

Aus dem Institut für Medizinische Psychologie
der Universität Tübingen

Direktor: Professor Dr. N. Birbaumer

**Studie zu Misslokalisationen
schwellennaher taktiler Reize an den Fingern
bei Änderung der allozentrischen Koordinaten**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Medizin

der Medizinischen Fakultät
der Eberhard Karls Universität
zu Tübingen

vorgelegt von

Carolin Daniela Petri

aus Ludwigsburg

2012

Dekan: Professor Dr. I. B. Autenrieth

1. Berichterstatter: Professor Dr. C. Braun

2. Berichterstatter: Professor Dr. C. Schwarz

Meiner Familie

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
1.1.	Einführung.....	1
1.2.	Organisation des somatosensorischen Systems.....	3
1.2.1.	Funktionelle Anatomie	3
1.2.2.	Kortikale Organisation.....	6
1.3.	Kortikale Repräsentation taktiler Reize – Die verschiedenen.....	10
	Bezugssysteme.....	10
1.4.	Taktile Schwellenreize	13
1.4.1.	Misslokalisationen.....	14
1.4.2.	Beeinflussung des Misslokalisationsprofils	16
1.5.	Auswirkungen eines Positionswechsel.....	19
1.5.1.	Die relative Position der Hände	20
1.5.2.	Verlängerung der Reaktionszeit.....	21
1.5.3.	Verminderung des Diskriminationsvermögens.....	23
1.5.4.	Diskriminationsleistung mit Stöcken.....	25
1.6.	Fragestellung und Hypothesen	27
2	Material und Methoden	31
2.1.	Versuchspersonen	31
2.2.	Versuchsaufbau	32
2.2.1.	Technischer Apparat.....	32
2.2.2.	Aufbau	34
2.3.	Versuchsablauf	35
2.3.1.	Einführung	36
2.3.2.	Kontrollexperiment	37
2.3.3.	Hauptexperiment.....	39
2.4.	Auswertung	40
2.4.1.	Normalisierung.....	41
2.4.2.	Varianzanalyse	45

3	Ergebnisse	48
3.1.	Rateprofil.....	49
3.2.	Misslokalisationsprofil	52
3.2.1.	Nachbarschaftsgrade.....	52
3.2.2.	Einflussfaktoren auf das Misslokalisationsprofil	53
3.2.2.1.	Einflussfaktor „STÖRREIZ“	55
3.2.2.2.	Einflussfaktor „POSITION“	58
4	Diskussion.....	64
4.1.	Methodik	64
4.2.	Rateprofil.....	65
4.3.	Misslokalisationsprofil bei intensitätsschwachen Reizen.....	67
4.4.	Beeinflussung des Misslokalisationsprofils	70
4.4.1.	Manipulation durch Störreize	70
4.4.2.	Einflussnahme der Handposition	72
4.5.	Ausblick.....	78
5	Zusammenfassung.....	80
6	Abkürzungen.....	82
7	Abbildungen.....	83
8	Tabellen	85
9	Literaturverzeichnis	86
10	Danksagung	93

1 Einleitung

1.1. Einführung

Die „Black Box“ des menschlichen Körpers, das Gehirn, fasziniert die Wissenschaftler seit Jahrhunderten. „Wie arbeitet das Gehirn? Was tut es eigentlich?“ Das sind Fragen, die die Forscher früher beschäftigten und auch heute noch herausfordern (Greenfield 1999, S. 17).

Der Gedanke, das Gehirn als Ort geistiger Vorgänge zu identifizieren, wurde von Alkmaion von Kroton (ca. 500 v. Chr.) als die sogenannte Gehirnhypothese überliefert und in den folgenden Jahren von vielen Gelehrten diskutiert. Darunter waren Philosophen, wie Platon und Aristoteles, sowie die Ärzte Hippokrates und Galen. Dabei wurden vor allen Dingen Thesen zur Abgrenzung des Sitzes der Seele gegenüber der Lokalisation geistiger Prozesse entwickelt. Heute besteht die Ansicht, wie der Tübinger Hirnforscher Valentin Braitenberg sagte, dass im Gehirn „seelische Vorgänge in der physikalischen Welt verankert sind“ (Röthlein 1993).

Schon früh war die Forschung daran interessiert, aufzuschlüsseln, in welchem Hirnareal bestimmte Funktionen und Verhaltensweisen zustande kommen. Die ersten Experimente dazu führte der französische Wissenschaftler Pierre Flourens (1794-1867) an Tiergehirnen durch. Er entfernte systematisch Teile des Gehirngewebes, um aufgrund der anschließenden Verhaltensänderungen auf spezifische Funktionsgebiete im Kortex Rückschlüsse ziehen zu können. Da die Tiere keine Beeinträchtigungen zeigten, nahm er an, dass die intellektuellen Fähigkeiten gleichmäßig verteilt sind und das Gehirn als Ganzes funktioniert (Kolb und Wishaw 1996). Im Gegensatz dazu steht die Lehre der Phrenologie um Gall (1758-1828) und Spurzheim (1776-1832), die davon ausgingen, dass bestimmten Hirnleistungen und Verhaltensweisen spezifische Hirnregionen zuzuordnen sind. Erst im Jahre 1861 mit der Entdeckung des vorderen Sprachzentrums von Paul Broca (1824-1880), konnte die Theorie der Lokalisationslehre, die Verteilung verschiedener Funktionen auf unterschiedliche Bereiche des Gehirns, belegt werden.

John Hughlings-Jackson (1835-1911) ging einen Schritt weiter und entwarf das Konzept einer hierarchischen Organisation des Nervensystems. Komplexere Verhaltensmuster werden auf höheren Ebenen repräsentiert, welche auf den darunterliegenden Schichten aufbauen. Diese These kann in dem evolutionsgeschichtlichen Wachstum des Gehirns begründet sein. Im Inneren befinden sich die ältesten Teile und nach außen hin wurden jüngere Bereiche ergänzt, so entstand die funktionelle Untergliederung mit Verbindungen zwischen den einzelnen Gebieten.

In dem Modell der hierarchischen Organisation des Gehirns sieht Braitenberg eine Ähnlichkeit mit der Struktur eines Computers. Er zeigte weitere Gemeinsamkeiten der beiden Systeme auf, beide bestehen aus einer Vielzahl an Faserbündeln, die die Kommunikation der einzelnen Teilbereiche ermöglichen. Außerdem arbeiten beide nur mit Hilfe zweier Zustände: Ja/Nein, 0/1, ein/aus, aktiv/inaktiv. Ungeachtet dessen gibt es auch entscheidende Unterschiede. Das Gehirn ist imstande in rasanter Geschwindigkeit Eindrücke aufzunehmen, zu verarbeiten und die Ergebnisse weiterzuleiten. Das Besondere dabei ist, dass dieser Prozess parallel für alle Sinnesorgane erfolgt. Die fünf klassischen Sinne, die Aristoteles schon beschrieb, verbinden uns Menschen mit der Außenwelt. Ständig strömen neue Eindrücke auf uns ein und erst das Gehirn setzt diese Flut an Nervensignalen aus Sehen -visueller Wahrnehmung-, Hören -auditiver Wahrnehmung-, Riechen -olfaktorischer Wahrnehmung-, Schmecken -gustatorischer Wahrnehmung- und Fühlen -haptischer Wahrnehmung- zusammen. Diese Funktionsweise unterscheidet unser Nervensystem wesentlich von der eines Computers.

Um einen Einblick in die Funktionsweise des Gehirns und die Repräsentation von Informationen in den einzelnen Arealen zu bekommen, stehen der heutigen Forschung verschiedene Möglichkeiten zur Verfügung. Zum einen kann mit Hilfe bildgebender Verfahren, wie beispielsweise dem fMRI, sehr genau die Aktivität einzelner Hirnbereiche bei verschiedenen Aufgaben dargestellt werden. Zum anderen stehen mit psychophysischen Untersuchungen nicht invasive Methoden zur Verfügung, mit denen man über die Reaktionen und

Antworten von Probanden Erkenntnisse über die Informationsverarbeitung im Gehirn gewinnen kann.

Wie bereits oben erwähnt, gingen viele Wissenschaftler davon aus, dass bestimmte Funktionen in gewissen Hirnarealen lokalisiert sind. Heute muss man diese Erkenntnisse relativieren, da man weiß, dass Hirnleistungen in Netzwerken, die zahlreiche Kortexgebiete involvieren, repräsentiert sind. Eines dieser komplexen Netzwerke ist das somatosensorische System, mit dem sich die vorliegende Studie befasst. Es geht im Speziellen um die taktile Wahrnehmung an den Fingern und die Untersuchung über den Einfluss der Handhaltung auf diese. Mit Hilfe psychophysischer Wahrnehmungsexperimente soll geklärt werden, wie taktile Reize in unsere „Black Box“ verarbeitet werden und auf welcher Ebene der Verarbeitung somatosensorischer Reize propriozeptive Informationen berücksichtigt werden. Im Folgenden wird erst einmal erläutert, wie das somatosensorische System aufgebaut ist und welche kortikalen Ebenen für die aktuelle Studie relevant sind.

1.2. Organisation des somatosensorischen Systems

1.2.1. Funktionelle Anatomie

Das somatosensorische System, der fünfte Sinn des Menschen, vermittelt mehrere Submodalitäten, deren Verarbeitung über zwei verschiedene Bahnsysteme, dem lemniskalen und dem spinothalamischen System, erfolgt. Im lemniskalen System, dem Hinterstrangsystem, ziehen Fasern zum Thalamus, die Lageempfindungen (Propriozeption) und feine Oberflächensensorik (Vibration, feine Druckempfindung) vermitteln. Diese Submodalitäten werden auch als epikritische Sensibilität zusammengefasst. Die Tractus spinothalamici führen Afferenzen der groben Druck- und Tastempfindung, der Thermorezeption und der Nozizeption, die auch als protopathische Sensibilität bezeichnet werden.

Für die vorliegende Studie sind vor allem die genaue Wahrnehmung von Berührung und Druck durch die Mechanorezeptoren und der Stellungs- und Bewegungssinn, die Tiefensensorik, von Bedeutung.

Die Mechanorezeptoren gliedern sich im Wesentlichen in vier Rezeptortypen:

- Die Merkel-Tastscheiben
- Die Meißner-Tastkörperchen
- Die Vater-Pacini-Körperchen
- Die Ruffini-Körperchen

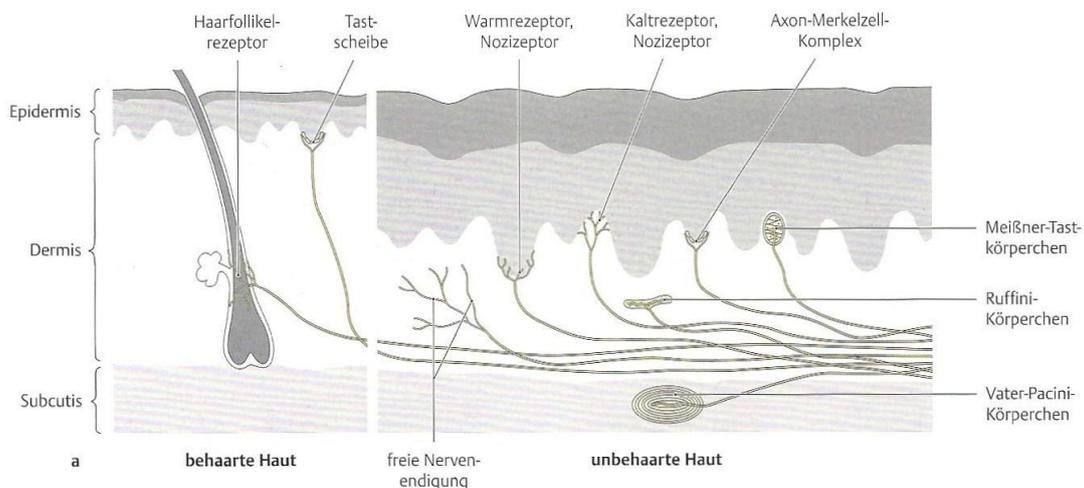


Abbildung 1: Lage der wichtigsten Mechanorezeptoren (Prometheus Band 3, 2009)

Die Merkel-Tastscheiben gehören zu den langsam adaptierenden Mechanorezeptoren und reagieren hauptsächlich auf Druckreize. Die Meißner-Tastkörperchen gelten als Hautrezeptoren des Berührungssinns, die Vater-Pacini-Körperchen vermitteln Vibrationsempfindungen. Beide sind schnell adaptierende Rezeptoren. Mit Hilfe der Ruffini-Körperchen, der Golgi-Sehnenorgane, der Muskelspindeln und mehreren Gelenkrezeptoren werden Informationen über die Lage, Stellung und Bewegung des Körpers transformiert, so dass diese vor allen Dingen für die Propriozeption eine große Rolle spielen.

Im Folgenden wird nur das für dieses Experiment relevante mediale Lemniskussystem, das für die Reizleitung der Mechanorezeptoren und Propriozeptoren zuständig ist, erläutert:

An den Hautrezeptoren entsteht bei Reizapplikation eine Änderung des Membranpotentials, das Sensor- oder auch Generatorpotential. Im Verlauf der afferenten Nervenfasern wird das Generatorpotential, welches die Reizgröße über die Amplitude vermittelt, in ein Aktionspotential, das die Reizintensität über die Frequenz von Aktionspotentialen kodiert, transformiert und so bis zum Rückenmark weitergeleitet wird. Dort bilden die Nervenfasern die Hinterstränge (Funiculi posteriores), welche ipsilateral, ohne Umschaltung bis zur Medulla oblongata aufsteigen.

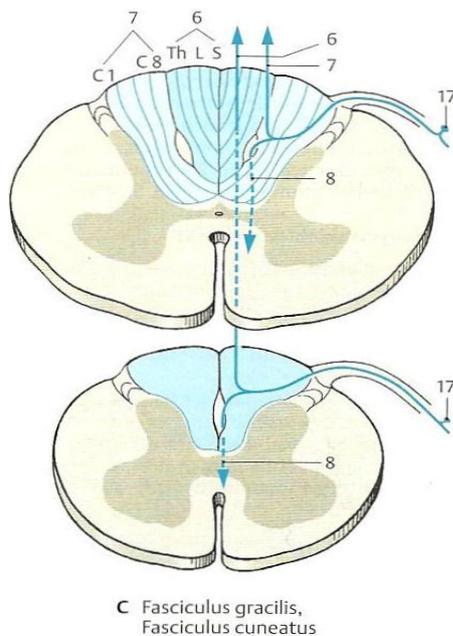


Abbildung 2: Hinterstrangbahnen, 6 Fasciculus gracilis, 7 Fasciculus cuneatus, (Taschenatlas der Anatomie Band 3, 2002)

Der Hinterstrang ist in seinem kompletten Verlauf somatotop gegliedert. Das heißt die afferenten Nervenfaserbündel ordnen sich entsprechend der Lage der Körperteile von medial nach lateral in ihrem Verlauf von unten nach oben an. Ganz medial befinden sich demnach die Fasern aus dem Sakralbereich, dann aus dem Lumbalbereich, weiter lateral liegt das Faserbündel aus dem Thorakalbereich und schließlich ganz lateral aus dem Zervikalbereich.

Nach der Umschaltung auf das 2. Neuron in den Nuclei gracilis und cuneatus in der Medulla oblongata erfolgt die Fortleitung über den Lemniscus medialis, dieser kreuzt unterhalb der Rautengrube nach kontralateral und zieht bis zum Nucleus ventralis posterolateralis, NVPL, des Thalamus. Im gesamten Verlauf

bleibt die somatotopische Anordnung erhalten. Im NVPL werden die ankommenden Afferenzen auf das 3. Neuron umgeschaltet und erstmals vorsortiert. Nach einer integrativen Verarbeitung und Auslese werden die Informationen dem sensiblen Kortex zugeleitet und dort in den kontralateralen Parietallappen (Gyrus postcentralis) projiziert, wo sie eine bewusste Wahrnehmung des Reizes ermöglichen.

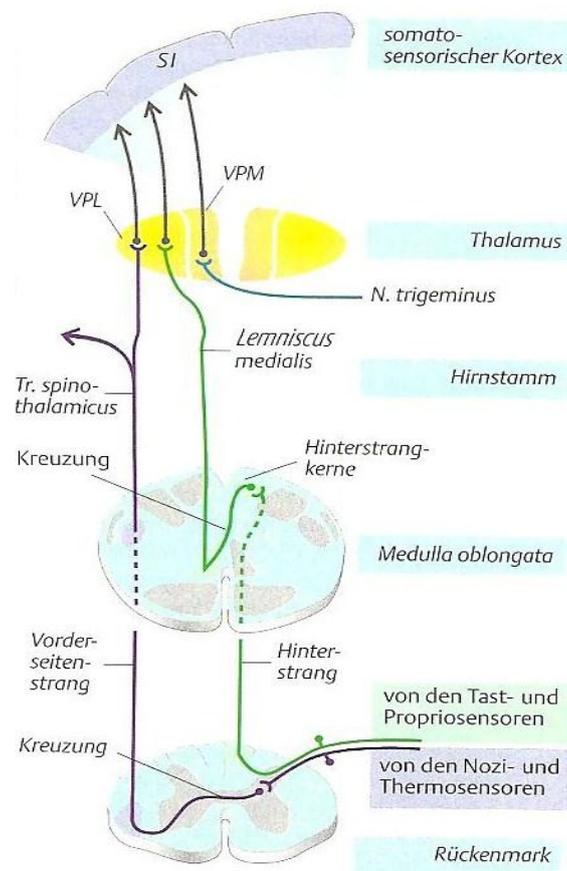


Abbildung 3: Verlauf der somatosensorische Bahnen (Taschenatlas der Physiologie, 2003)

1.2.2. Kortikale Organisation

Das primär somatosensorische Rindenfeld (SI) ist im Gyrus postcentralis lokalisiert. Dieser grenzt ventral an den Sulcus centralis und erstreckt sich

medial über die Mantelkante bis zum Sulcus lateralis. SI besteht aus den Brodmann-Arealen 1,2 und 3, welches in 3a und 3b unterteilt wird.

Wie auch im somatomotorischen Kortex erfolgt die Projektion der Körperteile somatotopisch mit einem verzerrten Körperschema, der somatosensorische Homunculus. Die einzelnen Regionen sind im Kortex dabei nicht proportional zu ihrer Körperoberfläche abgebildet, sondern in Abhängigkeit ihrer Rezeptorendichte. So sind Hautareale mit wenigen Rezeptoren entsprechend klein repräsentiert und Bereiche mit einer hohen Rezeptorendichte, wie die Finger und der Kopf, weisen eine ausgedehnte, kortikale Repräsentation auf. Die Finger sind dabei in anatomischer Reihenfolge angeordnet, medial der kleine Finger (d5), lateral der Daumen (d1).

