Transient spatial attention degrades temporal resolution. *Psychol Sci* 14(3):225-31.
- Yeterian EH, Pandya DN. (1989): Thalamic connections of the cortex of the superior temporal sulcus in the rhesus monkey. *J Comp Neurol* 282(1):80-97.
- Yeterian EH, Pandya DN. (1991): Corticothalamic connections of the superior temporal sulcus in rhesus monkeys. *Exp Brain Res* 83(2):268-84.
- Yeterian EH, Pandya DN. (1997): Corticothalamic connections of extrastriate visual areas in rhesus monkeys. *J Comp Neurol* 378(4):562-85.
- Yeterian EH, Pandya DN. (1998): Corticostriatal connections of the superior temporal region in rhesus monkeys. *J Comp Neurol* 399(3):384-402.
- Yin TC, Kuwada S, Sujaku Y. (1984): Interaural time sensitivity of high-frequency neurons in the inferior colliculus. *J Acoust Soc Am* 76(5):1401-10.
- Yirmiya R, Hocherman S. (1987): Auditory- and movement-related neural activity interact in the pulvinar of the behaving rhesus monkey. *Brain Res* 402(1):93-102.
- Yuille A, Bülthoff HH. 1996. Bayesian decision theory and psychophysics. In: D. K, W. R, editors. *Perception as Bayesian Inference*. Cambridge: Cambridge University Press. p 123-161.
- Zampini M, Guest S, Shore DI, Spence C. (2005): Audio-visual simultaneity judgments. *Percept Psychophys* 67(3):531-44.
- Zatorre RJ, Bouffard M, Ahad P, Belin P. (2002): Where is 'where' in the human auditory cortex? *Nat Neurosci* 5(9):905-9.

- Zhang D, Snyder AZ, Shimony JS, Fox MD, Raichle ME. (2009): Noninvasive functional and structural connectivity mapping of the human thalamocortical system. *Cereb Cortex* 20(5):1187-94.
- Zhang T, Heuer HW, Britten KH. (2004): Parietal area VIP neuronal responses to heading stimuli are encoded in head-centered coordinates. *Neuron* 42(6):993-1001.
- Zilles K, Rehkämper G. 1998. Funktionelle Neuroanatomie Heidelberg, Berlin, New York: Springer.
- Zimmer U, Macaluso E. (2005): High binaural coherence determines successful sound localization and increased activity in posterior auditory areas. *Neuron* 47(6):893-905.
- Zimmer U, Roberts KC, Harshbarger TB, Woldorff MG. (2010): Multisensory conflict modulates the spread of visual attention across a multisensory object *Neuroimage* 52 (2):606-16.