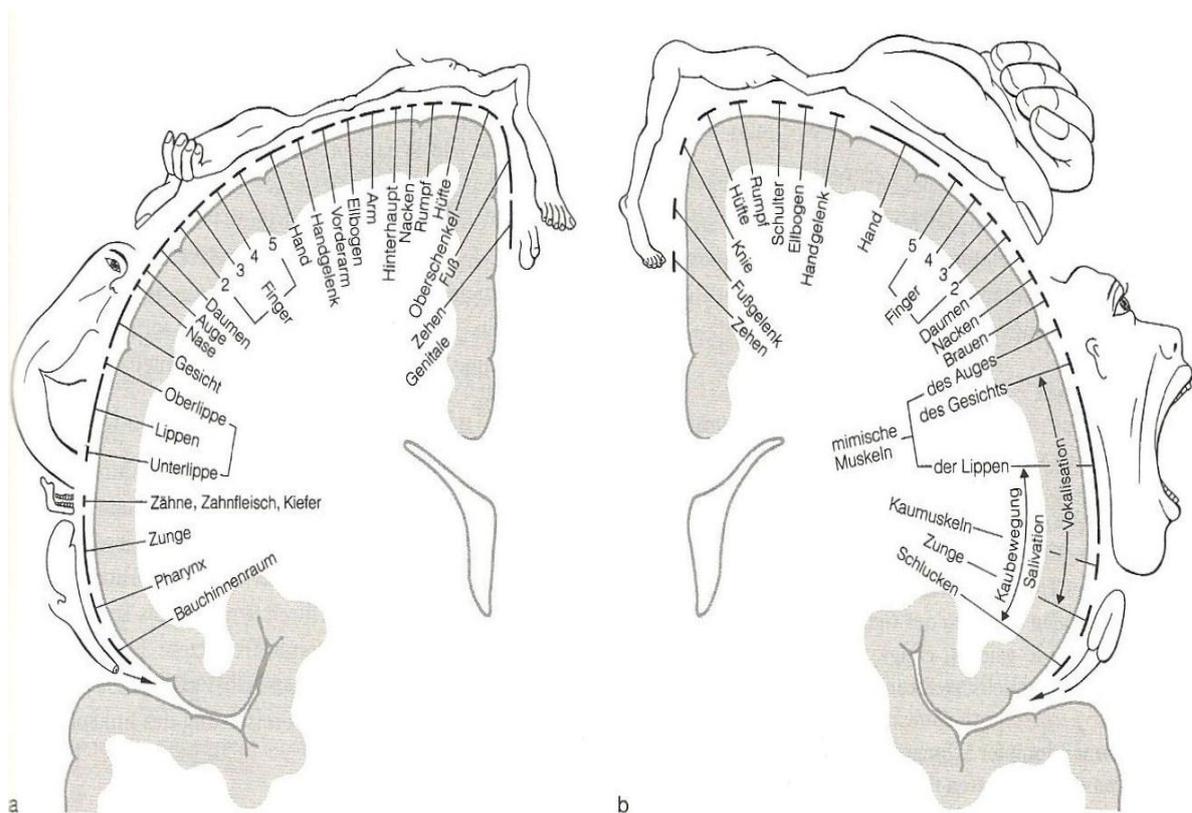


Abbildung 4: Körperprojektionen, a Gyrus postcentralis – somatosensorischer Kortex, b Gyrus präcentralis – motorischer Kortex (Anatomie, Schiebler, 2005)

Bei der Verarbeitung der sensiblen Impulse auf kortikaler Ebene sind weiterhin der sekundäre somatosensorische Kortex (SII), der posteriore parietale Kortex (PPC, Brodmann-Areale 5, 7 und 40) und der Lobus insularis beteiligt (Gelnar

et al. 1998). SII ist im frontoparietalen Operculum, oberhalb des Sulcus lateralis lokalisiert. Die Körperrepräsentation unterliegt auch hier einer gewissen somatotopen Gliederung, die jedoch ungenauer als im SI-Kortex ist. Dies untermauern die Ergebnisse einiger Studien, die für die einzelnen Finger keine separaten Präsentationsbereiche nachweisen konnten (Forss et al. 1995, Ruben et al. 2001). Das heißt, dass im Verlauf der Verarbeitung somatosensorischer Reize die homunkuläre und somatotopische Ordnung auf höheren Ebenen verloren geht (Iwamura et al. 1994, Gelnar et al. 1998, Ruben et al. 2001, Young et al. 2004).

Zu den Funktionen der einzelnen Bereiche gehören die Identifizierung des Stimulustyps und der Reizlokalisierung in SI. SII ist vor allem für das taktile Gedächtnis und Lernprozesse, die ein Wiedererkennen von verschiedenen Objekten ermöglichen, zuständig. Der PPC, als Teil des assoziativen Kortex, vereint Informationen verschiedener Körperteile und versucht so eine Einheit aus verschiedenen sensorischen Ereignissen zu bilden (Forss et al. 1995). Bei Affen konnte man zeigen, dass der parietale Assoziationskortex vor allem auf komplexe Stimulationen anspricht und propriozeptive und taktile Informationen miteinander kombiniert verarbeitet (Hyvärinen et al. 1982). Aus anderen Kortexarealen ziehen zahlreiche Afferenzen zum PPC um propriozeptive, visuelle, auditorische und vestibuläre Impulse zu integrieren, so dass dieser Bereich eine wichtige Rolle bei der Orientierung im dreidimensionalen Raum spielt. Aus diesem Grund kann man annehmen, dass SI Informationen nur in körperzentrierten Koordinaten präsentiert, das heißt auf dieser Ebene wird der Reizort in Bezug zur Hautstelle, an der der Reiz appliziert wurde, kodiert. Im Gegensatz dazu, ermöglicht die Integration der multimodalen Impulse im PPC auch Angaben über Reizpositionen in anderen Bezugssystemen, wie beispielsweise in körperunabhängigen 3D-Weltkoordinaten.

Wie bereits in Kapitel 1.1. erläutert, werden einzelne Hirnleistungen und Funktionen in verschiedenen Hirnbereichen, die wie Netzwerke miteinander verknüpft sind, repräsentiert. Dafür sind verschiedene Faserverbindungen nötig, die die einzelnen Kortexareale miteinander verbinden. Die beiden Hemisphären

werden über Kommissurenfasern des Corpus callosum verbunden. Zwischen dem Kortex und subkortikalen Gehirnteilen verlaufen Projektionsfasern und einzelne Gebiete einer Hemisphäre werden über lange oder kurze Assoziationsfasern verknüpft.

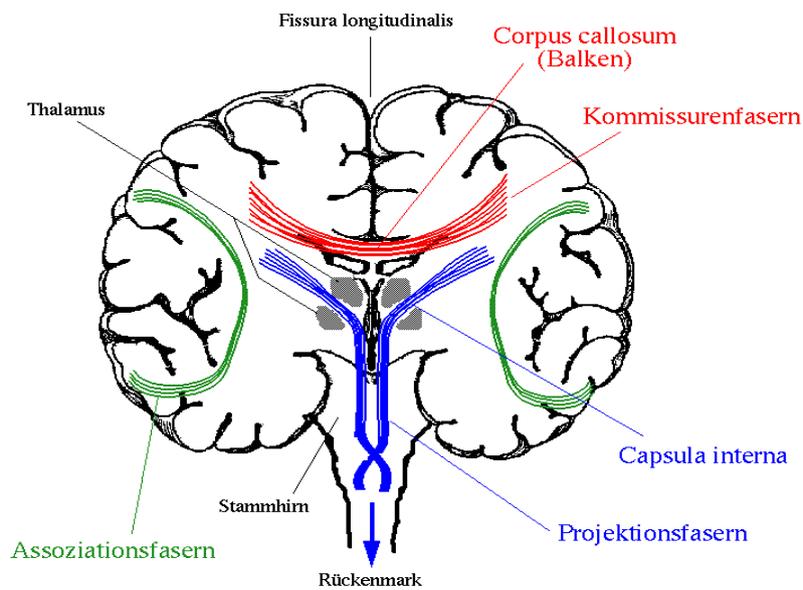


Abbildung 5: Bahnsysteme innerhalb des Großhirns (www.ims.uni-stuttgart.de)

Einige Studien konnten nachweisen, dass im somatosensorischen System über diese Faserverbindungen ein interhemisphärischer Austausch von Informationen stattfindet. Schnitzler et al. 1995 und Hansson et al. 1999 beispielsweise zeigten, dass eine taktile Reizung zu einer ipsilateralen Aktivität von SI führt. Dies ist funktionell von großer Bedeutung, vor allem um bei kooperativen Bewegungen beider Hände eine adäquate Verarbeitung und Integration der bilateralen sensorische Impulse zu gewährleisten. Auch Iwamura et al. zeigten in verschiedenen Studien (1994, 1999, 2000), dass es in der Hand-Finger-Region und in der Schulter-Arm-Region des Gyrus postcentralis Neurone mit bilateralen rezeptiven Felder gibt. Dies führte zu einer Ausweitung der sogenannten midline fusion theory, die auf der Basis des visuellen Systems, das in der Lage ist aus zwei separaten Hemifeldern ein komplettes Gesichtsfeld zu rekonstruieren, belegt und entwickelt wurde. In

weiteren Untersuchungen führte eine Stimulation von Daumen und kleinem Finger zusätzlich zu der Aktivität im kontralateralen SI zu einer Aktivierung des ipsi- und kontralateralen SII und des kontralateralen parietalen Kortex (Forss et al. 1995), wobei die Erregung des ipsilateralen SII nach einer gewissen Verzögerung auftrat (Simões und Hari 1999, Korvenoja et al. 1999). Der Nachweis dieser bilateralen Informationsverarbeitung lässt darauf schließen, dass die Hände, wie die Augen, voneinander separierte Körperteile sind, die aber im gemeinsamen Zusammenspiel Dinge einheitlich erscheinen lassen. Was dies für die kortikale Repräsentation bedeutet und welchen Einfluss diese gemeinsame Verarbeitung auf die Wahrnehmung taktiler Reize haben könnte wird im Folgenden ausgeführt.

1.3. Kortikale Repräsentation taktiler Reize – Die verschiedenen Bezugssysteme

Wir erhalten ständig von überall aus unserer Umwelt Informationen in verschiedenster Form. Um diese Umwelt und den uns umgebenden Raum wahrzunehmen, integriert das Gehirn die Informationen multipler Sinnesmodalitäten, wie visuelle, propriozeptive, taktile und auditorische Reize, und fügt diese zu einem Gesamteindruck zusammen (Vallar et al. 1997, van Bos et al. 2002, Maravita et al. 2003, Avillac et al. 2005). Dabei spielt der parietale Kortex, im Speziellen die Areale 7a und 7b, der laterale intraparietale Kortex (LIP), der mediale superiore temporale Kortex (MST) sowie der ventrale intraparietale Kortex (VIP) eine wesentliche Rolle (Andersen et al. 1997, Andersen 1997, Wolpert et al. 1998, Azañón et al. 2008). Die aufgelisteten Bereiche zeigen starke interhemisphärische Verbindungen, welche eine multimodale Reizverarbeitung unterstreichen (Andersen et al. 1997).

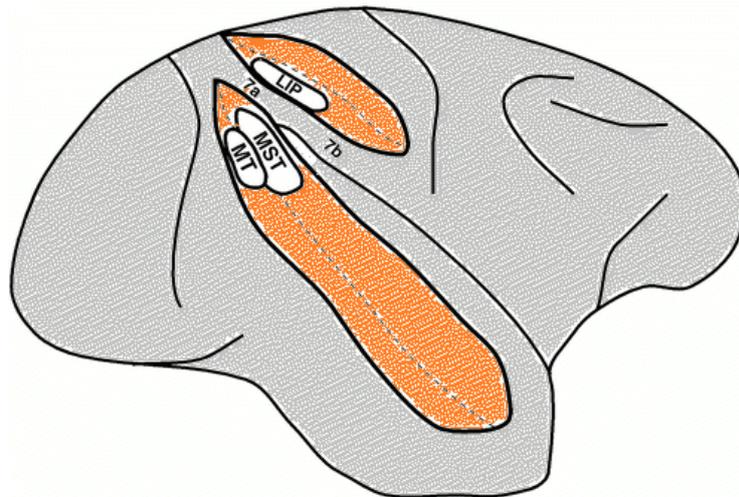


Abbildung 6: Wichtige Areale des Assoziationskortex (nach Andersen et al. 1997)

Für die vorliegende Studie ist vor allem die Generierung der Körperposition im Raum von Bedeutung. Speziell für die Integration von Informationen über Bewegungen und Körperhaltung soll das Areal 5 nach Brodmann im PPC, welches Verbindungen von SI und dem visuellen Kortex erhält, zuständig sein (Graziano et al. 2000).

Um den Raum entsprechend zu repräsentieren, bedient sich das Gehirn verschiedener Bezugssysteme (Andersen 1997, Holmes et al. 2004). Diese Bezugssysteme gleichen dreidimensionalen Koordinatensystemen, in welchen jedem Objekt bestimmte Koordinaten zugewiesen werden. Der Unterschied der einzelnen Systeme besteht in der Wahl des Bezugspunktes, von welchem man das Objekt oder den Reiz betrachtet (Cohen et al. 2002) und je nach Wahl des Bezugspunktes ergibt sich so eine komplett andere Betrachtungsweise von Berührungsreizen (Soto-Faraco et al. 2004). Im Regelfall agiert bei der Mehrheit aller Aktionen, die wir mit unseren Händen durchführen, die linke Hand auf der linken Seite eines Arbeitsfeldes und die rechte Hand auf der rechten Seite des Arbeitsbereiches. Um Berührungsreize an den Händen zu lokalisieren, können drei unterschiedliche Bezugssysteme verwendet werden. Das einfachste, das wahrscheinlich im primären somatosensorischen Kortex vorliegt, definiert an welcher Stelle der Haut man die Berührung verspürt und präsentiert Informationen dementsprechend in körperzentrierten Koordinaten, also

somatotop organisiert (Penfield 1950). Auf einer weiteren Stufe könnte es möglicherweise aufgrund der Zusammenarbeit der beiden Hände bei verschiedenen Tätigkeiten einen Kortextbereich geben, in dem die beiden Hände gemeinsam repräsentiert sind, das heißt körperzentriert jedoch körperseitenunabhängig. Für das menschliche Verhalten sind aber taktile Lokalisationsinformationen nicht nur in körperzentrierten Koordinaten relevant, sondern auch in 3D-Weltkoordinaten. Wenn ich mich gestoßen habe, interessiert es auf der einen Seite, wo habe ich das auf der Haut gespürt, aber viel wichtiger ist, wo sich das Hindernis im 3-D Raum befindet. Diese Transformation erfordert Informationen über die Stellung der Glieder im Raum und erfasst Berührungsreize in einem sogenannten allozentrischen Koordinatensystem mit Berücksichtigung der unmittelbaren Umgebung und der Position und Ausrichtung der Körperteile.

Für diese dritte Möglichkeit sprechen Erkenntnisse von Vallar et al., die mit Hilfe von Neglektpatienten in mehreren Studien (1993, 1995, 1997) nachweisen konnten, dass die sensorischen Wahrnehmungsdefizite der Patienten nicht nur durch eine Funktionsstörung des primären somatosensorischen Kortex bedingt sind, sondern auch durch eine falsche Raumpräsentation höherer kortikaler Regionen beeinflusst wird. Die rechte Hemisphäre ist dabei, wie auch bei Messungen der Druckempfindlichkeit und der Zwei-Punkte-Diskrimination (Weinstein 1961 und 1968), die sensiblere und führende Gehirnhälfte (Dodds 1978, Galati et al. 2001) und zeigt bei Schädigungen demnach größere Ausfälle (Vallar et al. 1993). Auch Moscovitch und Behrmann zeigten 1994 speziell für taktile Reize, dass diese bei Neglektpatienten nicht in somatotopischen Koordinaten, sondern in höheren Kortextbereichen in einem räumlichen Bezugssystem geordnet sind.

Aber auf welcher kortikalen Ebene welche Art von Bezugssystem zur Repräsentation taktiler Reize verwendet wird, ist bisher noch weitgehend unklar. Eine gewisse Eingrenzung der in Frage kommenden kortikalen Areale, die zu dieser Prozessverarbeitung beitragen, konnten Galati et al. 2000 mit Hilfe fMRI Untersuchung vornehmen. Die Probanden erhielten 2 unterschiedliche Aufgaben. Die allozentrisch bezogene Aufgabe bestand darin abzuschätzen, ob

sich vertikale Striche eher auf der rechten oder linken Seite der Mitte einer horizontalen Linie befanden – eine objektzentrierte Aufgabe. In diesem Fall konnte vor allem eine unilateral, gesteigerte Aktivität des rechten superioren Parietallappens sowie des rechten Gyrus frontalis superior festgestellt werden. Bei der zweiten Aufgabe sollten die TeilnehmerInnen bewerten, ob der vertikale Strich rechts oder links Ihrer Körpermitte war. Hierbei zeigte sich eine bilaterale frontoparietale Aktivierung mit einer deutlich ausgedehnteren Aktivierung und Einbeziehung beider Gehirnhälften, so dass bei dieser Aufgabe vermutlich ein interhemisphärischer Informationsaustausch stattfindet.

Um den sensorischen Input kontextbezogen zu verarbeiten, müssen die multimodalen Impulse in den verschiedenen Koordinatensystemen auf eine gemeinsame Basis gebracht werden (Andersen 1997). In welcher Form die Reizpositionen auf welcher Stufe der Verarbeitung im Gehirn repräsentiert sind, ist weitgehend unbekannt und soll durch die vorliegende Untersuchung präzisiert werden. Wie bereits in der Einführung erwähnt, gibt es unterschiedliche Methoden um die Verarbeitung im somatosensorischen System zu erforschen. Einerseits stehen wie in den oben genannten Studien bildgebende Verfahren zur Verfügung. Andererseits kann auch mit Hilfe psychophysischer Wahrnehmungsexperimente, bei denen Reize appliziert und die Reaktionen der Probanden anschließend ausgewertet werden, eine Aufklärung des Verarbeitungsprozesses stattfinden. Als Ansatz für die vorliegende psychophysische Untersuchung dient das sogenannte Misslokalisationsphänomen, das im Folgenden näher erläutert wird.

1.4. Taktile Schwellenreize

„Die kleinste Reizintensität, die bei einer bestimmten Reizkonfiguration gerade noch eine Empfindung hervorruft, wurde als Reizschwelle oder Absolutschwelle bezeichnet.“ (Schmidt, Lang 2007)

Wie in Kapitel 1.2.2. erwähnt, sind das Wahrnehmen und die Lokalisation taktiler Impulse zwei Funktionen des somatosensorischen Kortex. Ein Stimulus

kann zur Kenntnis genommen werden, ohne dass er jedoch korrekt lokalisiert wird (Kitazawa 2002, Harris et al. 2004 und 2006), so dass die subjektive Wahrnehmungsschwelle geringer ist, als die Reizschwelle zur exakten Ortsbestimmung. Harris et al. 2004 zeigte, dass diese Eigenschaften nicht wie zuvor angenommen unabhängig voneinander sind, sondern vielmehr in der hierarchischen Organisation des somatosensorischen Systems aufeinander folgend verarbeitet werden. Welche Auswirkungen diese abgestufte Verarbeitung auf Reize mit sehr geringer Reizintensität und auf deren somatotope Organisation hat, zeigen die im Folgenden erläuterten Studien, die die grundlegenden Ansätze für die vorliegende Untersuchung lieferten.

1.4.1. Misslokalisierungen

Die Fähigkeit taktile Reize korrekt zu lokalisieren, ist vielfach untersucht und schon früh als mangelhaft befunden worden (Elithorn et al. 1952). Die Schwierigkeit liegt darin, dass mit abnehmender Reizintensität die Stimuli kaum noch wahrgenommen werden, folglich die Fehlerrate steigt, bis schließlich nur noch reines Raten möglich ist. Die Lokalisation taktiler Reize ist eine komplexe Aufgabe, die die Aufmerksamkeit aller Sinnesmodalitäten (Halnan und Wright 1960) und die Einbeziehung und Verknüpfung mehrerer kortikaler Zentren erfordert.

Es konnte nachgewiesen werden, dass sich die einzelnen Finger in ihrer Sensibilität unterscheiden und demnach über fingerspezifische Wahrnehmungsschwellen verfügen. Für den Daumen (d1) wurde die höchste Fehlerrate bei der Lokalisation schwelennaher Impulse registriert, auch für den kleinen Finger (d5) zeigten sich im Vergleich zum Zeige-, Mittel- und Ringfinger (d2, d3, d4) vermehrt Fehlentscheidungen (Braun et al. 1999, Schweizer et al. 2000). Ähnliche Ergebnisse konnten Hansson und Brismar 1999 mit Hilfe einer fMRI-Studie darstellen. Dabei zeigte sich eine signifikant höhere Aktivität im Bereich d2/d3 als im Areal von d4/d5.

In Studien des Instituts für Medizinische Psychologie in Tübingen wurde festgestellt, dass es bei der Wahrnehmung von intensitätsschwachen Reizen zu Misslokalisationen kommt, die in einem systematischen, nicht zufälligen Verteilungsprofil auftreten (Braun et al. 1999, Schweizer et al. 2000 und 2001, Braun et al. 2004). Als Misslokalisation bezeichnet man das Phänomen, dass Stimuli nahe der Wahrnehmungsschwelle nicht am entsprechenden Applikationsort lokalisiert, sondern an einer anderen Stelle empfunden werden. Schon Sieg und Williams 1986 haben gezeigt, dass eine ungenauere Lokalisierung vornehmlich bei schwachen und kurzen Reizen und weniger bei starken und langandauernden Reizen erfolgt. Das heißt, je schwächer ein Reiz ist, desto ungenauer ist die Lokalisation.

Die in den Experimenten ermittelten Misslokalisationen wurden in erster Linie am ersten benachbarten Finger wahrgenommen, das heißt bei einer Stimulation von d1 an d2, bei Reizung von d2 an d1 oder d3, von d3 an d2 oder d4, von d4 an d3 oder d5 und bei Reizung von d5 an d4.

Tabelle 1: Schema der Misslokalisationen

Stimulation	Misslokalisationen				
	d1	d2	d3	d4	d5
d1		1. Nachbar			
d2	1. Nachbar		1. Nachbar		
d3		1. Nachbar		1. Nachbar	
d4			1. Nachbar		1. Nachbar
d5				1. Nachbar	

Würden die Fehllokalisationen die Folge von Raten sein, so sollte sich bei Reizung eines Fingers die gleiche Anzahl an Misslokalisationen für alle anderen Finger ergeben. Das dargestellte Verteilungsmuster zeigt jedoch, dass die fehllokalisierten Stimuli nicht gleichmäßig über alle Finger verteilt sind, sondern bevorzugt an den Nachbarfingern lokalisiert werden. Dies lässt annehmen, dass die Probanden Zugang zu Informationen über den Stimulationsort besitzen, die

noch einer gewissen somatotopischen Ordnung folgen, jedoch mit geringerer räumlicher Auflösung.

Die wesentlichen Grundlagen, die im nächsten Kapitel ausgeführt werden, schafften weitere Studien von Schweizer und Braun, die Versuche zur Beeinflussung des Misslokalisationsprofils durchführten,

1.4.2. Beeinflussung des Misslokalisationsprofils

Im aktuellen Experiment soll das Misslokalisationsprofil in Zusammenhang mit äußeren Einflussfaktoren untersucht werden. Wie oben bereits erwähnt, ist die Lokalisation taktiler Reize eine komplexe Aufgabe, die die Aufmerksamkeit vieler unterschiedlicher Modalitäten erfordert. Taktile Reize können an verschiedenen Körperstellen in unterschiedlichen Körperpositionen in Relation zum dreidimensionalen Raum wahrgenommen werden, so dass die Reizverarbeitung mit Integration propriozeptiver Informationen erfolgt. Unterstützt wird diese Behauptung durch die Erkenntnisse einer zweiten Studie von Schweizer et al. 2001. Es konnte gezeigt werden, dass sich die Misslokalisationsprofile von Fingern mit gleicher Nachbarkombination, wie beispielsweise der Daumen und der kleine Finger oder der Zeige- und der Ringfinger, ähneln. Die Lage und Position der einzelnen Finger und damit auch die propriozeptiven Impulse stellen somit einen wichtigen Faktor bei der Zuordnung von taktilen Reizen dar.

Als weiteren Einflussfaktor untersuchten Braun et al. 2004 inwiefern sich eine beidseitige Stimulation auf den Verarbeitungsprozess auswirkt. Das Vorhandensein von interhemisphärischen Verbindungen zum Informationsaustausch bei bimanuellen Aufgaben wird auf Grund vieler Untersuchungen vermutet (Schnitzler et al. 1995, Hansson et al. 1999, Harris et al. 2001). Durch die Präsentation von intensitätsschwachen Reizen, Schwellenreizen, an der einen Hand und intensitätsstarken Reizen, Störreizen, auf der anderen Seite analysierten Braun et al. den Einfluss einer bilateralen Stimulation. Störreize sind Stimuli, die mit Intensitäten weit über der

Wahrnehmungsschwelle präsentiert werden, so dass diese von den Probanden in jedem Fall verspürt und richtig lokalisiert werden. In dem Experiment von Braun et al. erfolgte eine kontralaterale Störreizpräsentation vor der ipsilateralen Schwellenreizapplikation mit einem Zeitabstand von 200 ms oder 500 ms.

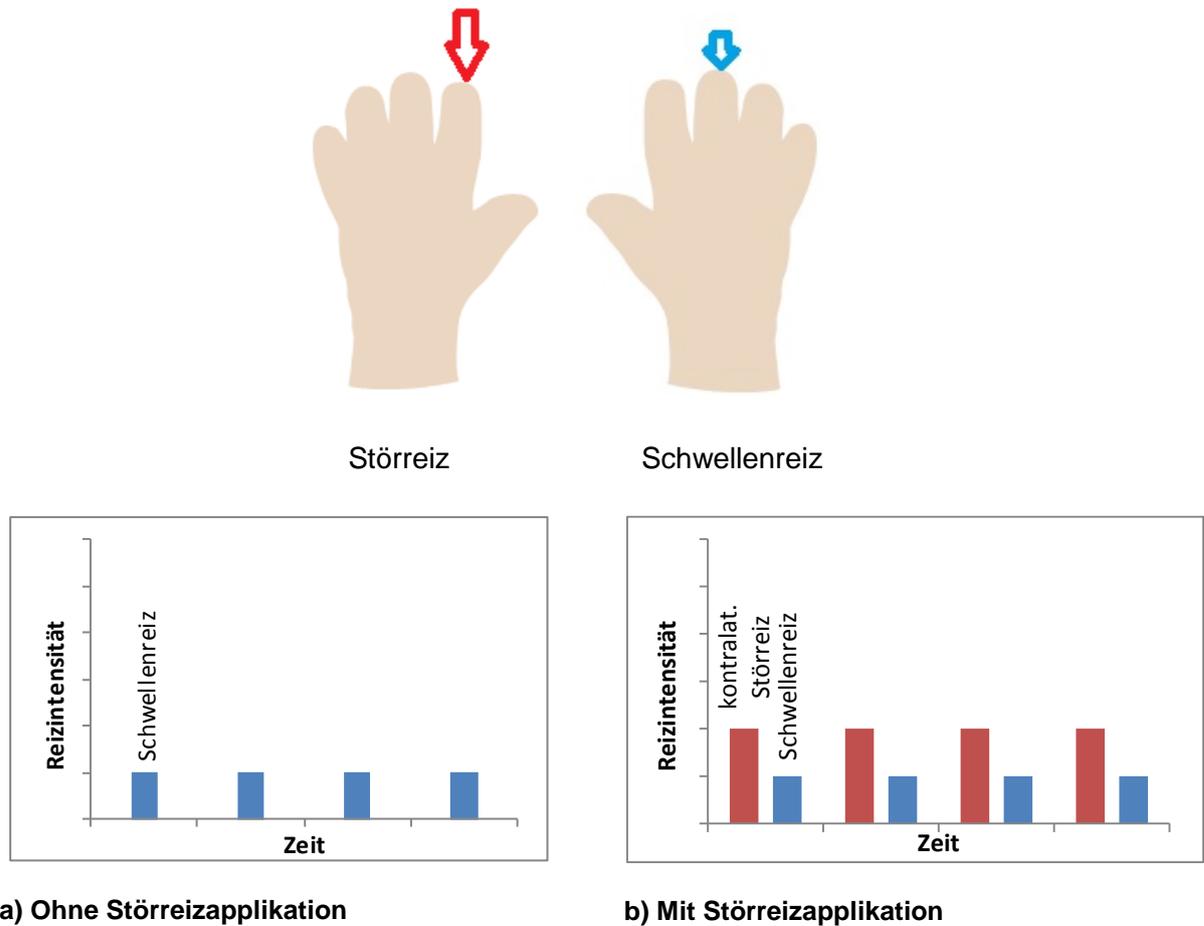


Abbildung 7: Experimentaufbau zur Applikation von Schwellenreizen an der rechten und Störreizen an der linken Hand

Infolge dieser starken, kontralateralen Reize veränderte sich das Verteilungsmuster der ipsilateralen Misslokalisationen mit Verschiebung des Profils in Richtung des Reizortes, der zur kontralateralen überschwelligigen Stimulation homolog ist. Wobei die Verschiebung des Misslokalisationsprofils bei einem Zeitintervall von 500 ms weniger signifikant war, als bei einer zeitlichen Differenz von 200 ms. Zudem zeigte sich ein deutlicherer Effekt bei

Störreizen, die am Daumen präsentiert wurden. Im Gegensatz zu Störreizen am kleinen Finger, die nur zu einer bevorzugten Tendenz der Nennung des Ringfingers und nicht des kleinen Fingers führten. Man kann also sagen, dass je weiter die Finger voneinander entfernt waren, desto geringer war die Verschiebung des Misslokalisationsprofils.

Die Studien von Schweizer et al. und Braun et al. zeigten, dass es mit Hilfe von intensitätsschwachen Reizen und dem entsprechenden Misslokalisationsprofil möglich ist Informationen über den Verarbeitungsprozess des somatosensorischen Systems zu gewinnen. Ferner demonstrierten Braun et al. 2004, dass durch zusätzliche Störreizpräsentation die Interaktion der beiden somatosensorischen Kortizes erforscht werden kann. Beides mache ich mir in vorliegender Untersuchung zu Nutze, bei der zwei Teilexperimente, zum einen mit paralleler und zum anderen mit überkreuzter Handposition, durchgeführt werden, um den Einfluss propriozeptiver Impulse auf die Verarbeitung von taktilen Reizen zu ermitteln. In der aktuellen Untersuchung werden links die Störreize am Zeige- und kleinen Finger (d2 und d5) und mit einem Zeitabstand von 200 ms rechts die Schwellenreize appliziert. In beiden Versuchsteilen wird es Trials mit und ohne Störreize geben, so dass für jeden Probanden eine individuelle Kontrollbedingung existiert. Die Ergebnisse der vorangegangenen Studien von Braun und Schweizer et al. sollten sich für die jeweiligen Stimulationsbedingungen bestätigen. Das bedeutet, dass bei paralleler Handstellung und ohne gleichzeitige Störreizpräsentation, die Misslokalisierungen bevorzugt dem ersten benachbarten Finger zugeordnet werden sollten. Bei zusätzlicher Darbietung von den Störreizen in paralleler Position sollte sich die bekannte Verzerrung des Misslokalisationsprofils ergeben. Für das zweite Teilexperiment stellt sich die Frage welche Veränderungen in Folge der überkreuzten Handposition erwartet werden. Ohne Störreizpräsentation ist das Misslokalisationsprofil vor allem somatotop gegliedert, dies ist für die Transformation in 3D-Weltkoordinaten irrelevant, so dass sich kein Effekt durch das Handüberkreuzen zeigen sollte. Bei gleichzeitiger Applikation von Störreizen ergibt sich die Frage, ob der Effekt der Störreize tatsächlich von der räumlichen Entfernung der Finger abhängig ist.

Wenn ja, dann sollte sich bei der überkreuzten Position eine deutlichere Verschiebung für die Störreize am kleinen Finger (d5) ergeben. Dies würde dann auf einen Einfluss des räumlichen Abstandes und somit der propriozeptiven Impulse bei der Verarbeitung taktiler Reize hindeuten. Unterscheidet sich das Verteilungsmuster der Fehllokalisationen nicht von dem in paralleler Handhaltung, findet die Transformation von taktilen Reizen in ein raumzentriertes Koordinatensystem vermutlich auf einer anderen Ebene als die Entstehung des Misslokalisationsphänomens statt. Sind diese beiden Prozesse dementsprechend unabhängig voneinander in zwei verschiedenen Kortexarealen repräsentiert, so ergibt sich die Vermutung, dass Misslokalisationen auf einer frühen Stufe der Verarbeitung im somatosensorischen System entstehen, auf der noch keine Integration propriozeptiver Impulse stattfindet.

Für den Ansatz der durchgeführten Experimente gibt es einige weitere Studien, die bereits wichtige Resultate zur Einflussnahme einer veränderten Handposition auf die taktile Reizwahrnehmung darstellen konnten und im nächsten Kapitel erläutert werden.

1.5. Auswirkungen eines Positionswechsel

Schon Aristoteles bemerkte, dass das Überkreuzen zweier Finger zu ungewöhnlichen Phänomenen führte (McKeon, 1941). Mit seiner „Aristoteleschen Illusion“ beschrieb er eine Sinnestäuschung, die bei gekreuzten Fingern auftrat. Berührten die gekreuzten Fingerspitzen ein Gegenstand, meinten die Menschen zwei Objekte zu fühlen, eine sogenannte „taktile Diplopie“ (Shore et al. 2002). Zudem konnten die Probanden die präsentierten Gegenstände nicht korrekt lokalisieren. Dieses Phänomen wurde in ähnlichen Studien nachgestellt (Benedetti 1985 und 1988). Die Teilnehmer waren sich der untypischen Haltung bewusst und konnten die Position ihrer Finger korrekt ermitteln, trotzdem nahmen sie den präsentierten Stimulus an einem falschen Punkt wahr.

Henri demonstrierte ein zweites Beispiel für frühe Untersuchungen mit ungewöhnlichen Handpositionen. Die ungewohnte Haltung, für die im Allgemeinen keine Wahrnehmungserfahrung besteht, wird folgendermaßen eingenommen: man überkreuzt die Arme, schließt die Hände mit nach unten zeigenden Daumen, führt die Hände in Richtung Körper und rotiert sie um die Arme. In dieser Stellung sollten die Versuchspersonen den Finger bewegen, auf den der Versuchsleiter zeigte. Die Mehrheit bewegte stattdessen den spiegelbildlichen Finger (Shore et al. 2002).

Es wurde schon von einigen Effekten, die bei atypischen, für den Alltag unüblichen Handstellungen auftreten, berichtet. Die Prozessverarbeitung, die jedoch dahinter steht, konnte bisher noch nicht eindeutig geklärt werden.

1.5.1. Die relative Position der Hände

Vor allem Untersuchungen von Patienten mit einseitigen Hirnläsionen und dadurch bedingten Symptomen konnten Aufschlüsse über die räumliche Repräsentation sensorischer Signale geben. Wird ein einzelner Reiz kontralateral zu der Hirnläsion appliziert, kann dieser problemlos wahrgenommen werden. Werden gleichzeitig kontralateral und ipsilateral der Läsion zwei identische Stimuli präsentiert, tritt das Phänomen der Auslöschung auf und der kontraläsionale Reiz bleibt unbemerkt (Smania et al. 1995). Diesen Vorgang machen sich einige Studien zu Nutze. Patienten mit Hirnläsionen, bei denen in normaler Handposition kontraläsionalen Reize ausgelöscht wurden, konnten die Stimuli in überkreuzter Stellung erstaunlicherweise wahrnehmen. (Smania et al. 1995, Aglioti et al. 1999) Ob die Hände auf der rechten oder linken Seite oder direkt über die Körpermittellinie gekreuzt waren, hatte keinen Einfluss auf die Reizdetektion. Dementsprechend kann man sagen, dass vor allem die relative Position der Hände zueinander eine Rolle für die Reizdetektion spielte.

Gestützt wird dieses Erkenntnis von Studien, die Versuche über den Einfluss der Handhaltung auf die Reaktionszeit durchführten. Es zeigte sich dabei eine

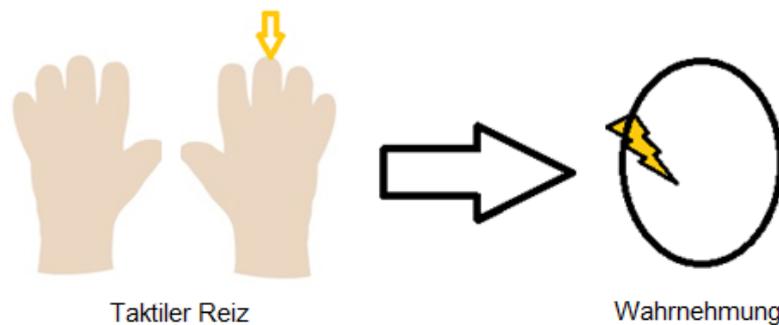
deutliche Zunahme der Reaktionszeit bei überkreuzten Händen. Kreuzten die Hände nur die Mittellinie und nicht einander wurde kein Effekt nachgewiesen (Aglioti et al. 1999, Nicoletti et al. 1984, Nicoletti et al. 1982). Weiterführende Studien untersuchten den Einfluss der räumlichen Entfernung, wobei der Abstand der Hände sowohl in normaler, als auch in gekreuzter Haltung variiert wurde. Es konnte dabei in gekreuzter Position eine Wechselwirkung zwischen der Distanz und der zeitlichen Zunahme mit einem Maximum bei einem Abstand von 6 cm ermittelt werden konnte (Worringham und Kerr 2000).

Folglich kann man sagen, dass der Effekt nicht an die Körpermittellinie gebunden ist, sondern aufgrund einer nicht korrespondierenden Stellung der Hände, das heißt die rechte Hand auf der linken Seite der linken Hand und umgekehrt, auftritt. Die eingenommene, überkreuzte Position weist eine räumliche Diskrepanz zwischen der anatomischen Körperseite, auf der die Hand eigentlich agiert, und der momentan okkupierten, konträren Seite, die nicht zum gewöhnlichen Arbeitsfeld gehört, auf. Welche Auswirkungen dies haben kann, wird in den folgenden Abschnitten ausgeführt.

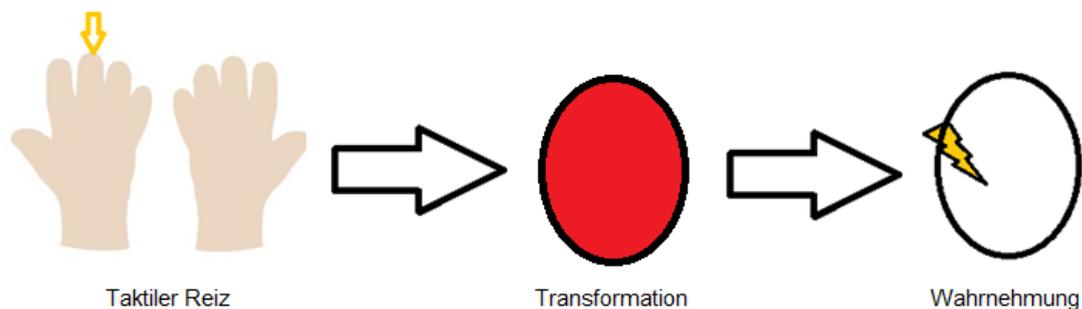
1.5.2. Verlängerung der Reaktionszeit

Wie bereits oben angemerkt führte eine gekreuzte Handposition bei den Versuchen von Nicoletti et al. (1984) zu einer deutlichen Verlängerung der Reaktionszeit. Einerseits kann dies aufgrund der ungewohnten und vielleicht unbequemen Haltung auftreten. Andererseits kann die zunehmende Reaktionszeit auch durch einen komplexeren Verarbeitungsprozess aufgrund der neuen Position der Hände, die von der normalen, parallelen Haltung abweicht, zu Stande kommen. Die Hypothese des positionsbedingten Effektes konnten Nicoletti et al. widerlegen, so dass vermutet wird, dass in einer gekreuzten Handstellung die kortikale, somatotopische Repräsentation mit der externen Ordnung nicht übereinstimmt und auf Kortexebene erst eine Umwandlung in ein gemeinsames Bezugssystem erfolgen muss. Diese Transformation läuft vermutlich in Regionen des parietalen Kortex in einem

Zeitraum von 60 - 360 ms (Azañón et al. 2008) und nimmt mehr Zeit in Anspruch, als die normale Reizwahrnehmung in paralleler Handposition, bei der keine Angleichung von Bezugssystemen nötig ist, so dass die Konsequenz eine verlangsamte Reaktionsgeschwindigkeit ist.



a) Parallele Handposition



b) Überkreuzte Handposition

Abbildung 8: Vermuteter Ablauf der Reizwahrnehmung

Geffen et al. (1996, 2000) vermuten, dass je weiter die Hände voneinander entfernt sind, desto mehr Zeit nimmt die transkallosale Übermittlung in Anspruch. Dies wiederum bestätigt die Erkenntnisse des vorigen Abschnitts, dass die räumliche Entfernung und Position der einzelnen Finger zueinander einen deutlichen Einfluss auf die Wahrnehmung taktiler Reize hat.

Ob bei einer gekreuzten Position die Kortexrepräsentation der Hände, wie sie der bewußten Wahrnehmung zugänglich ist, weiterhin in einem somatotopischen Bezugssystem, wie in SI, erfolgt, oder ob diese Anordnung im Verlauf des Verarbeitungsprozesses verloren geht und die Repräsentation in

einem allozentrischen Koordinatensystem mit Bezug auf die räumliche Anordnung stattfindet, ist bisher unbekannt. Die obigen Resultate deuten darauf hin, dass es im Falle einer überkreuzten Handposition auf Grund der abweichenden räumlichen Verhältnisse vermutlich zu einem komplexen Verarbeitungsablauf mit Integration propriozeptiver, visueller und taktiler Informationen kommt, der mehr Zeit in Anspruch nimmt, als in gewohnter, paralleler Handhaltung. Wenn eine derartige Transformation mit Berücksichtigung propriozeptiver Impulse und räumlicher Zusammenhänge stattfindet, sollte sich in der aktuellen Untersuchung bei der gekreuzten Handposition ein verändertes Misslokalisationsprofil mit einem deutlicheren Störreizeffekt für d5 zeigen.