6 ANHANG

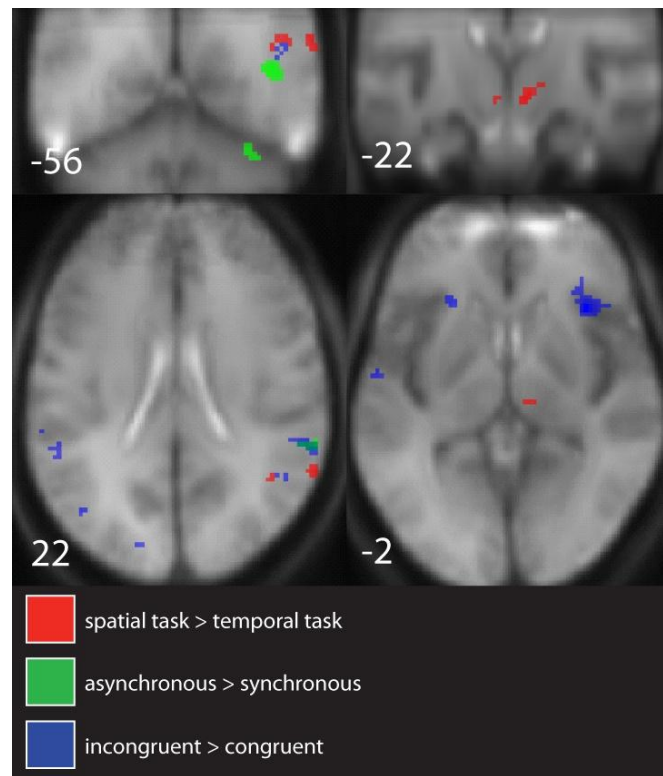


Abbildung 33: Reaktionszeitabhängige BOLD-Signale. Dargestellt sind die BOLD Aktivierungen der 3 Hauptkontraste (räumliche Aufgabe versus zeitliche Aufgabe, synchrone Stimulation versus asynchrone Stimulation bzw. inkongruente Reizanordnung versus kongruente Reizanordnung). Da für die Kontraste der Faktoren ‚räumliche Kongruenz‘ bzw. ‚zeitliche Kongruenz‘ ähnlich hohe Reaktionszeitdifferenzen auftraten [synchrone Stimulation versus asynchrone Stimulation (153 ms) und räumliche Aufgabe versus zeitliche Aufgabe (167 ms)], sind die BOLD-Signale jener Kontraste besonders relevant. Beide Kontraste zeigten keine entsprechenden Thalamusaktivierungen.

Tabelle 5. Aufgabenabhängige BOLD-Signale

Abgetragen sind die lokalen Maxima der Haupteffekte aus Experiment 1. (a) zeitliche Aufgabe > räumliche Aufgabe und (b) räumliche Aufgabe > zeitliche Aufgabe mit einem Grenzwert von $p < 0,001$; $k > 20$

Tabelle 5a. zeitliche Aufgabe > räumliche Aufgabe						
Anatomische Struktur	t-Wert	p-Wert <	x	MNI Koordinaten		
				y	z	Kluster
rechte Hemisphäre						
Lateral caudate nucleus	5.06	0.001	18	10	22	23
Hippocampus	4,85	0.001	36	-36	-6	39
Thalamus	6.65	0.001	12	-34	4	68
linke Hemisphäre						
Hippocampus	5.06	0.001	-18	-40	8	120
Thalamus	5.75	0.001	-10	-34	4	120

Tabelle 5b. räumliche Aufgabe > zeitliche Aufgabe						
Anatomische Struktur	t-Wert	p-Wert <	x	MNI Koordinaten		
				y	z	Kluster
rechte Hemisphäre						
Thalamus	5.01	0.001	8	-22	-6	38
Thalamus	3.74	0.001	16	-24	2	38
parietooccipital transition zone	6.24	0.001	42	-74	34	70
angular gyrus	4.10	0.001	50	-56	24	20
supramarginal gyrus	4.96	0.001	64	-46	28	48
linke Hemisphäre						
Thalamus	4.89	0.001	-10	-18	-6	29

Tabelle 6. Ergebnisse des Lokalisierungsdurchgangs aus Experiment 2.

Abgetragen sind die lokalen Maxima der jeweiligen Kontraste des Lokalisierungsdurchgangs aus Exp. 2. (a) visuelle vs. auditorische Stimulation mit einem Grenzwert von $p < 0,01$; $k > 200$ bzw. (b) auditorische vs. visuelle Stimulation mit einem Grenzwert von $p < 0,01$; $k > 200$

Tabelle 6a. visuell > auditorisch						
Anatomische Struktur	t-Wert	p-Wert <	x	MNI Koordinaten		
				y	z	Kluster
rechte Hemisphäre						
Gyrus lingualis	7.53	0.001	20	-56	-8	8829
Gyrus Calcarinus	10.5	0.001	18	-54	8	
Cuneus	6.11	0.001	16	-80	30	
Gyrus okzipitalis medialis (MT+/V5)	7.6	0.001	48	-68	6	555
linke Hemisphäre						
Gyrus lingualis	8.96	0.001	-22	-50	-2	8829
Gyrus Calcarinus	8.9	0.001	-20	-62	12	
Cuneus	9.68	0.001	-8	-74	28	
Gyrus okzipitalis medialis (MT+/V5)	4.56	0.001	-48	-74	8	381

Tabelle 6b. auditorisch > visuell						
Anatomische Struktur	t-Wert	p-Wert <	x	MNI Koordinaten		
				y	z	Kluster
rechte Hemisphäre						
STG	5.1	0.01	48	20	4	1225
Heschl Gyrus	4.5	0.01	38	-24	10	
linke Hemisphäre						
STG	8.4	0.01	-44	-24	2	1205
Heschl Gyrus	6.28	0.01	-36	-24	6	

Tabelle 7. NichtIllusion>Illusion

Abgetragen sind die lokalen Maxima synchroner Bedingungen aus Experiment 2. in (a) visuellen Regionen (Nichtillusion vs.Illusion) mit einem Grenzwert von $p < 0,02$; $k > 10$, (b) in auditorischen Regionen (Nichtillusion vs.Illusion) und (c) visuelle + auditorische Regionen exklusive mit einem Grenzwert von $p < 0,02$; $k > 10$.