1.5.3. Verminderung des Diskriminationsvermögens

Ausschlaggebend für die vorliegende Studie waren vor allen Dingen Untersuchungen, die ein erheblich reduziertes Diskriminationsvermögen von zwei schnell aufeinanderfolgenden Reizen bei überkreuzten Armen feststellten (Yamamoto et al. 2001a, Shore et al. 2002, Craig 2003, Wada et al. 2004, Röder et al. 2004, Craig et al. 2006). Taktile Reizabfolgen können von unserem Gehirn in anatomischer Position noch bis zu einem Zeitintervall von etwa 30 ms aufgelöst werden (Pöppel et al. 1997, Shore et al. 2002). Wurden die Hände gekreuzt, zeigte sich in vielen Experimenten eine deutliche Vergrößerung dieses Zeitintervalls. Die Wahrnehmung eines Stimulus und dessen eindeutige Zuordnung zu den Händen stellten für die Probanden, gleichgültig in welcher Haltung der Versuch durchgeführt wurde, grundsätzlich kein Problem dar. Für die überkreuzte Stellung zeigte sich jedoch eine Verlängerung der Reaktionszeit von 80 ms (Yamamoto et al. 2001a). Im Gegensatz dazu zeigte sich in Studien, in denen die Probanden nur ein gleichzeitiges Auftreten von Reizen einschätzen sollten, kein signifikanter Effekt nach einer Positionsänderung (Geffen et al. 1996 und 2000, Holmes et al. 2006). Dies spricht dafür, dass man zwischen verschiedenen Aufgabenstellungen, die zwei

unterschiedliche kortikale Verarbeitungsprozesse ansprechen, unterscheiden muss. Zum einen erfolgt nur die Beurteilung der Simultanität von Signalen und zum anderen muss die Reizabfolge exakt erkannt werden.

In den im Folgenden näher beschriebenen Arbeiten stellt sich eine signifikante Vergrößerung des Zeitintervalls für die verschiedenen Positionen heraus, bis die Probanden die Signale differenziert beurteilen konnten. Die Versuche wurden meist mit statischen Stimulationen durchgeführt, hätten aber ebenso mit sich über die Fingerspitzen bewegendem Impulsen gestaltet werden können (Craig und Busey 2003). Bei Yamamoto et al. erreichten die TeilnehmerInnen bei ungekreuzter Handhaltung 80% Korrektheit bei einem zeitlichen Abstand von 70 ms, dieser vergrößerte sich auf 293 ms in gekreuzter Stellung. Bei Shore et al. war es den Probanden in normaler Position bei nur 34 ms zeitlichen Unterschiedes möglich die Abfolge der beiden präsentierten Reize richtig zu ermitteln, wohingegen sich das Intervall nach der Positionsänderung auf 124 ms erweiterte. Der signifikante Effekt der zunehmenden Zeitdifferenz in Abhängigkeit von der Handhaltung wurde in zahlreichen weiteren Studien nachgewiesen (Craig 2003, Wada et al. 2004, Röder et al. 2004, Craig et al. 2006). Als Nebeneffekt wurde bei allen Untersuchungen eine langsamere Reaktionsgeschwindigkeit bei überkreuzten Armen berichtet, wie in Kapitel 1.5.2. bereits ausgeführt.

Durch einige Variationen der Aufgabenstellung versuchten Yamamoto et al. verschiedene Einflussfaktoren auszuschließen. Jedoch führte weder ein verlängerter Antwortzeitraum, noch eine veränderte Antwortmethode, noch die Vermeidung von Hautkontakt zu einem weniger deutlichen Effekt. Ein Wechsel der Sinnesmodalität von taktilen auf visuelle Reize zeigte bei Shore et al. ein verbessertes Diskriminationsvermögen, obgleich dies bei Yamamoto et al. nicht der Fall war. Entscheidend war auch die Modifikation der Handstellung bei Yamamoto et al.. Erst beim Überkreuzen der Arme ließ sich eine signifikante Auswirkung auf die Leistung der Probanden feststellen. Waren die Hände zwar auf der jeweils kontralateralen Körperseite, aber nicht in einer gekreuzten Haltung, zeigte sich kein Einfluss auf die Diskriminationsfähigkeit. Dies bestätigt die Ergebnisse von Nicoletti et al. 1982, Nicoletti et al. 1984, Aglioti et al. 1999

(siehe Kapitel 1.5.1.) und unterstreicht somit die Behauptung, dass vor allem die räumliche Anordnung der Finger und Hände zueinander Auswirkungen auf die taktile Reizwahrnehmung hat.

Für eine verminderte Diskriminationsleistung bei überkreuzten Händen kann es viele mögliche Gründe geben. Dadurch, dass sich durch die Veränderung der Position die raumzentrierten Koordinaten der Hände und Finger ändern, ist ein Konflikt zwischen der eigentlichen Repräsentation von taktilen Reizen in einem somatotopischen Koordinatensystem in SI gegenüber der Organisation in einem umgebungsfokussierten Rahmen in höher gelegenen kortikalen Regionen möglich (Eimer et al. 2001, Zampini et al. 2005). Um diese Diskrepanz im Verarbeitungsprozess zu überwinden, müssen die Informationen in ein gemeinsames Bezugssystem transformiert werden. Dies beansprucht mehr Zeit bei überkreuzten Händen, so dass der zweite eintreffende Reiz aufgrund der in dem Moment stattfindenden Transformation nicht wahrgenommen werden kann (Yamamoto et al. 2001, Azañón et al. 2008). Ebenfalls ist eine Irritation durch die bilaterale Aktivierung des somatosensorischen Systems (siehe Kapitel 1.2.2.) und den Informationsaustausch über die interhemisphärischen Faserverbindungen möglich. Beide Kortizes erhalten Informationen von beiden Händen jedoch in veränderter Position, so dass bei der Integration multimodaler Impulse Konflikte entstehen, die für das verringerte Diskriminationsvermögen verantwortlich sein könnten. Ob eine veränderte Handposition und eine bilaterale Stimulation die Wahrnehmung von intensitätsschwachen Reizen beeinflussen und was dies für den Verarbeitungsprozess taktiler Reize bedeutet, soll mit Hilfe dieser Arbeit präzisiert werden.

1.5.4. Diskriminationsleistung mit Stöcken

Weitere entscheidende Erkenntnisse über die Integration von propriozeptiven und taktilen Reizen, die mit zur Idee der vorliegenden Studie beitrugen, lieferten Yamamoto et al. 2001b und 2005. Sie führten einige Versuchsreihen zur

Diskriminationsleistung mit gerade (2001b) und L-förmigen (2005) Stöcken durch. Die Reize wurden an den Enden der Stöcke appliziert. Im Falle der geraden Stöcke gab es 4 mögliche Stellungen: Hände und Stöcke parallel (1), nur Stöcke gekreuzt (2), nur Arme überkreuzt (3) oder Stöcke und Hände gekreuzt (4). Die Urteilskraft der Probanden ließ besonders in den Positionen 2 und 3 nach. Demgegenüber zeigte sich in der komplexesten Haltung der Vieren, mit überkreuzten Händen und Stöcken, kein signifikanter Effekt. Dies impliziert die Hypothese, dass das Diskriminationsvermögen von der Position des Stockendes gegenüber der den Stock haltenden Hand abhängig ist. Befanden sich beide ipsilateral auf der anatomisch festgelegten Körperseite des Armes, wie bei den Stellungen 1 und 4 der Fall war, war es den Probanden möglich die Reizsequenzen mit relativ kurzen Zeitintervallen korrekt zu analysieren. Die Vermutung wurde in der zweiten Versuchsreihe mit Hilfe der L-förmigen Stöcke bestätigt. Die verminderte Diskriminationsleistung trat unabhängig von der Anzahl der Kreuzungen zwischen Armen und Stöcken auf, sofern das Stockende auf der kontralateralen Körperseite zu der haltenden Hand lokalisiert war (Yamamoto et al. 2005). Yamamoto et al. wiesen mit den erläuternden Experimenten einen ausgeprägten Einfluss der Position im Raum auf die Wahrnehmung taktiler Stimuli nach. Die Repräsentation von Signalen in raumzentrierten und körperzentrierten Koordinaten scheint vor allem wenn diese nicht übereinstimmen bei der Verarbeitung und Integration große Auswirkungen zu haben und ruft so bei der Wahrnehmung der präsentierten Reize deutliche Irritationen hervor. Inwiefern eine Positionsänderung zu einer Verschiebung des Misslokalisationsprofils und einer Veränderung des Störreizeffektes führt, wird in der aktuellen Studie untersucht. Die Analyse der psychophysischen Wahrnehmungsexperimente soll dann Hinweise auf die kortikale Präsentation und den Verarbeitungsprozess taktiler Reize im somatosensorischen Kortex liefern. Die in der Arbeit untersuchten Fragestellung und die Hypothesen werden im Folgenden dargelegt.

1.6. Fragestellung und Hypothesen

Die obigen Ausführungen und erläuterten Erkenntnisse der verschiedensten Arbeiten lieferten wichtige Ansätze zur Planung und Durchführung dieser Studie. Es ergibt sich für die vorliegende Studie folgende Fragestellung:

Welche Auswirkungen hat eine Änderung der allozentrischen Koordinaten auf das Verteilungsmuster von fehllokalisierten, schwelennahen Reizen und welche Rückschlüsse lassen sich aus dem ermittelten Profil auf die Verarbeitungsebene ziehen?

Die aktuelle Arbeit besteht aus zwei psychophysischen Wahrnehmungsexperimenten, mit Hilfe derer Erkenntnisse über die Integration propriozeptiver Impulse bei der Verarbeitung taktiler Reize gewonnen werden sollen. Sowie zur Aufklärung der kortikale Präsentation und Generierung von Misslokalisationen beitragen soll.

Wie in 1.4.1. erläutert, zeigte sich, dass taktile, intensitätsschwache Stimulationen ein bestimmtes Verteilungsmuster, das nicht auf zufälliges Raten zurückzuführen ist, aufweisen und besonders an benachbarten Fingern lokalisiert werden. Die Präsentation von vorgeschalteten, kontralateralen Reizen weit über der Wahrnehmungsschwelle, sogenannten Störreizen, beeinflusste das Misslokalisationsprofil und führte zu einer entsprechenden Verschiebung.

Dies bildet die Grundlage für den ersten Teil des Versuches, das Kontrollexperiment. Hier sollen existierende Befunde repliziert und der Ansatz der Misslokalisation aufgrund von Störreizen validiert werden. Es werden an der linken Hand an d2 und d5 überschwellige Störreize appliziert. An der rechten Hand werden die schwelennahen Stimuli an d2, d3, d4 und d5 präsentiert. Sowohl in die Darbietung der Störreize, als auch der Schwellenreize, werden Leerreize eingestreut, die die Kontrollbedingung, mit der das Verteilungsmuster verglichen wird, darstellt. Die Aufgabe für die Probanden besteht darin, die

Störreize zu ignorieren und zu versuchen die Schwellenreize korrekt zu lokalisieren.

Die Hypothese für das Kontrollexperiment lautet:

Wird an der linken Hand kein vorausgehender Störreiz appliziert, werden die intensitätsschwachen Reize an der rechten Hand vor allem dem Nachbarfinger des stimulierten Fingers zugeordnet.

Die Präsentation kontralateraler Störreize an d2 der linken Hand führt zu einer Zunahme ipsilateral, fehllokalisierter Reize an d2 der rechten Hand und erwirkt somit eine Verschiebung des Misslokalisationsprofils.

Für die Störreizdarbeitung an d5 der linken Hand sollte sich eine Profilverchiebung in Richtung des kleinen Fingers zeigen.

Sensorische Impulse können in verschiedenen Bezugssystemen dargestellt werden. Für SI ist bereits nachgewiesen, dass es sich um eine somatotope, körperzentrierte Ordnung handelt. Inwiefern sich diese Organisation im Verlauf des Verarbeitungs- und Integrationsprozesses in den höheren kortikalen Regionen verändert, ist noch unklar. Eine Modifikation des körperumgebenden Raumes durch verschiedene Handhaltungen beeinflusst, wie in 1.5. beschrieben, einige kortikale Leistungen.

Auch im zweiten Teil der Studie, dem Hauptexperiment, werden an der linken Hand überschwellige Stimuli an d2 und d5 und an der rechten Hand Schwellenreize an d2, d3, d4 und d5 dargeboten. Auch hier stellt die Einstreuung von Leerreizen die Kontrollbedingung dar. Die Hände befinden sich bei dieser Untersuchung in gekreuzter Position, so dass die linke Hand auf der rechten Körperseite und die rechte Hand auf der linken Körperseite lokalisiert ist. Zusätzlich verändern sich die räumlichen Entfernungen zwischen den jeweiligen kontralateral liegenden Fingern. Durch diese Modifikation des Versuchsaufbaus kommt es zu einer Änderung der externen Ordnung und damit der allozentrischen Koordinaten. Es werden dabei zwei Hypothesen getestet. Die erste Hypothese nimmt an, dass Misslokalisierungseffekte auf einer höheren, kortikalen Ebene mit Integration in ein raumzentriertes Bezugssystem

entstehen. Die zweite Hypothese hingegen geht davon aus, dass eine grundsätzliche somatotopische Ordnung auch bei der Repräsentation von Fehllokalisationen bestehen bleibt.

Erste Hypothese:

Bei der gekreuzten Handstellung im Hauptexperiment kommt es mitunter zu einer Veränderung der räumlichen Abstände zwischen den entsprechenden Fingern beider Hände. Bei Vernachlässigung des Daumens nimmt die Entfernung zwischen den beiden Zeigefingern und den Mittelfingern zu. Im Gegensatz dazu verringert sich die Distanz zwischen den kleinen Fingern und den zwei Ringfingern. Wäre die Repräsentation von Misslokalisationen an ein allozentrisches Koordinatensystem geknüpft, sollte die modifizierte Handhaltung Auswirkungen auf das Verteilungsmuster und den Störreizeffekt haben.

Daraus ergeben sich folgende Vermutungen für das Hauptexperiment: Durch die Zunahme der räumlichen Entfernung zwischen den Zeigefingern kommt es zu einer Abnahme des Störreizeffektes mit einer geringeren Anzahl von Misslokalisationen an d2 rechts. Demgegenüber sollte sich durch die abnehmende Distanz zwischen den kleinen Fingern eine Zunahme des Störreizeffektes mit mehr Misslokalisationen an d5 der rechten Hand.

Bestätigt sich diese Hypothese, kann man annehmen, dass die Generierung des Misslokalisationsphänomens vor allem auf einer kortikalen Ebene erfolgt, die Reizwahrnehmungen in einem raumzentrierten Bezugssystem verarbeitet. Dies könnte beispielsweise auf Höhe des Assoziationskortex, im Parietallappen, der Fall sein.

Zweite Hypothese:

Verschiebt sich das Misslokalisationsprofil im Hauptexperiment im Vergleich zum Kontrollexperiment trotz veränderter Hand- und

Fingerposition nicht und ergibt sich kein veränderter Störreizeffekt bestätigt sich die alternative Hypothese. Dabei ist Reizwahrnehmung sowie die Entstehung von Misslokalisationen unabhängig von der Integration propriozeptiver Impulse, also der Transformation in 3D-Weltkoordinaten. In diesem Fall entstehen Misslokalisationsphänomene vermutlich auf einer Ebene des Kortex mit einer gewissen somatotopen Organisation und nicht auf einer Ebene, die Reize in einem raumzentrierten Bezugssystem repräsentiert. Eine Möglichkeit dafür könnte der primäre oder sekundäre somatosensorische Kortex sein.

2 Material und Methoden

2.1. Versuchspersonen

An der Studie zur Wahrnehmung taktiler Schwellenreize bei Koordinatenänderung nahmen 20 Probanden, 9 Männer und 11 Frauen, teil. Die Versuchspersonen waren zwischen 19 – 37 Jahre alt. Das Durchschnittsalter und die Standardabweichung betragen $23 \pm 4,2$ Jahre. Alle TeilnehmerInnen waren Rechtshänder. Dies wurde mit Hilfe des Edinburgh-Fragebogens (Oldfield 1971) ermittelt. Für verschiedene manuelle Tätigkeiten, wie beispielsweise das Schreiben, Werfen eines Gegenstandes oder die Benutzung eines Löffels, wird die bevorzugt verwendete Hand erfragt. Die Versuchspersonen konnten zwischen 5 Antwortkategorien, nur rechts, eher rechts, beide Hände, eher links und nur links, wählen.

Zu den Ausschlusskriterien der Studie zählten neurologische Erkrankungen (Zustand nach Apoplex, Multiple Sklerose), sowie psychiatrische Störungen. Ebenso wurden Probanden mit einem diagnostizierten Diabetes mellitus ausgeschlossen.

Die Personen nahmen alle freiwillig an der Studie teil. Vor Beginn des experimentellen Teils der Untersuchung erfolgte eine detaillierte schriftliche und mündliche Aufklärung der Probanden über den Versuchsablauf und die Aufgabenstellung, so dass bestehende Fragen geklärt werden konnten. Es wurde eindeutig darauf hingewiesen, dass der Versuch jederzeit gemäß der Helsinki-Vereinbarung ohne Nachteil für die TeilnehmerInnen abgebrochen werden kann. Danach erklärten die Probanden schriftlich ihr Einverständnis zur Studienteilnahme. Als Aufwandsentschädigung für ihr Mitwirken erhielten die Versuchspersonen pauschal 20 Euro.

Die lokale Ethik-Kommission der Medizinischen Fakultät Tübingen prüfte das Studienprotokoll und genehmigte die Durchführung.

2.2. Versuchsaufbau

2.2.1. Technischer Apparat

Zur Applikation taktiler Reize an den einzelnen Fingern verwendeten wir piezoelektrische Stimulatoren. Die Stimulatoren bestanden aus Brailleschrift-Elementen wie sie bei Computertastaturen für Blinde verwendet werden. Die metec AG Stuttgart entwickelte die Braillemodule, die durch Aneinanderreihung zu Braille-Zeilen zusammengefügt werden können und damit Blinden die Nutzung eines Computers ermöglichen. Die Elemente bestehen aus acht Stiften, die parallel zueinander in einer 2 x 4 Matrix angeordnet sind. Der Stiftabstand misst 2,45 mm und die Tastkraft der Pins beträgt 17 cN (www.metec-ag.de). Jeder Stift kann über einen Piezokristall unabhängig von den anderen betätigt werden. Bei den Braille-Tastaturen werden die Stäbchen entweder gar nicht oder komplett ausgefahren. Kombinationen von aktivierten Stäbchen ergeben die Braille Buchstaben.

Für das im Rahmen dieser Arbeit durchgeführte Experiment wurden die Stimulatoren umgebaut und auf Brettern als Stimulationseinheit montiert. Auf dem Brett für die rechte Hand waren vier piezoelektrische Stimulatoren befestigt, die taktile Reize an Zeige-, Mittel-, Ring- und kleinen Finger (d2-d5) der rechten Hand applizierten. Bei diesen 4 Reizgebern wurden außer einem Stift - in der Matrix jeweils das Zweite in der rechten Spalte - alle entfernt. Der verbliebene Stift konnte bis zu maximal 1 mm ausgefahren werden und diente dazu, intensitätsschwache Stimuli zu präsentieren.

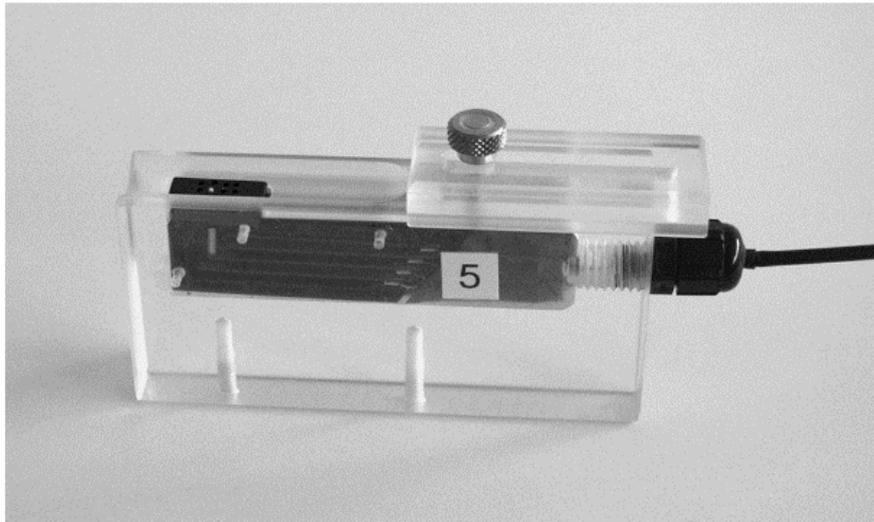


Abbildung 9: Piezoelektrischer Stimulator zur Applikation der Schwellenreize an der rechten Hand

Für den Zeige- und kleinen Finger der linken Hand wurden zwei Stimulatoren auf einem Brett montiert. Es wurden bei diesen Stimulatoren nur 4 der 8 Stifte verwendet, die in einer 2 x 2 Matrix in der Mitte der Auflagefläche angeordnet waren. Durch die Verwendung mehrerer Stifte ließ sich ein eindeutig wahrnehmbarer taktiler Stimulus generieren, der im Folgenden als Störreiz bezeichnet wird.



Abbildung 10: Piezoelektrischer Stimulator zur Applikation der Störreize an der linken Hand

2.2.2. Aufbau

Das Experiment war auf einem Tisch aufgebaut, an dem sich die Versuchsperson und der Versuchsleiter gegenüber saßen. Vor dem Probanden waren die Bretter mit den Stimulationseinheiten, die über ein Steuergerät Verbindung zum Computer des Versuchsleiters hatten, sowie ein Computer zur Rückmeldung über die Richtigkeit der gegebenen Antworten angeordnet. Die TeilnehmerInnen wurden dazu aufgefordert die Lokalisation des dargebotenen Reizes zu bestimmen und verbal zu äußern. Im Falle, dass die Versuchspersonen das Gefühl hatten, keinen Reiz wahrzunehmen, sollten sie den Reizort einfach raten (forced decision). Der Computerbildschirm zeigte eine Hand, an der der stimulierte und richtig identifizierte Finger grün blinkte. Stimmt die Antwort nicht mit dem applizierten Reiz überein, leuchtete der eigentlich stimulierte Finger rot auf. Das Feedback war dazu gedacht, die Motivation der Probanden, den richtigen Reizort zu ermitteln, zu erhöhen.

Die Reizlokalisationen wurden durch Nummern kodiert. Es ergaben sich die folgenden Antwortmöglichkeiten:

1 für „der Reiz wurde am Zeigefinger (d2) appliziert“, 2 für den Mittelfinger (d3), 3 für den Ringfinger (d4) und 4 für den kleinen Finger (d5).

Um den Probanden das Antworten zu erleichtern, wurden mit den Zahlen beschriftete Klebestreifen auf den piezoelektrischen Stimulatoren befestigt.

Als Versuchsleiterin nahm ich die Antworten der Probanden entgegen und gab diese in den Computer ein. Das installierte Computerprogramm zur Aufnahme der Antworten überprüfte, wie viele Reize bisher präsentiert und wie viele Stimuli an welchem Finger sowohl falsch, als auch richtig lokalisiert worden sind und speicherte dies in Tabellenform (siehe Tabelle 2). Der fälschlicherweise genannte Reizort wurde in Abhängigkeit des Nachbarschaftsgrades zum eigentlich stimulierten Finger gespeichert. Das heißt also, es erfolgte bereits eine Sortierung ob dem 1., 2. oder 3. Nachbarfinger der Reiz falsch zugeordnet wurde. Dies ist in der Tabelle als „Anzahl falsch 1-3“ bezeichnet. In der Matrix

wurde auch die Höhe der Reizschwelle, mit der die intensitätsschwachen Reize präsentiert wurden, angezeigt.

Tabelle 2: Matrix zur Erfassung der Antworten der Probanden auf dem Computer des Versuchsleiters

Störreiz / Finger	- / d2	- / d3	- / d4	- / d5	d2 / d2	d2 / d3	d2 / d4	d2 / d5	d5 / d2	d5 / d3	d5 / d4	d5 / d5
Schwelle												
% richtig												
Anzahl richtig												
Anzahl falsch 1												
Anzahl falsch 2												
Anzahl falsch 3												

Anhand dieser Informationen ermittelte das Programm nach jedem Trial zufällig den nächsten Reizort und über das Steuergerät wurde der entsprechende Stimulator aktiviert.

Der Versuch wurde automatisch beendet, sobald 5000 Trials erreicht oder für jeden stimulierten Finger mindestens 24 richtige und 8 falsche Lokalisationen an den nicht stimulierten Fingern registriert waren.

2.3. Versuchsablauf

Eine Sitzung der Untersuchung bestand aus drei Teilen: der Einführung, dem Kontrollexperiment in paralleler Position und der Experimentalbedingung mit überkreuzten Armen. Mit Einweisung und Aufklärung dauerte der Versuch etwa 2 ½ Stunden.

2.3.1. Einführung

Die Versuchspersonen wurden zu Beginn mündlich, sowie schriftlich mittels eines Informationsblatts über den Experimentaufbau und –ablauf aufgeklärt. Ihnen wurde die Aufgabenstellung detailliert erläutert und sie wurden darauf hingewiesen, dass die Studienteilnahme freiwillig ist und die Sitzung jederzeit ohne für sie entstehende Nachteile abgebrochen werden kann.

Ebenso wurde der Proband aufgefordert bei Ermüdung Pausen beliebiger Länge einzulegen. Die Ausschlusskriterien wurden überprüft und die Probanden versicherten alle, sich gesund und zur Versuchsteilnahme im Stande zu fühlen. Danach füllten die TeilnehmerInnen den Edinburgh Händigkeitstest aus. Bestanden keine weiteren Fragen wurde ihnen die schriftliche Einverständniserklärung zum Ausfüllen vorgelegt.

Als nächstes setzte sich der Proband an den Tisch und die Position der Stimulatoren wurde der Handgröße der Versuchsperson angepasst. Mit Hilfe von Führungsschlitzen in den Brettern und Anschläge für die Finger konnten die Stimulationselemente verschoben werden und individuell auf die Größe der Hand und die Länge der Finger der einzelnen TeilnehmerInnen eingestellt werden. Die Anpassung wurde so vorgenommen, dass die piezoelektrischen Stimulatoren den Zeige-, Mittel-, Ring- und den kleinen Finger der rechten Hand und den Zeige- und kleinen Finger der linken Hand optimal reizen konnten. Um eine bequeme Lagerung der Hand zu gewährleisten wurden die Arme der Probanden mit Kissen unterlegt, sowie zum Schutz vor Auskühlung und zur Geräuschkämpfung mit einer Decke zugedeckt. Dabei wurde darauf geachtet, die Klebestreifen mit den Antwortmöglichkeiten auf den Stimulatoren nicht zu verdecken.

Um der Beeinflussung der Ergebnisse durch Ermüdung und damit einhergehenden Konzentrationsschwierigkeiten vorzubeugen und um Zeiteffekte in Bezug auf die Reihenfolge der Versuchsbedingungen zu kontrollieren, begannen 9 Personen mit überkreuzten Armen, also dem Hauptexperiment. Die restlichen Teilnehmer starteten in paralleler Position mit dem Kontrollexperiment.

Nach der Adjustierung der Stimulatoren wurde der Versuchsperson die Antwortmöglichkeiten erklärt. Sie wurde gebeten bei keiner oder bei einer unsicheren Reizwahrnehmung den Stimulationsort zu raten. Nach Positionierung des Computerbildschirms im Sichtfeld der Versuchsperson, erläuterte ich ihr die Feedbackanzeige. Hatte der Proband keine weiteren Fragen, setzte ich ihm einen Kopfhörer auf, über den ein dauerhaftes Rauschen präsentiert wurde, um die bei den Stimulationen entstehenden Geräusche zu maskieren. Die Einführung dauerte etwa eine halbe Stunde.

2.3.2. Kontrollexperiment

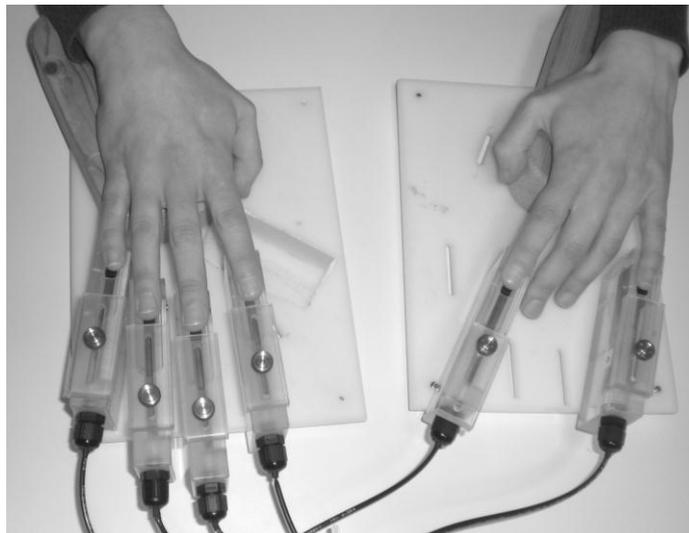


Abbildung 11: Handposition für das Kontrollexperiment mit Präsentation der Schwellenreize an d2, d3, d4 und d5 der rechten Hand und Störreizapplikation an d2 und d5 der linken Hand

Die Dauer des Kontrollexperimentes war mit 1 Stunde veranschlagt. Bei diesem Versuch soll dargestellt werden, wie sich die Fehllokalisationen von intensitätsschwachen Reizen bei gleichzeitiger Präsentation eines kontralateralen Störreizes auf die einzelnen Finger verteilen.

An der rechten Hand wurden Reize nahe der Wahrnehmungsschwelle dargeboten. Die Wahrnehmungsschwelle oder auch Absolutschwelle ist dabei die Reizintensität bei der man gerade noch bemerkt, ob ein Stimulus appliziert

wurde oder nicht. Zur korrekten Lokalisation eines Reizes bedarf es jedoch einer höheren Intensität (Harris et al. 2004). Während des Experiments wurde die Reizintensität in Abhängigkeit von der Antwort der Versuchsperson automatisch vom Computerprogramm nach oben oder nach unten korrigiert und so an die Lokalisationsschwelle adaptiert. Die Applikation der schwelennahen Reize begann mit einer Intensität von 50%. Bei richtiger Reizlokalisierung wurde die Reizintensität verringert bis eine Fehllokalisierung eintrat. Danach erhöhte das Programm die Intensität wieder, bis der Proband den Reizort korrekt benennen konnte. Diese Variation gewährleistete ausreichend Fehllokalisierungen. Die Präsentation der überschwelligen Störreize an der linken Hand erfolgte mit einer Intensität von 100%, so dass diese Stimulationen auf jeden Fall wahrgenommen wurden.

Im Versuchsverlauf wurden auch Leerreize präsentiert, bei denen es zu keiner Aktivierung der Stäbchen kam. Die Leerreize wurden sowohl in die Darbietung der Stör-, als auch der Schwellenreize eingestreut. Diese Reize dienten dazu, systematische Antwortmuster der Probanden zu identifizieren und die Auswirkungen auf das Misslokalisationsprofil herauszufinden. Für die Stimulationsbedingung, bei der kein Schwellenreiz und kein Störreiz appliziert wurde, sollte sich ein über alle Finger gleichmäßig verteiltes Antwortmuster ergeben. Dieses Lokalisationsprofil der Leerreize stellt die Kontrollbedingung dar, mit der sowohl das Misslokalisationsmuster bei Störreizpräsentation als auch die aufgezeichneten Profile des Kontroll- und Hauptexperimentes bei veränderter Handposition verglichen werden können.

Die Dauer eines Reizes, ob Stör- oder Schwellenreiz, war auf 50 ms festgelegt. Der zeitliche Abstand zwischen Präsentation des Störreizes und Applikation des schwelennahen Reizes betrug 200 ms. Das Intervall vom Stimulusende bis zum Zeitpunkt ab dem eine Antwort eingegeben werden konnte, dauerte 300 ms.

Die einzelnen Stimulationsbedingungen wurden in zufälliger Reihenfolge dargeboten, so dass zu Beginn des Experimentes die Wahrscheinlichkeit einen Reiz dargeboten zu bekommen für jeden Finger gleich war. Um für jeden Finger möglichst gleich viele Misslokalisierungen zu erhalten, änderte sich die

Wahrscheinlichkeit für einzelne Stimulationsbedingungen im Verlauf des Versuches in Abhängigkeit der Antworten des Probanden. Dies wurde folgendermaßen erreicht: Registrierte der Computer genügend Misslokalisierungen bei Reizung eines bestimmten Fingers, erfolgten an diesem Finger nur noch mit einer Wahrscheinlichkeit von 50% Stimulationen und die taktilen Reize wurden auf die anderen 3 Finger verteilt, für die noch keine ausreichende Zahl an Misslokalisierungen erreicht wurde.

Die Probanden konnten bei Konzentrationsproblemen oder Ermüdungserscheinungen jederzeit eine Pause einlegen.

Die Messung wurde entweder automatisch vom Computer beendet, wenn 5000 Trials erreicht oder 24 richtige und je 8 falsche Lokalisationen aufgezeichnet waren, oder der Versuchsleiter beendete die Sitzung. Dies war der Fall, wenn die reine Versuchszeit bereits mehr als 1,5 Stunde betrug und der Proband Konzentrationschwierigkeiten zeigte.

2.3.3. Hauptexperiment

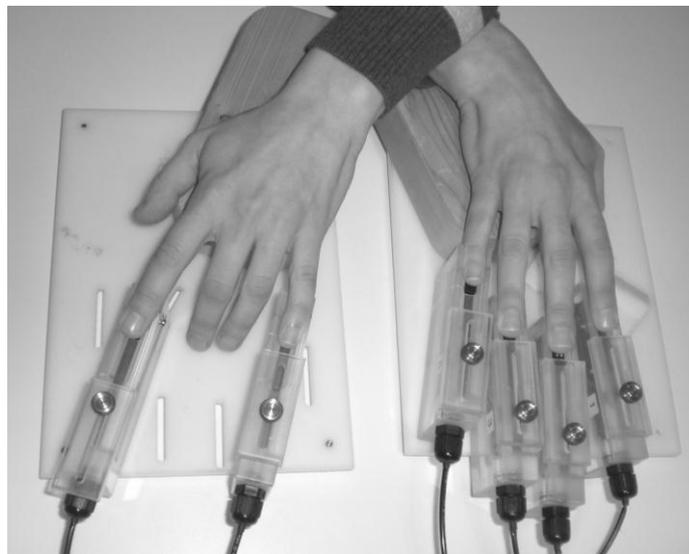


Abbildung 12: Handposition für das Hauptexperiment mit Präsentation der Schwellenreize an d2, d3, d4 und d5 der rechten Hand und Störreizapplikation an d2 und d5 der linken Hand

Auch das Hauptexperiment dauerte 1 Stunde. Dieser Teil der Studie soll Auswirkungen der geänderten Handposition auf das Antwortmuster der Probanden und das Misslokalisationsprofil bei der Präsentation von Schwellenreizen darstellen.

Die Bretter mit den befestigten Stimulationseinheiten wurden vertauscht und es erfolgte eine erneute Anpassung an die individuellen Handgrößen und Fingerlängen der Probanden. Am Ablauf der Messung veränderte sich nichts. Es wurden an der rechten Hand intensitätsschwache Reize und an der linken Hand überschwellige Störreize präsentiert. Ebenfalls wurden Leerreize eingestreut. Wie oben bereits ausführlich erläutert, erfolgten die Anpassung der Reizintensitäten und die Variation der Wahrscheinlichkeit für die einzelnen Stimulationsbedingungen im Experimentverlauf in Abhängigkeit der Antworten des jeweiligen Probanden.

Die Kriterien für das Beenden der Messung blieben die gleichen wie beim Kontrollexperiment.

2.4. Auswertung

Aus den aufgezeichneten Daten mussten die Gesamtanzahlen für richtige Lokalisationen und die jeweiligen Misslokalisierungen herausgefiltert werden. Die verschiedenen Stimulationsmöglichkeiten waren mit den Zahlen 1-15 codiert (siehe Tabelle 3).

Die unterschiedlichen Antwortmöglichkeiten wurden durch Ziffern von 100-154, 1xy, dargestellt (siehe Tabelle 4). Die 1 steht dafür, dass dies die Antwort des Probanden und nicht die Stimulationsbedingung ist. Die Variable x codiert dabei die fünf Antwortmöglichkeiten, „nicht gedrückt“ und „d2-d5“. Über die Variable y wird dann angegeben, ob die Antwort nun richtig oder falsch war. Und falls der genannte Finger nicht der stimulierte war, der wievielte Nachbar er zu dem eigentlich gereizten Finger ist.

Tabelle 3: Codierung der Stimulationsbedingungen

Bedingung im Protokoll	Störreiz	Schwellenreiz
1	-	d2
2	-	d3
3	-	d4
4	-	d5
5	d2	d2
6	d2	d3
7	d2	d4
8	d2	d5
9	d5	d2
10	d5	d3
11	d5	d4
12	d5	d5
13	-	-
14	d2	-
15	d5	-

Tabelle 4: Codierung der Antwortmöglichkeiten

X	
0	"Nicht gedrückt"
2	"d2"
3	"d3"
4	"d4"
5	"d5"

y	
0	"Richtig"
1	"Falsch-1.Nachbar"
2	"Falsch-2.Nachbar"
3	"Falsch-3.Nachbar"

Mithilfe dieser Codierungen war es möglich die erhobenen Daten für jeden Probanden in Microsoft Excel zu sortieren und in Anlehnung an Schweizer et. al 2000 und Braun et. al 2005 auszuwerten.

2.4.1. Normalisierung

Wie bereits oben erläutert, steuerte das Computerprogramm die Stimulationen zunächst zufällig und bei zunehmender Dauer des Experiments in Abhängigkeit der Antworten der Versuchsperson. Durch die zufällige Auswahl der Stimulationsbedingungen und die verschiedenen Abbruchkriterien, die zum

Beenden des Experiments führten, ergaben sich für die einzelnen Finger eine unterschiedliche Anzahl an Antworten, die im ersten Schritt der Auswertung normalisiert werden mussten um miteinander verglichen werden zu können.

Die Normalisierung wurde für jede Person so durchgeführt, dass die Gesamtanzahl der Fehllokalisationen für alle Bedingungen die gleiche war. Für eine Stimulation am Finger d , die an einem Finger i lokalisiert wurde, mit gleichzeitiger Störreizpräsentation m ergibt sich die normalisierte Anzahl an Misslokalisationen $\tilde{f}(d|i|m)$ unter Berücksichtigung der absoluten Zahl der Misslokalisationen $f(d|i|m)$ nach

$$\tilde{f}(d|i|m) = \frac{1}{12} \frac{f(d|i|m)F_{tot1}}{F(d|m)} \quad (1),$$

wobei $F(d|m) = \sum_{i \neq d, j=1}^4 f(d|i|m)$ die Summe der Fehllokalisationen für einen

Finger d bei der Störreizpräsentation m und $F_{tot1} = \sum_{m=1}^3 \sum_{d=1}^4 \sum_{i \neq d, j=1}^4 f(d|i|m)$ die

Summe aller Misslokalisationen über alle Finger bei jeder Störreizpräsentation ist.