Tabelle 7a. visuelle Regionen						
Anatomische Struktur	t-Wert	p-Wert <	x	MNI Koordinaten		
				y	z	Kluster
<i>A_CV_L</i>						
li. Gyrus lingualis	3.8	0.02	-16	-58	-10	213
re. Gyrus lingualis	2.4	0.02	14	-68	-8	16
li. Gyrus okzipitalis sup.	2.71	0.02	-14	-86	26	33
re. Precuneus	2.61	0.02	4	-58	24	36
li. Cuneus	2.28	0.02	-4	-76	22	18
li. Gyrus fusiformis	3.1	0.02	-32	-42	-24	34
<i>A_CV_R</i>						
re. Cuneus	2.46	0.02	0	-80	40	32
re. Gyrus okzipitalis sup.	2.7	0.02	20	-80	30	58
li. Gyrus okzipitalis sup.	3.24	0.02	-22	-82	28	18
li. Gyrus lingualis	3.8	0.02	-16	-58	-10	74
re. mittlerer Gyrus okzipitalis	2.65	0.02	48	-78	6	27
Tabelle 7b. auditorische Regionen						
Anatomische Struktur	t-Wert	p-Wert <	x	MNI Koordinaten		
				y	z	Kluster
<i>A_CV_L</i>						
mittlerer temporaler Gyrus	3.2	0.02	62	-26	-2	32
Heschl Gyrus	3.0	0.02	-38	-28	2	49
<i>A_CV_R</i>						
Heschl Gyrus	2.3	0.02	38	-20	6	13

Anatomische Struktur	t-Wert	p-Wert <	x	MNI Koordinaten		
				y	z	Kluster
<i>A_CV_L</i>						
li. Gyrus medialis superior	2.93	0.02	-6	42	42	352
li. Gyrus medialis frontalis	2.4	0.02	-30	20	38	182
li. Cingulum	4.04	0.02	-12	8	40	56
li. Gyrus Precentralis	3.03	0.02	-30	-10	56	34
li. Gyrus Postcentralis	2.81	0.02	-50	-20	28	14
li. Cerebellum	3.04	0.02	-32	-58	-44	90
re. Gyrus medialis frontalis	3.15	0.02	32	30	40	352
re. Gyrus Precentralis	3.6	0.02	56	-4	42	103
re. Sulcus temporalis sup.	3.34	0.02	58	-26	-4	108
re. Lobus parietalis sup.	3.43	0.02	22	-44	54	100
<i>A_CV_R</i>						
li. Gyrus frontalis sup.	3.42	0.02	-24	58	4	37
li. Gyrus medialis frontalis	2.5	0.02	-48	12	42	21
li. Insula	2.62	0.02	-38	12	6	92
li. Cerebellum	2.85	0.02	-36	-74	-26	70
re. Gyrus frontalis sup.	2.94	0.02	26	22	58	102
re. Gyrus medialis frontalis	2.81	0.02	38	18	40	105
re. Gyrus medialis temporalis	3.41	0.02	68	-44	-2	40
re. Cerebellum	2.51	0.02	12	-64	-34	41

Tabelle 8. Illusion>NichtIllusion

Abgetragen sind die lokalen Maxima der synchronen Bedingungen aus Experiment 2. für auditorische Regionen (Illusion vs. NichtIllusion) mit einem Grenzwert von $p < 0,02$; $k > 5$.

Tabelle 8. auditorische Regionen						
Anatomische Struktur	t-Wert	p-Wert <	x	MNI Koordinaten		
				y	z	Kluster
<i>A_CV_L</i>						
re. Gyrus temporalis superior	3.2	0.02	42	-30	7	5
<i>A_CV_R</i>						
li. STG/Insula	2.3	0.02	-32	-26	12	5

Tabelle 9. asyn Illusion>syn Illusion

Abgetragen sind die lokalen Maxima der Kontraste aus Experiment 2. für auditorische Regionen (asyn Illusion vs. syn Illusion) mit einem Grenzwert von $p < 0,02$; $k > 10$.