Tabelle 5: Beispiel für die Normalisierung anhand einer Versuchsperson

$f(i k m)$ Stimulation			Antwort i					
			d2	d3	d4	d5	Summe	
M	no	d	d2		11	12	8	31
			d3	9		14	8	31
			d4	9	9		18	36
			d5	9	14	13		36
	d2	d	d2		13	11	8	32
			d3	27		14	2	43
			d4	22	16		7	45
			d5	15	12	9		36
	d5	d	d2		8	12	10	30
			d3	7		26	10	43
			d4	12	13		8	33
			d5	7	7	18		32
Summe							428	

$\tilde{f}(i k m)$			Antwort i					
			d2	d3	d4	d5	Summe	
m	no	d	d2		12,656	13,806	9,2043	35,66667
			d3	10,355		16,108	9,2043	35,66667
			d4	8,9167	8,9167		17,833	35,66667
			d5	8,9167	13,87	12,88		35,66667
	d2	d	d2		14,49	12,26	8,9167	35,66667
			d3	22,395		11,612	1,6589	35,66667
			d4	17,437	12,681		5,5481	35,66667
			d5	14,861	11,889	8,9167		35,66667
	d5	d	d2		9,5111	14,267	11,889	35,66667
			d3	5,8062		21,566	8,2946	35,66667
			d4	12,97	14,051		8,6465	35,66667
			d5	7,8021	7,8021	20,063		35,66667
Summe							428	

Die Normalisierung erfolgte im ersten Schritt getrennt für das Kontroll- und das Hauptexperiment. Um Vergleiche zwischen den beiden Positionen ziehen zu können, wurden die Werte der Misslokalisierungen der beiden Versuche im zweiten Schritt ebenfalls normalisiert. Die normalisierte Anzahl der Fehllokalisierungen $\tilde{f}(d | i | m | p)$ für eine Stimulation am Finger d , die dem Finger i zugeordnet wurde, mit der Störreizpräsentation m in der Handposition p berechnet sich durch Gewichtung der absoluten Zahl der Misslokalisierungen $f(d | i | m | p)$ nach

$$\tilde{f}(d | i | m | p) = \frac{1}{24} \frac{f(d | i | m | p) F_{tot2}}{F(d | m | p)} \quad (2),$$

wobei $F(d | m | p) = \sum_{i \neq d, j=1}^4 f(d | i | m | p)$ die Summe der Fehllokalisierungen für einen Finger d bei der Störreizpräsentation m in der Handposition p und

$$F_{tot2} = \sum_{p=1}^2 \sum_{m=1}^3 \sum_{d=1}^4 \sum_{i \neq d, j=1}^4 f(d | i | m | p)$$

die Summe aller Misslokalisierungen über alle Finger bei jeder Störreizpräsentation für beide Positionen ist.

Die so normalisierte Anzahl an Misslokalisationen $\tilde{f}(d | i | m | p)$ wurde dann für jeden Probanden und für jede Stimulationsbedingung in Abhängigkeit des stimulierten Finger aufsummiert. Die so ermittelten Misslokalisationsprofile wurde dann in eine Varianzanalyse (siehe Kapitel 2.4.2.) unter Berücksichtigung verschiedene Faktoren verglichen. Um den Einwand zu entkräften, dass der ermittelte Effekt Antworttendenzen der Probanden, die sich bereits ohne Störreizpräsentation ergaben, widerspiegeln könnte, erfolgte eine erneute Berechnung der Anzahl an Misslokalisationen für jeden Probanden. Dabei wurden diejenigen Misslokalisationen, die ohne eine Störreizpräsentation aufgezeichnet wurden, der sogenannte response Bias, jeweils von den anderen Stimulationsbedingungen abgezogen. Damit sollte der Effekt der Störreize übrig bleiben und es konnte zur Überprüfung der Ergebnisse mit den neuen Werten nochmals eine Varianzanalyse durchgeführt werden.

Bei den bisherigen Auswertungsschritten wurden in erster Linie Misslokalisationen berücksichtigt, denen eine tatsächliche Stimulation vorausging. In den Experimenten wurden jedoch auch Leerreize präsentiert, die als Kontrollbedingung fungierten. Die Probanden mussten die Reize trotzdem zuordnen, so dass Rateprofile mit Ratereizen entstanden. Um diese Informationen der Leerreizpräsentation auch verwerten zu können, erfolgte ebenfalls einen Normalisierung nach dem obigen Schema zuerst separat für jede Handposition, dann mit Berücksichtigung des Faktors der Handstellung.

Die normalisierte Anzahl der Ratereize $\tilde{x}(i | m)$ ergibt sich für den zugeordneten Finger i bei der Störreizpräsentation m unter Berücksichtigung der absoluten Anzahl der zugeordneten Ratereize $x(i | m)$

$$\tilde{x}(i | m) = \frac{1}{3} \frac{x(i | m) X_{totl}}{X(m)} \quad (3),$$

wobei $X(m) = \sum_{i=1}^4 x(i | m)$ die Summe aller zugeordneten Ratereize bei der

Störreizpräsentation m ist und $X_{totl} = \sum_{m=1}^3 \sum_{i=1}^4 x(i | m)$ die Summe aller Ratereize

für alle Störreizapplikationen.

Unter Berücksichtigung der Handposition berechnete sich die normalisierte Anzahl der zugeordneten Reize $\tilde{x}(i|m|p)$ für den Finger i bei der Störreizpräsentation m und der Handposition p unter Einrechnung der absoluten Anzahl der zugeordneten Reize $x(i|m|p)$ nach

$$\tilde{x}(i|m|p) = \frac{1}{6} \frac{x(i|m|p)X_{tot2}}{X(m|p)} \quad (4),$$

wobei $X(m|p) = \sum_{i=1}^4 x(i|m|p)$ die Summe aller zugeordneten Reize bei der

Störreizpräsentation m in der Handposition p ist und $X_{tot2} = \sum_{p=1}^2 \sum_{m=1}^3 \sum_{i=1}^4 x(i|m|p)$

die Summe aller Raterize bei jeder Störreizapplikationen für alle Handpositionen darstellt.

Wie oben, wurden auch diese Werte in einer Varianzanalyse, die zur Untersuchung verschiedener Einflussfaktoren diente und im Folgenden näher erläutert wird, untersucht.

2.4.2. Varianzanalyse

Nach Normalisierung der Daten für alle Versuchspersonen wurde eine Varianzanalyse (ANOVA) durchgeführt. Die Signifikanzgrenze lag bei $p = 5\%$. Zuerst erfolgte eine Analyse der Rateprofile, also der Antwortverteilung, die bei Präsentation von Leereizen, die als Kontrollbedingung fungierten, entsteht. Durch die Auswertung der Rateprofile soll ermittelt werden, ob die Verteilung der Antworten bei Raten gleich über alle Finger ist. Das heißt, dass die Probanden alle Finger in etwa gleich oft nennen, wenn kein Reiz appliziert wird oder ob sich bereits im Rateprofil gewisse systematische Antworttendenzen aufzeigen lassen. Außerdem wurde die Faktoren „STÖRREIZ“ und „POSITION“ untersucht. Für den Faktor „STÖRREIZ“ wurde geprüft, ob sich durch die Präsentation der Störreize an d2 oder d5 die vermutete Veränderung des Misslokalisationsprofils, mit bevorzugter Nennung von d2 und d5, ergibt. Es erfolgte deshalb ein Vergleich zur Bedingung ohne Störreizapplikation und eine

Analyse ob sich die Fingernennung durch die Störreizdarbietung signifikant verändert. Für den Faktor „POSITION“ wurden die Misslokalisationsprofile, die sich in paralleler und überkreuzter Position ergeben, miteinander verglichen und analysiert, ob sich eine signifikante Veränderung in der Nennung der einzelnen Finger zeigt. Das bedeutet es wurde untersucht, ob sich zum einen das Verteilungsmuster bereits ohne die Präsentation eines Störreizes ändert und zum anderen ob die Position Auswirkungen auf den Einfluss der Störreize hat. Diese Analyse der Rateprofile erlaubt es nachzuweisen, ob die ermittelten Effekten auf Grund einer bevorzugten Antworttendenz der Versuchspersonen zu Stande kommen oder ob tatsächlich eine Beeinflussung durch die Faktoren stattfindet.

Als nächstes erfolgte die statistische Auswertung der Misslokalisationsverteilungen, also der falsch zugeordneten Reize bei intensitätsschwachen Stimulationen, sowie eine Analyse verschiedener Einflussfaktoren auf diese. Dabei wurde als erstes eine Untersuchung der fehllokalisierten Reize im Hinblick auf die Nachbarschaftsbeziehungen durchgeführt. Dafür wurden die Misslokalisierungen jeweils für die ersten, zweiten und dritten Nachbarn über alle Teilnehmer aufsummiert. Die Tabelle 5 zeigt die Nachbarschaftsgrade.

Tabelle 6: Nachbarschaftsbeziehungen

			Antwort		
Stimulation		d2	d3	d4	d5
d2			1. Nachbar	2. Nachbar	3. Nachbar
d3		1. Nachbar		1. Nachbar	2. Nachbar
d4		2. Nachbar	1. Nachbar		1. Nachbar
d5		3. Nachbar	2. Nachbar	1. Nachbar	

Das Misslokalisationsprofil wurde mit dem Antwortmuster, das sich bei Applikation von Leerreizen, also dem Rateprofil, ergibt, verglichen um die Bevorzugung von Fingern je nach Nachbarschaftsgrad zu prüfen.

Im Weiteren erfolgte eine Analyse des Faktors „MISSLOKALISATION“, der die Verteilung der falsch zugeordneten Reize erfassen soll. Es gab dabei die vier Stufen Zeige-, Mittel-, Ring- und kleiner Finger. Äquivalent zur Auswertung der Rateprofile wurden auch die Misslokalisationsprofile mittels einer ANOVA auf den Einfluss der Faktoren „STÖRREIZ“ und „POSITION“ untersucht. Wie oben hatte der Faktor „STÖRREIZ“ die Stufen, kein Störreiz, Störreiz an d2 und Störreiz an d5 und durch die Varianzanalyse soll die Einflussnahme, die die Störreizpräsentation auf das Misslokalisationsprofil hat, dargestellt werden. Bei dem Faktor „POSITION“ wurde zwischen der parallelen und überkreuzten Handposition unterschieden. Der Vergleich der beiden Stellungen sollte zeigen, ob sich die veränderte Position auf die Verteilung der Fehllokalisationen auswirkt. Um die Effekte, die sich in der ANOVA darstellten, zu präzisieren und aufzuschlüsseln, wurden zusätzlich t-Tests durchgeführt.

3 Ergebnisse

Die vorliegende Studie soll den Einfluss propriozeptiver Informationen auf den Verarbeitungsprozess taktiler Reize ermitteln, sowie Hinweise auf die kortikale Verarbeitungsebene gewinnen, auf der taktile und propriozeptive Informationen verrechnet werden. Dafür wurden zwei psychophysische Wahrnehmungsexperimente, bei denen jeweils intensitätsschwache Reize an der rechten und Störreize an der linken Hand appliziert wurden, durchgeführt. In dem einen Versuch hielten die Probanden ihre beiden Hände parallel nebeneinander ausgerichtet. Im anderen Versuch hielten sie ihre Hände überkreuzt. Die Häufigkeiten mit der einzelne Finger fälschlicherweise als Reizort identifiziert wurden, wurden aufgezeichnet und mittels einer dreifaktoriellen ANOVA mit Messwiederholung statistisch analysiert. Der erste Faktor „MISSLOKALISATION“ mit den Stufen Zeige-, Mittel-, Ring- und kleiner Finger erfasst die Verteilung der falsch zugeordneten Reize zu den einzelnen Fingern. Der Faktor „STÖRREIZ“ mit den Stufen kein Störreiz, Störreiz am Zeigefinger und Störreiz am kleinen Finger beschreibt den Einfluss des Störreizes auf das Misslokalisationsprofil. Der Faktor „POSITION“ mit den Stufen parallel und gekreuzt erfasst die Handhaltung. In den Analysen, in denen die Häufigkeiten von Fehllokalisationen zu einzelnen Fingern in Abhängigkeit des Nachbarschaftsgrades zum stimulierten Finger untersucht wurden, wurde der Faktor „NACHBARSCHAFT“ mit den Stufen erster, zweiter und dritter Nachbar eingeführt.

Die Tabellen 7 und 8 zeigen die mittlere Gesamtanzahl der präsentierten Reize in den beiden Versuchsreihen pro Proband, sowie die davon falsch lokalisierten Stimulationen. Im Mittel ordneten die Probanden im 1. Experiment 108 Reize und im 2. Experiment 111 Reize pro Störreizbedingung falsch zu. Diese wurden dann wie im Kapitel 2.4. beschrieben ausgewertet.

Tabelle 7: Anzahl der präsentierten Reize und Anzahl der Misslokalisationen im Kontrollexperiment

	Störreize		
	Ohne (no)	d2	d5
Reize gesamt (Mittelwert ± Standardabweichung)	237,35 ± 76,22	249 ± 80,79	243,15 ± 78,44
Misslokalisationen (Mittelwert ± Standardabweichung)	108,05 ± 37,88	106,9 ± 38,79	109,4 ± 40,18
Fehlerrate	45,52%	42,93%	44,99%
Leerreize	22,05 ± 9,45	19,25 ± 9,01	21,25 ± 9,56

Tabelle 8: Anzahl der präsentierten Reize und Anzahl der Misslokalisationen im Hauptexperiment

	Störreize		
	Ohne (no)	d2	d5
Reize gesamt (Mittelwert ± Standardabweichung)	249,65 ± 71,64	251,25 ± 76,34	241,4 ± 74,88
Misslokalisationen (Mittelwert ± Standardabweichung)	116,75 ± 36,12	111,1 ± 36,11	107,35 ± 36,83
Fehlerrate	46,77%	44,22%	44,47%
Leerreize	22,45 ± 9,64	21,7 ± 7,59	22,9 ± 8,23

3.1. Rateprofil

Für die Analyse der Rateprofile erfolgte die Auswertung der Antworten, die bei einer Leerreizpräsentation gegeben wurden. Die Rateprofile sollen als Kontrollbedingung darstellen, ob die Probanden bei bloßem Raten, also dann, wenn kein Reiz appliziert wird, alle Finger in etwa gleich oft nennen, oder ob

sich bereits im Rateprofil gewisse systematische Antworttendenzen mit Bevorzugung bestimmter Finger aufzeigen lassen.

Für das absolute Rateprofil, ohne Stör- und Schwellenreizpräsentation, verteilen sich die Antworten relativ gleichmäßig auf alle Finger, mit Ausnahme des kleinen Fingers, der die geringste Anzahl an Zuordnungen erhält. Es fällt eine Tendenz mit favorisierter Nennung des Zeige-, Mittel- und Ringfingers auf, damit ergibt sich für die Antworten der Probanden eine bevorzugte Zuordnung zu den mittleren Fingern (siehe Abbildung 13, prime „no“).

Bei der Analyse des Rateprofils unter dem Einfluss des zuvor applizierten Störreizes der durch den Faktor „STÖRREIZ“ mit den Stufen kein Störreiz, Störreiz an d2 oder an d5 beschrieben wird, verschiebt sich das absolute Rateprofil bei vorausgehender Störreizpräsentation, im Vergleich zum Profil ohne vorherigen Störreiz, signifikant ($F=11,966$, $p<0,0001$, siehe Abbildung 13). Das heißt, obwohl den Probanden an der rechten Hand kein Reiz appliziert wurde, verschiebt sich das Ratemuster durch die Störreizdarbietung, und die Antworten der Versuchspersonen werden dadurch beeinflusst. Besonders bei einem Störreiz an d2 kommt es zu einer zunehmenden Nennung von d2. Wird der Störreiz an d5 präsentiert, nehmen die Antworten für d5 zwar zu, jedoch fällt auf, dass trotzdem d2 als scheinbarer Reizort am häufigsten benannt wird.

Das Rateprofil wurde weiterhin hinsichtlich des Einflussfaktors „POSITION“ analysiert, wobei ein Vergleich der Verteilung der Fehllokalisationen zwischen den Stufen paralleler und überkreuzter Handhaltung erfolgte (siehe Abbildung 14). Es konnte dabei keine signifikante Interaktion zwischen der veränderten Handstellung und einer Verschiebung des Antwortmusters ausgemacht werden ($F=0,328$, $p=0,8053$), so dass die Position keinen Einfluss auf das Rateprofil der Probanden hat.

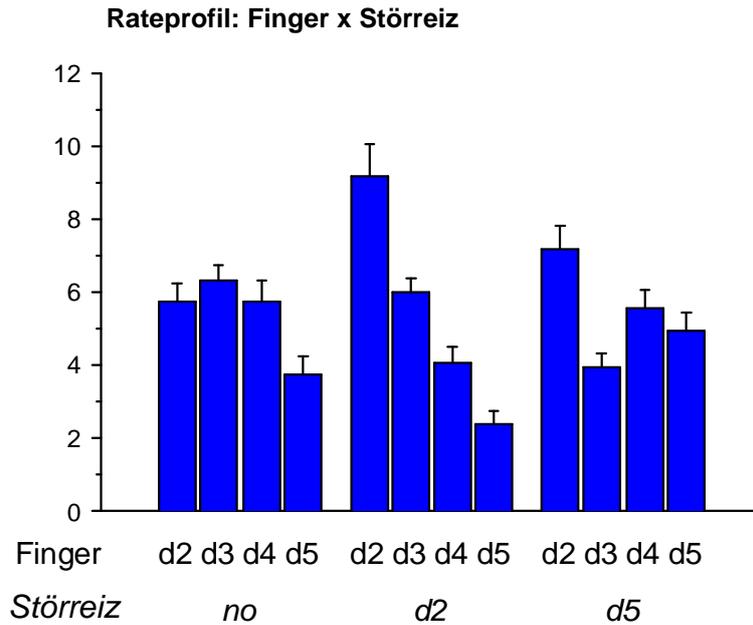


Abbildung 13: Verteilung der Antworten bei Leerreizapplikation für die Bedingungen „no“ (ohne Störreizpräsentation), „d2“ (Störreize am Zeigefinger) und „d5“ (Störreize am kleinen Finger), ± Standardfehler

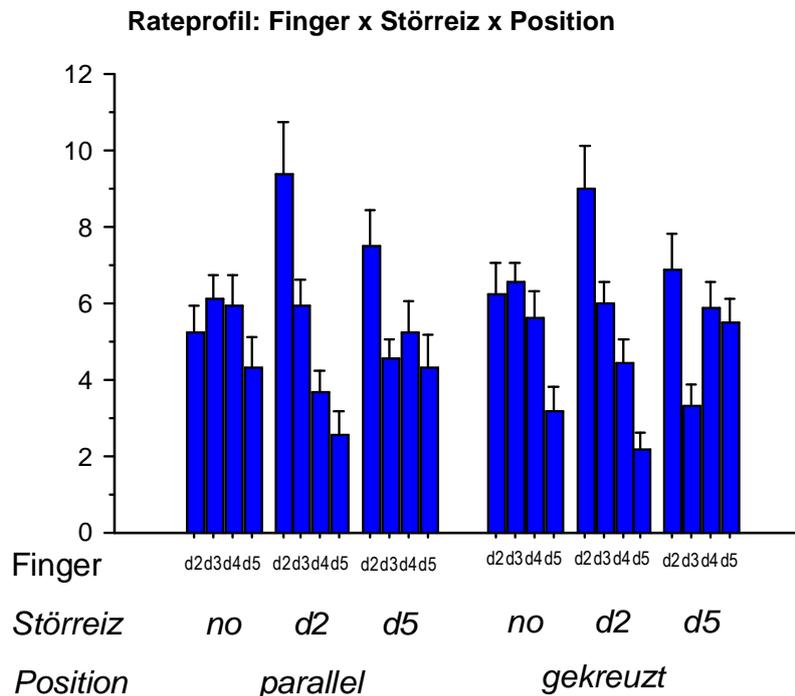


Abbildung 14: Verteilung der Antworten bei Leerreizapplikation an den Fingern d2-d5 für die Störreizbedingungen „Störreiz“ (no, d2 und d5) und für die Positionsbedingungen „Position“ (parallele und gekreuzte Position), ± Standardfehler

3.2. Misslokalisationsprofil

3.2.1. Nachbarschaftsgrade

Bereits in vorherigen Studien konnte gezeigt werden, dass bei der Wahrnehmung und Lokalisation von intensitätsschwachen Reizen ein Antwortmuster mit Bevorzugung des ersten benachbarten Fingers zum stimulierten Finger entsteht. Um diesen Effekt zeigen zu können, wurde ein Vergleich zwischen dem Verteilungsmuster der Misslokalisierungen und dem Rateprofil durchgeführt. Es wurden nur die Stimulationsbedingungen eingeschlossen, denen kein Störreiz vorausging, um einen Effekt des Störreizes zu vermeiden. Das Misslokalisationsprofil wurde dabei in Abhängigkeit des Nachbarschaftsgrades zwischen dem stimulierten und genannten Finger analysiert. Im vorliegenden Experiment gibt es sechs erste Nachbarn, vier zweite Nachbarn und zwei dritte Nachbarn. Bei der Annahme einer gleich verteilten Auswahlwahrscheinlichkeit, was bei bloßem Raten der Fall ist, wird der erste Nachbar eineinhalb Mal so häufig genannt wie der zweite Nachbar.

Die statistische Auswertung mit Hilfe der ANOVA zeigte einen signifikanten Unterschied zwischen der Nennung der Nachbarfingern mit deutlicher Bevorzugung des ersten Nachbarfingers ($F=168,224$, $p<0,0001$). Die Resultate stehen im Einklang mit Ergebnissen vorausgegangener Arbeiten. Wichtig ist auch, dass ein signifikanter Effekt beim Vergleich der beiden Bedingungen des Misslokalisations- mit dem Rateprofil dargestellt wurde ($F=3,56$, $p=0,0383$, siehe Abbildung 15). Der erste benachbarte Finger wird folglich bei einer vorausgehenden intensitätsschwachen Stimulation häufiger genannt, als beim bloßen Raten des Reizortes. Dementsprechend werden der zweite und dritte Nachbarfinger als vermuteter Ort bei der Präsentation von Schwellenreizen weniger oft angegeben.

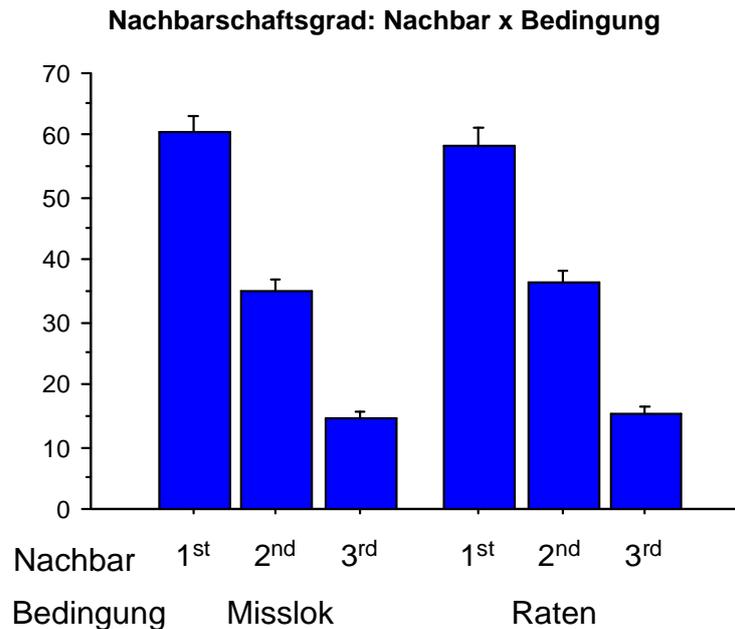


Abbildung 15: Nachbarschaftsgrade der Finger, denen ein Reiz zugeordnet wurde, für die Bedingungen „Mislok“ (Misslokalisationen bei Präsentation intensitätsschwacher Reize) und „Raten“ (Antworten bei Leerreizapplikation), \pm Standardfehler

3.2.2. Einflussfaktoren auf das Misslokalisationsprofil

Zur Untersuchung des Einflusses der drei verschiedenen Störreizbedingungen (kein Störreiz, Störreiz an d2 und an d5) und der zwei Positionsbedingungen (parallel und gekreuzt) auf die taktile Misslokalisationsverteilung wurden die jeweilige Anzahl an Misslokalisationen über alle Probanden aufsummiert und anschließend statistisch ausgewertet. Für die statistische Analyse wurden die Faktoren „MISSLOKALISATION“, „STÖRREIZ“ und „POSITION“ definiert, um deren Einfluss auf das Verteilungsmuster der Misslokalisationen und somit die Einwirkung propriozeptiver Informationen zu erfassen.

Zuerst wurde mit Hilfe einer ANOVA überprüft, wie die Anzahl der Misslokalisationen ohne vorherige Störreizpräsentation verteilt ist. Der Faktor „MISSLOKALISATION“ beschreibt somit, ob sich die Misslokalisationen bei Präsentation eines Schwellenreizes an einem Finger gleichmäßig auf die anderen drei Finger verteilen oder aber von einer Gleichverteilung abweichen. Die beobachteten Häufigkeiten von Fehllokalisationen auf einzelne Finger

waren nicht gleich verteilt, was mit den Ergebnissen des vorangegangenen Kapitels übereinstimmt. Es wurde signifikant häufiger ein bestimmter Finger, der erste Nachbarfinger (siehe Kapitel 3.2.1.), genannt ($F=3,720$, $p=0,0163$).

Die Frage ist, ob bereits hier der Faktor „POSITION“ mit den beiden Stufen parallele und gekreuzte Handhaltung das Verteilungsmuster der Fehllokalisationen beeinflusst, ohne dass jedoch ein vorheriger Störreiz präsentiert wird. Das heißt also, dass die Reize nicht mehr bevorzugt dem ersten Nachbarfinger zugeordnet werden. Wie bereits in Kapitel 3.1. dargestellt, hatte der Faktor „POSITION“ auf das Rateprofil, also ohne dass intensitätsschwache Reize präsentiert wurden, keinen Einfluss. Für die Stimulation mit schwelennahen Reizintensitäten an der rechten Hand sollte sich ohne Störreizpräsentation an der linken Hand ebenfalls keine Verschiebung des Misslokalisationsprofils ergeben, da erst durch eine beidseitige Stimulation und somit Beanspruchung beider Hände ein Konflikt im Verarbeitungsprozess taktiler Reize entstehen sollte. Um dies zu überprüfen erfolgte eine Varianzanalyse für die beiden Misslokalisationsprofile in paralleler und gekreuzter Position ohne vorausgehenden Störreiz. Es zeigte sich keine signifikante Interaktion zwischen der veränderten Position und dem Verteilungsmuster der Fehllokalisationen ($F=0,951$, $p=0,4224$). Demnach sind die Misslokalisationsprofile für schwelennahe Reize ohne vorausgehende Störreize unabhängig von der Handhaltung.

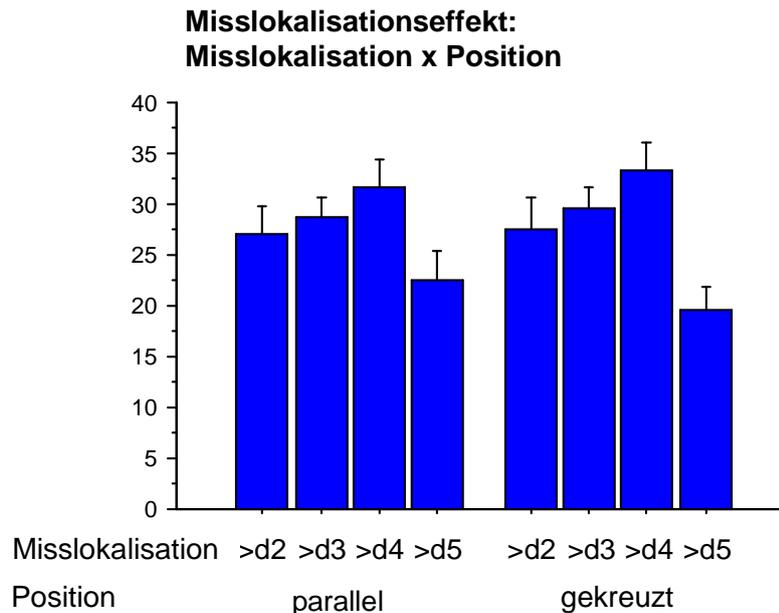


Abbildung 16: Misslokalisationsprofil zeigt die Misslokalisierungen zu den Fingern d2-d5 ohne vorangegangenen Störreiz für die Positionsbedingung „Position“ (parallel, gekreuzt), \pm Standardfehler

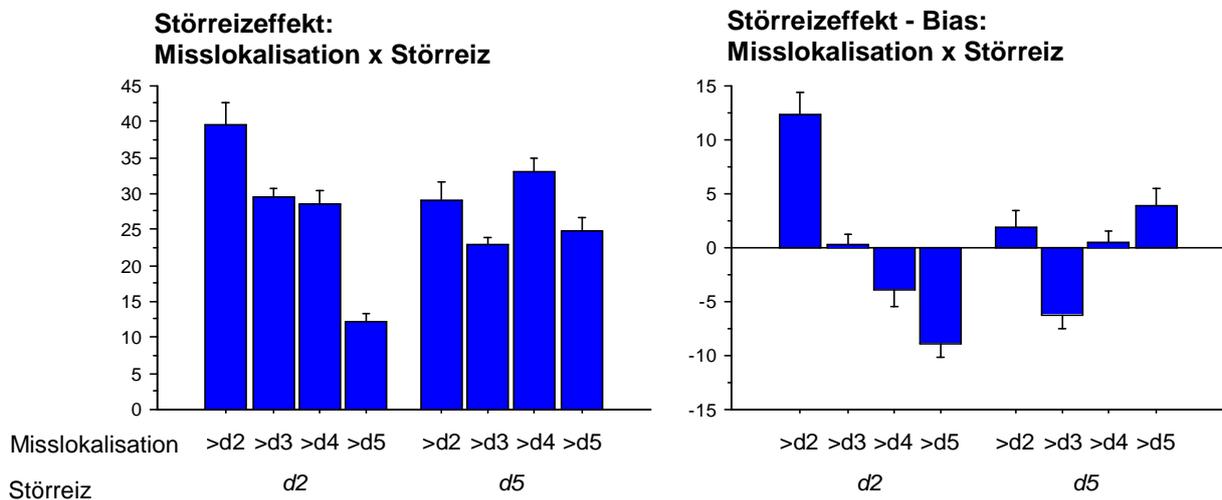
Im Gegensatz dazu zeigt sich in der ANOVA Analyse eine signifikante Interaktion zwischen den Faktoren „MISSLOKALISATION“, „STÖRREIZ“ und „POSITION“ ($F=3,861$, $p=0,0139$). Dies zeigt, dass die Applikation von Störreizen an d2 und d5 der linken Hand und eine überkreuzte Handposition die Verteilung der Misslokalisierungen beeinflusst. Bei dieser 3-fach Interaktion bleibt allerdings offen, welcher Faktor für den Haupteffekt verantwortlich ist. Ist es nur der Störreiz, der Einfluss auf das Misslokalisationsprofil nimmt, oder ist ein Teil des Effektes tatsächlich durch eine Veränderung der Handposition bedingt? Um zu präzisieren, ob sich beide Faktoren auf die Misslokalisationswahrnehmung auswirken, oder ob nur einer der beiden Faktoren zu einer Verschiebung des Misslokalisationsprofils führt, erfolgt im Folgenden die getrennte Analyse und Auswertung der beiden Faktoren „STÖRREIZ“ und „POSITION“.

3.2.2.1. Einflussfaktor „STÖRREIZ“

Als Nächstes erfolgte die statistische Auswertung für den Faktor „STÖRREIZ“. Dabei wurde getestet, ob sich unter dem Einfluss des vorausgehenden, kontralateralen Störreizes eine Veränderung bei der Zuordnung der taktilen Reize zeigte. Wie zuvor bereits beschrieben, wurden die schwelennahen Reize ohne die vorige Darbietung eines Störreizes an der anderen Hand bevorzugt dem ersten Nachbarfinger zugeordnet. Es konnte bereits in vorangegangenen Studien von Braun et al. nachgewiesen werden, dass die Störreizapplikation zu einer Abweichung von diesem Schema führt. Die Misslokalisierungen an der rechten Hand werden folglich nicht mehr dem benachbarten Finger zugeordnet, sondern dem Finger zugeordnet, der an der linken Hand den Störreiz präsentiert bekommen hat. In der Analyse wurde das Misslokalisierungsprofil mit Störreizdarbietung gegenüber dem ohne Störreizpräsentation verglichen. Es zeigte sich eine signifikante Interaktion zwischen der Störreizpräsentation und der Verschiebung des Verteilungsmusters der Misslokalisierungen ($F=30,250$, $p<0,0001$). Das heißt die Reize wurden nicht mehr bevorzugt dem ersten Nachbarfinger zugeordnet. Durch die Darstellung in der Abbildung 17 konnte ein direkter Vergleich zwischen den beiden Störreizbedingungen (d2, d5) und dem Misslokalisierungsprofil ohne Störreizapplikation erfolgen. Vor allen Dingen bei einer Störreizpräsentation an d2 links zeigte sich eine deutliche Zunahme der fehllokalisierten Reize an d2 der rechten Hand. Im Gegensatz dazu beeinflusste die Darbietung der Störreize an d5 das Misslokalisierungsprofil nicht so deutlich. Die taktilen Stimuli wurden zwar vermehrt d5 zugeordnet, jedoch zeigte sich zusätzlich eine klare Tendenz mit bevorzugter Nennung von d4.

Um zu überprüfen, ob der Effekt tatsächlich auf die Störreize zurückzuführen ist oder ob es sich um Antworttendenzen der Probanden handelt, erfolgte eine weitere Analyse. Dafür wurde das Misslokalisierungsprofil, das sich ohne Störreizpräsentation ergeben hatte, der sogenannte response Bias, von den Antwortprofilen, die mit Störreizapplikation entstanden sind, abgezogen. Durch diese Subtraktion wurden entstandene Antworttendenzen herausgerechnet, mit dem Resultat, dass der eigentliche Störreizeffekt übrig blieb. Mit diesen Werten

wurde die Varianzanalyse wiederholt und die signifikante Interaktion bestätigte sich ($F=30,250$, $p<0,0001$). Damit lässt sich das veränderte Verteilungsmuster der Fehllokalisationen tatsächlich auf die vorausgehende Störreizpräsentation zurückzuführen ist (siehe Abbildung 17b).



a) Misslokalisationsverteilung zu den Fingern d2-d5 für die Störreizbedingung „Störreiz“ (d2,d5)

b) Misslokalisationsverteilung abzüglich der response Bias für die Störreizbedingung „Störreiz“ (d2,d5)

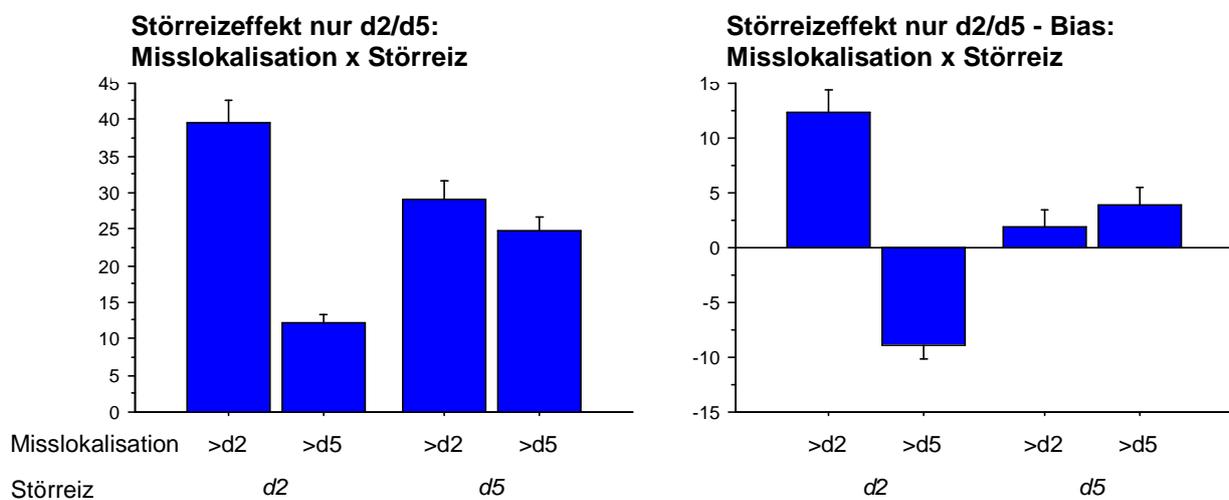
Abbildung 17: Störreizeffekt auf das Misslokalisationsprofil, ± Standardfehler

Zur Bestätigung, dass das durch den Störreiz veränderte Misslokalisationsprofil auf einer veränderten Nennung von d2 und d5 beruht, wurde eine weitere Analyse, bei der nur die Misslokalisierungen an d2 und d5 berücksichtigt wurden, berechnet. Die Misslokalisierungen an d3 und d4 wurden dabei nicht berücksichtigt. Der oben erläuterte, signifikante Störreizeffekt auf die Verteilung der Fehllokalisationen ergab sich auch bei diesem speziellen Vergleich der Misslokalisierungen an d2 und d5 ($F=50,381$, $p<0,0001$). Das heißt, dass bei einer Störreizapplikation an d2 der linken Hand die Misslokalisierungen entsprechend an d2 rechts zugeordnet werden. Dasselbe gilt auch für die Störreize, die an d5 präsentiert werden.

Auch hier wurde die Antworttendenz der Probanden berücksichtigt um den eigentlichen Störreizeffekt darzustellen. Es erfolgte der Abzug des Misslokalisationsprofils ohne vorangehende Störreizpräsentation, dem response Bias, von den Misslokalisationsprofilen für Störreize an d2 und d5. Die

signifikante Interaktion zwischen der Darbietung von Störreizen und dem Verteilungsmuster der Misslokalisierungen konnte so bestätigt werden ($F=50,381$, $p<0,0001$).

In Abbildung 18 ist dieser Effekt nochmals deutlich dargestellt. Bei einer Störreizpräsentation an d2 werden die intensitätsschwachen Reize vermehrt d2 zugeordnet. Wird der Störreiz an d5 appliziert, erfolgt die Zuordnung äquivalent auch zu d5, was vor allen Dingen unter Berücksichtigung der Antworttendenz (Abbildung 18b) dargestellt werden kann.



a) Misslokalisationsverteilung zu den Fingern d2 und d5 für die Störreizbedingung „Störreiz“ (d2,d5)

b) Misslokalisationsverteilung abzüglich der response Bias für die Störreizbedingung „Störreiz“ (d2,d5)

Abbildung 18: Störreizeffekt auf die Misslokalisierungen an den Fingern d2 und d5, ± Standardfehler

3.2.2.2. Einflussfaktor „POSITION“

Des Weiteren wurde der Faktor „POSITION“ im vorliegenden Experiment untersucht. Hierbei erfolgte eine Analyse für die Stufen parallele und überkreuzte Handposition. Damit sollen Auswirkungen, die propriozeptive Impulse auf die Reizwahrnehmung haben, aufgedeckt werden. Wie in 1.5. bereits dargestellt, sollte die Handposition, wenn keine Störreize appliziert wurden, keine Auswirkungen auf die Verteilung der Misslokalisierungen haben.

Dies konnte im Abschnitt 3.2.2. bestätigt werden. Die entscheidende Hypothese der vorliegenden Untersuchung besagt, dass wenn propriozeptive Impulse Einfluss auf die Verarbeitung von Berührungsreizen hätten, sollte sich in überkreuzter Handposition bei einer kontralateralen Störreizpräsentation ein verändertes Misslokalisationsprofil mit zunehmenden Fehllokalisationen am kleinen Finger bei einer Störreizdarbietung an d5 darstellen. Für Störreize an d2, sollte sich auf Grund der positionsbedingten, vergrößerten räumlichen Entfernung eine verminderte Anzahl an Misslokalisierungen am Zeigefinger ergeben.

In der Auswertung wurden zuerst die beiden Bedingungen der Handpositionen miteinander verglichen und untersucht, ob die Position generell einen Einfluss auf die Verteilung der Misslokalisierungen, sowohl ohne als auch mit Störreizpräsentation, hat. Die signifikante Interaktion zwischen Faktoren Position und Misslokalisationsprofil ($F=3,444$, $p=0,0225$) bestätigte, dass sich bei der Darbietung von Störreizen die Handstellung auf die Misslokalisierung auswirkt.

Um äquivalent zu der Störreizauswertung in Kapitel 3.2.2.1. auch in diesem Fall die Antworttendenzen der Probanden zu beachten, erfolgte eine erneute Analyse nach Subtraktion des Misslokalisationsprofils ohne Störreizpräsentation, der response Bias, von denen mit Störreizdarbietung. Auch diese ergab einen signifikanten Effekt des Faktor „POSITION“ ($F=4,028$, $p<0,0114$).

Die Abbildung 19 zeigt einen direkten Vergleich zwischen der Verteilung der Misslokalisierungen bei paralleler und überkreuzter Handposition. Man erkennt, dass in paralleler Handstellung deutlich mehr Reize an d2 fehllokalisiert wurden als in gekreuzter Haltung. Wohingegen die Misslokalisierungen an d5 in überkreuzter Handhaltung zunehmen.