Tabelle 9. auditorische Regionen						
Anatomische Struktur	t-Wert	p-Wert <	x	MNI Koordinaten		
				y	z	Kluster
<i>A_CV_L</i>						
li. Insula	2.65	0.02	-38	-22	2	32
li. STG	2.95	0.02	-48	-10	2	17
re. STG	3.36	0.02	50	-12	-4	24
<i>A_CV_R</i>						
re.STG	2.4	0.02	44	-16	0	10

Tabelle 10. syn Nichillusion versus Illusion > asyn Nichillusion versus Illusion

Abgetragen sind die lokalen Maxima der Kontraste aus Experiment 2. für auditorische Regionen mit einem Grenzwert von $p < 0,001$; $k > 10$.

Tabelle 9. auditorische Regionen						
Anatomische Struktur	t-Wert	p-Wert <	x	MNI Koordinaten		
				y	z	Kluster
A _C V _L						
li. Insula	3.99	0.001	-38	-22	2	16
re. STG	4.03	0.001	50	-12	-4	15
A _C V _R						
-	2.4	0.02	44	-16	0	10

Tabelle 11. syn Illusion versus Nichtillusion > asyn Illusion versus Nichtillusion

Abgetragen sind die lokalen Maxima der Kontraste aus Experiment 2. für auditorische Regionen mit einem Grenzwert von $p < 0,01$; $k > 10$.

Tabelle 9. auditorische Regionen						
Anatomische Struktur	t-Wert	p-Wert <	x	MNI Koordinaten		
				y	z	Kluster
A _C V _L						
-	0.01					
A _C V _R						
li. STG	0.01	3.33	-38	-30	6	34
li.PT	0.01	3.29	-52	-34	12	25

Tabelle 12. Nichtillusion versus milde Illusion (ALVR & ARVL)

Abgetragen sind die lokalen Maxima der synchronen und asynchronen Kontraste aus Experiment 2. für auditorische Regionen der Bedingungen $A_L V_R$ und $A_R V_L$ mit einem Grenzwert von $p < 0,01$; $k > 5$.

Tabelle 9. auditorische Regionen						
Anatomische Struktur	t-Wert	p-Wert <	x	MNI Koordinaten		
				y	z	Kluster
syn $A_L V_R$						
-	0.01					
syn $A_R V_L$						
li. PT	0.01	2.75	-56	-36	10	6
re. STG	0.01	2.35	60	-30	4	10
asyn $A_L V_R$						
re. STG	0.01	2.94	64	-20	0	16
li. Insula	0.01	2.63	-36	-20	10	54
asyn $A_R V_L$						
li. PT	0.01	3.75	-56	-32	12	68
li. STG	0.01	2.41	-50	-12	2	6
re. STG	0.01	2.92	42	-22	0	10
re. STG	0.01	3.05	58	-30	4	59

LEBENS LAUF

Persönliche Daten

Name	Björn Bonath
Geburtsdatum	17.06.1977
Geburtsort	Magdeburg
Familienstand	verheiratet
Kinder	1
Nationalität	deutsch
Adresse	Büchnerstraße 9, Magdeburg, 39114

Schul Ausbildung

Sep. 1984 – Aug. 1992	Olga-Benario-Prestes Oberschule Magdeburg
Sep. 1992 – Jul. 1996	Sportgynasium Magdeburg

Berufsausbildung

Aug. 1997 – Jul. 2001	Ausbildung zum Krankenpfleger an der Universitätsklinik Magdeburg
-----------------------	--

Studium

Okt. 2001 – Apr. 2007	Psychologiestudium an der Otto von Guericke Universität Magdeburg Diplomprüfung im März 2007
-----------------------	--

Berufliche Erfahrung

Jul. 2000 – August 2001

Krankenpfleger in der Klinik für Neurologie an der Universitätsklinik Magdeburg

Jul. 2003 – März 2007

Hilfswissenschaftler (HIWI) in der Klinik für Neurologie II an der Universitätsklinik Magdeburg

Apr. 2007 – Aug. 2010

Wissenschaftlicher Mitarbeiter (Promotionsstudent) in der Klinik für Neurologie II an der Universitätsklinik Magdeburg

Auslandsaufenthalt

Aug. 2005 – Aug. 2006

Praktikumsaufenthalt an der University of California San Diego (UCSD) unter Supervision Prof. Dr. Steven A. Hillyard

Magdeburg, den 8.06.2011

Dipl.-Psych. Björn Bonath

Björn Bonath
Büchnerstraße 9
39114 Magdeburg

ERKLÄRUNG

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

**„Stimulus-, aufgaben- und aufmerksamkeitsrelatierte Determinanten
audiovisueller Integration“**

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

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

Magdeburg, den 8.06.2011

Dipl.-Psych. Björn Bonath