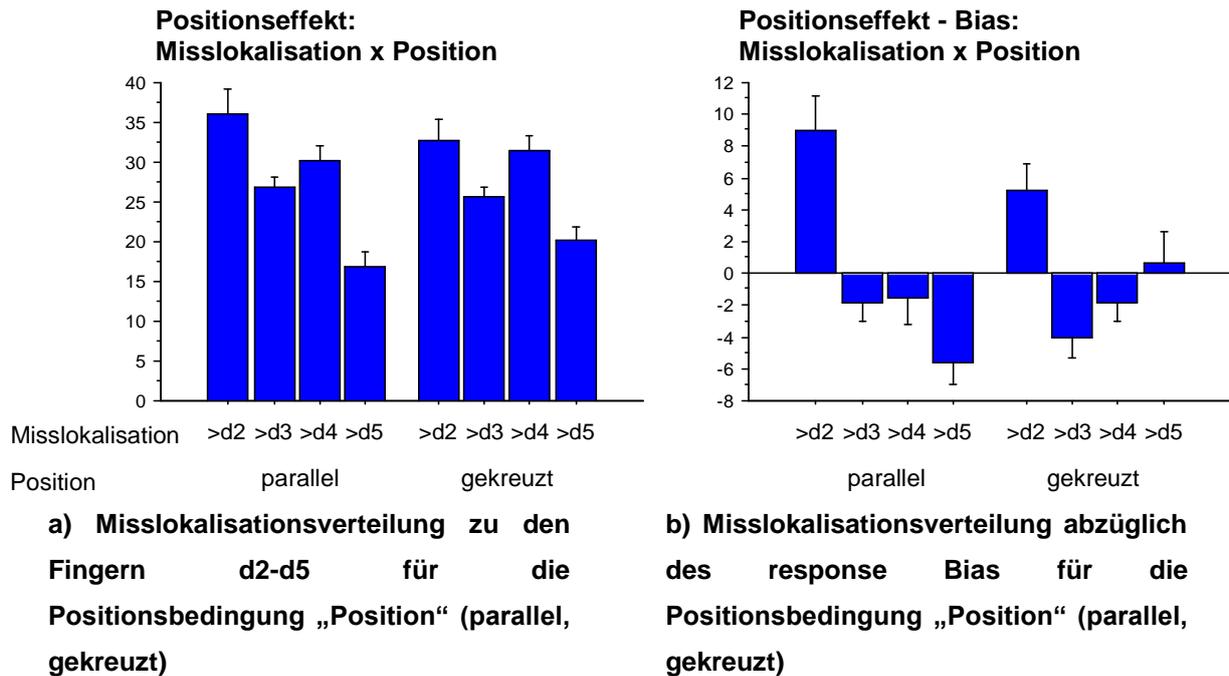
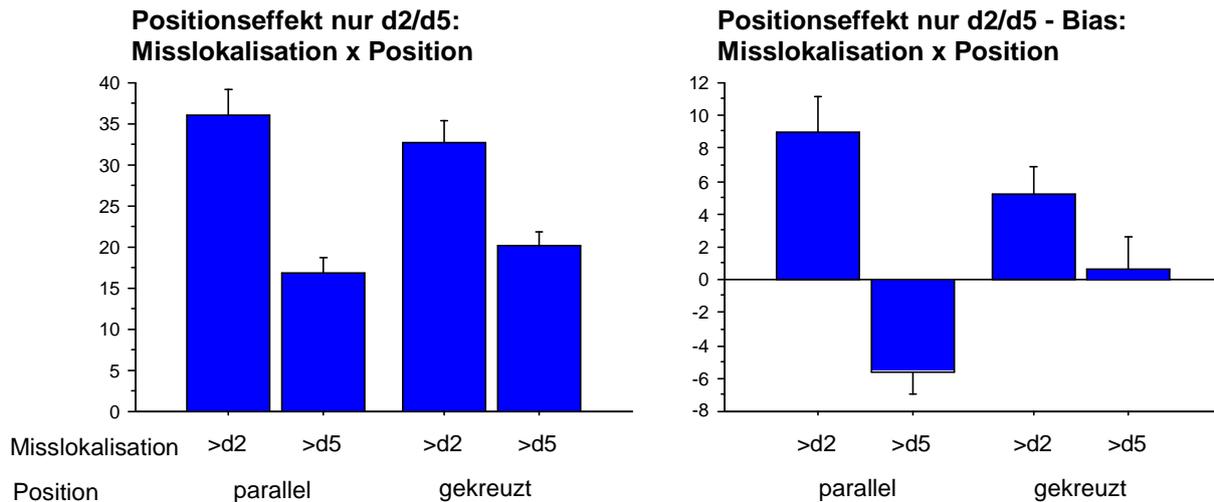


Abbildung 19: Positionseffekt auf das Misslokalisationsprofil, ± Standardfehler

Die entscheidende Hypothese, dass sich propriozeptive Informationen auf die Verarbeitung von taktilen Reizen auswirken, konnte mit den Ergebnissen in Abbildung 19 bereits nachgewiesen werden. Um den Effekt, dass in paralleler Position mehr Misslokalisierungen zu d2 und in überkreuzter Haltung zu d5 zugeordnet werden, zu verdeutlichen, wurde eine Varianzanalyse, bei der nur die Misslokalisierungen an d2 und d5 berücksichtigt wurden, durchgeführt. Es bestätigte sich der signifikante Einfluss der Position auf die Misslokalisierungen unabhängig von der Störreizbedingung ($F=5,498$, $p=0,0300$). Auch mit Berücksichtigung der Antworttendenz, des response Bias, und Abzug des Misslokalisationsprofils ohne vorherige Störreizpräsentation war die Interaktion signifikant ($F=5,679$, $p=0,0278$).

In der Abbildung 20 ist dieser Effekt dargestellt und man erkennt, dass es in paralleler Position mehr Misslokalisierungen an d2 gibt. Bei gekreuzter Handhaltung sind die Misslokalisierungen an d2 noch vorhanden, allerdings nehmen die falsch zugeordneten Reize zu d5 im Vergleich zur parallelen Position deutlich zu.



a) Misslokalisationsverteilung zu den Fingern d2 und d5 für die Positionsbedingung „Position“ (parallel, gekreuzt)

b) Misslokalisationsverteilung abzüglich des response Bias für die Positionsbedingung „Position“ (parallel, gekreuzt)

Abbildung 20: Positionseffekt auf die Misslokalisierungen an den Fingern d2 und d5, ± Standardfehler

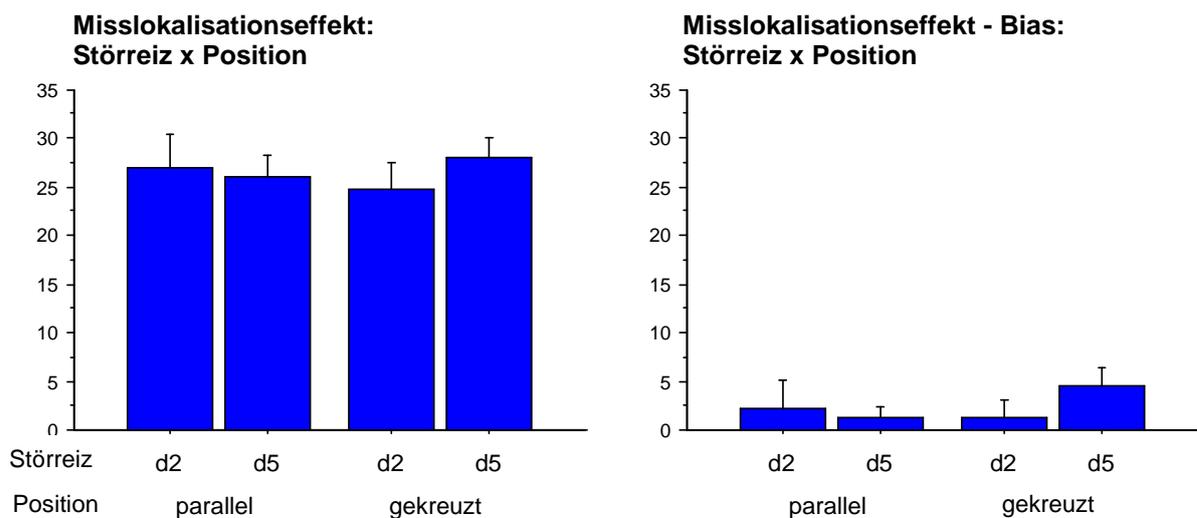
Um diesen Effekt und damit die Hypothese für dieses Experiment statistisch zu belegen, wurden zusätzlich einzelne t-Tests durchgeführt.

Dabei konnte bestätigt werden, was sich bereits in den Abbildungen 19 und 20 darstellt, dass die Misslokalisierungen an d2 unabhängig vom Störreiz signifikant höher bei paralleler Handposition (36,1) als bei gekreuzter (32,7) sind ($p=0,0493$). Entsprechend dazu wurden für die Misslokalisierungen an d5 unabhängig vom Störreiz eine signifikant höhere Anzahl bei überkreuzter Stellung (20,1) als bei paralleler Position (16,9) ermittelt ($p=0,0437$).

Eine weitere Hypothese vermutet, dass durch die veränderte Handposition und damit eine veränderte räumliche Anordnung der Finger der Effekt für Störreize an d2 auf Grund der vergrößerten räumlichen Entfernung zwischen den beiden Zeigefingern abnimmt. Wohingegen sich durch den kleineren Abstand zwischen den beiden kleinen Fingern in einer gekreuzten Handhaltung ein zunehmender Störreizeffekt für Störreize an d5 zeigen sollte. Diese Vermutung sollte sich als signifikante Interaktion zwischen den Faktoren „STÖRREIZ“ mit den Stufen kein Störreiz, Störreiz an d2 und an d5 und „POSITION“ mit den Stufen parallele und überkreuzte Handposition in einer ANOVA, bei der nur die Misslokalisierungen

an d2 und d5 berücksichtigt werden, überprüfen lassen. Um den absoluten Vergleich zwischen d2 und d5 zu erhalten, werden die Misslokalisationen an d3 und d4 nicht miteingerechnet und dargestellt. In der Tat ergab die ANOVA eine signifikante Interaktion ($F=8,479$, $p=0,0089$). Auch hier wurde der response Bias berücksichtigt und entsprechend das Misslokalisationsprofil ohne vorangegangene Störreizpräsentation von den Verteilungsmustern mit vorheriger Störreizapplikation abgezogen. Der Effekt bleibt signifikant ($F=8,479$, $p=0,0089$).

Wie Abbildung 21 zeigt, bedeutet dies, dass in paralleler Position der Effekt die Misslokalisation zu d2 für einen Störreiz an d2 größer war als für eine Misslokalisation zu d5 bei einer Störreizapplikation an d5. Im Gegensatz dazu, war bei überkreuzter Handstellung der Einfluss des Störreizes für Störreize an d5 größer als für d2.



a) Anzahl an Misslokalisationen in Abhängigkeit der Störreizbedingung „Störreiz“ (d2, d5) und der Positionsbedingung „Position“ (parallel, gekreuzt)

b) Anzahl an Misslokalisationen abzüglich des response Bias in Abhängigkeit der Bedingungen „Störreiz“ und „Position“

Abbildung 21: Veränderung des Störreizeffektes in Abhängigkeit der Handposition, ± Standardfehler

Zur statistischen Absicherung der Befunde aus Abbildung 21 wurden wie oben zusätzlich einzelne t-Tests in Abhängigkeit des Störreizes durchgeführt. Dabei

bestätigte sich, dass bei einer Störreizpräsentation an d2 die mittlere Anzahl an Misslokalisationen zu d2 in paralleler Handposition (42,9) signifikant größer war ($p=0,0047$) gegenüber der Anzahl an Misslokalisationen in gekreuzter Haltung (36,4). Im Gegensatz dazu zeigten sich bei einem Störreiz an d5 signifikant mehr Misslokalisationen zu d5 in überkreuzter Position (27,1) als in parallelen Handhaltung (22,6) ($p=0,0367$).

4 Diskussion

Mit Hilfe von psychophysischen Wahrnehmungsexperimenten sollte in der vorliegenden Studie ermittelt werden, inwiefern propriozeptive Informationen das Verteilungsmuster von fehllokalisierten, schwellennahen Reizen beeinflussen. Wie im vorherigen Kapitel dargestellt, konnte durch die Analyse und den Vergleich der Misslokalisationsprofile ein Einfluss der Handposition auf den Verarbeitungsprozess taktiler Reize nachgewiesen werden. Was dieses Ergebnis im Hinblick auf die kortikale Präsentation und die Generierung von Misslokalisierungen bedeutet, wird im Folgenden diskutiert. Ebenso werden die Vorgehensweise und Faktoren, die eventuell Einfluss auf die Versuchsergebnisse hatten, beleuchtet.

4.1. Methodik

Bei beiden im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführten Experimenten wurden Piezostimulatoren verwendet, die automatisch über ein Steuergerät den Probanden die taktilen Reize applizierten. Dadurch wurde sichergestellt, dass die Reizintensität nicht durch manuelle Manipulation seitens des Versuchsleiters beeinflusst wurde. Ebenso war der zeitliche Abstand zwischen der Störreizpräsentation und der Darbietung des Schwellenreizes mit dem Steuergerät auf exakt 200 ms festgelegt.

Um eine zufällige Darbietung der Stimulationsbedingungen zu realisieren, erfolgte die Auswahl der Reizbedingungen nicht durch den Versuchsleiter, sondern zufällig durch den Computer, der speziell für diese Studie programmiert wurde. Das Programm passte die Reihenfolge der Reizbedingungen individuell, abhängig von den bisher aufgezeichneten Antworten des Versuchsteilnehmers, an.

Nicht nur die Reihenfolge der Reize auch die Reizintensität, mit der die taktilen Stimuli präsentiert wurden, wurde durch das Computerprogramm kontrolliert. Durch die adaptive Funktion des Programms konnte eine Annäherung an die

individuelle Wahrnehmungsschwelle jedes Probanden erreicht werden. Die Reizapplikation erfolgte mit abnehmender Intensität, bis der Reiz nicht mehr korrekt zugeordnet wurde und eine Misslokalisierung auftrat. Anschließend erhöhte sich die Intensität, bis der Stimulus wieder richtig lokalisiert wurde. Diese ständige Anpassung der Reizintensität an die Wahrnehmungsschwelle garantierte, dass die Probanden über das gesamte Experiment hinweg an ihrer Lokalisierungsschwelle stimuliert wurden.

Bei der Reizdarbietung mit Hilfe der piezoelektrischen Stimulatoren entstanden Geräusche, die den Teilnehmern möglicherweise Hinweise auf den Reizort liefern konnten. Aus diesem Grund trugen die Probanden während der Experimente einen Kopfhörer, über den ein Maskierungsrauschen präsentiert wurde. Das Rauschen überdeckte so auch den Umgebungslärm und andere akustische Störungen, die eine Ablenkung darstellten.

4.2. Rateprofil

In den vorliegenden Experimenten wurden den Probanden nicht nur Schwellenreize präsentiert. In die verschiedenen Stimulationsbedingungen wurden auch Leerreize eingestreut, aus denen sich die Antwortmuster für bloßes Raten ergaben. Als Kontrollbedingung sollten so Antworttendenzen der Probanden, die bereits ohne die Applikation von Reizen auftreten, aufgedeckt werden. Wie in Kapitel 3.1. dargestellt, zeigte sich ohne eine kontralaterale Störreizdarbietung ein Antwortmuster mit der Tendenz bevorzugt den Zeige-, Mittel- und Ringfinger zu nennen. Der kleine Finger erhielt die wenigsten Zuordnungen. Diese „Tendenz zur Mitte“ wurde bereits in Studien von Schweizer und Braun et al. beschrieben und konnte hier repliziert werden.

Im Falle der Leerreizpräsentation galt es für die Probanden ohne vorangegangene Stimulation einen möglichen Reizort zu benennen. Zunächst würde man eine gleichmäßige Verteilung der Antworten über alle vier Finger erwarten. Mit den wenigsten Zuordnungen wurde der kleine Finger aber deutlich weniger oft genannt. Diese bevorzugte Nennung der mittleren drei

Finger kann durch verschiedene Faktoren zustande kommen. Es wäre möglich, dass sich die Probanden fragten, für welchen Finger es am wahrscheinlichsten wäre, stimuliert zu werden und sich an ihren alltäglichen Erfahrungen orientierten. In Alltagssituationen werden die am lateral gelegensten Finger weniger verwendet als die medialen. Erst für diffizile manuelle Fertigkeiten, wie beispielsweise das Klavierspielen oder das Zehn-Finger-Schreiben am Computer, kommen auch die äußeren Finger zum Einsatz. Auch konnten Studien zeigen, dass die einzelnen Finger eine unterschiedliche hohe Sensibilität aufweisen, die für den Zeige-, Mittel- und Ringfinger am größten ist (Braun et al. 1999, Schweizer et al. 2000). Dies bestätigt eine fMRI-Studie von Hansson und Brismar 1999, die bei taktilen Stimulationen eine signifikant höhere Aktivität im Bereich von d2/d3 feststellten. Zum anderen haben die einzelnen Finger unterschiedlich große Repräsentationsgebiete im Kortex mit dem kleinsten Areal für den kleinen Finger (Sutherling et al. 1992). Da die Größe der Kortexareale an die Rezeptorendichte gekoppelt ist, bedeutet das, dass der kleine Finger die geringste Rezeptorendichte und die geringste Sensibilität aufweist. Aufgrund dieser im Laufe des Lebens gesammelten Erfahrung, vermuten Probanden möglicherweise, dass schwache Reize überwiegend an einem der mittleren drei Finger zu auftreten.

Durch die Präsentation von kontralateralen Störreizen zusätzlich zu den Leerreizen kam es zu einer Verschiebung des Rateprofils. Eigentlich hätte sich keine Änderung des Antwortmusters ergeben sollen, da die Störreize vernachlässigt werden und wie oben bei einfachem Raten, die Finger relativ gleichmäßig genannt werden sollten. Bei einer Störreizapplikation an d2 links wurde bevorzugt d2 der rechten Hand genannt. Wurde der Störreiz an d5 der linken Hand dargeboten, erfolgte eine vermehrte Nennung sowohl von d5 als auch von d2 rechts als scheinbarer Reizort. Hätten die Probanden bewusst immer den Störreizfinger, an dem sie den Stimulus wahrnahmen, als Antwort genannt, hätte sich bei Störreizen am kleinen Finger auch eine entsprechend deutliche Profiländerung darstellen müssen und bevorzugt d5 genannt werden müssen. Für die Frage, weshalb bei der Präsentation des Störreizes an d5 die Antworten für d2 rechts zunahm, ist nur schwer zu erklären. Ungeachtet der

nicht erklärbaren bevorzugten Nennung von d2 sowohl bei Störreizen am Zeige- als auch am kleinen Finger, bleibt die Vermutung bestehen, dass sich die Probanden durch eine kontralaterale Reizpräsentation beeinflussen lassen und ihre Antworten dementsprechend anpassen. Ob aber diese kontralaterale Stimulation tatsächlich Einwirkung auf den Verarbeitungsprozess taktiler Reize im somatosensorischen Kortex hat, kann erst durch eine Reizpräsentation an beiden Händen nachgewiesen werden. Wenn sich dabei die Reizwahrnehmung und -zuordnung verändert, kann angenommen werden, dass bilaterale Stimulationen gemeinsam verarbeitet und in einem Bezugssystem, das Informationen beider Hände miteinander verknüpft, repräsentiert werden.

Der nächste Faktor, der in der Auswertung untersucht wurde, war die Handposition. Es ließ sich kein signifikanter Einfluss der veränderten Position auf das Rateprofil feststellen. Die Probanden nannten ohne kontralaterale Störreizpräsentation weiterhin bevorzugt den Zeige-, Mittel- und Ringfinger. Mit Störreizen an d2 und d5 blieb das Antwortmuster vordergründig mit seiner primären Zuordnung der Reize zum Zeigefinger, das sich auch in paralleler Position zeigte, erhalten. Man kann vermuten, dass Berührungsreize erst bei einer beidseitigen Stimulation zusammen verarbeitet und in ein gemeinsames Bezugssystem transformiert werden, so dass erst dann propriozeptive Informationen, wie hier die veränderte Handposition, zu einem Konflikt im Verarbeitungsprozess führen. In den folgenden Abschnitten wird diese Vermutung genauer ausgeführt und durch die Ergebnisse der vorliegenden Studie untermauert.

4.3. Misslokalisationsprofil bei intensitätsschwachen Reizen

Als Ansatz der aktuellen Experimente diente das Misslokalisationsphänomen. Grundlage dafür ist die Möglichkeit einen taktilen Stimulus zwar wahrzunehmen, jedoch nicht korrekt lokalisieren zu können. Vor allem bei der Applikation von Reizintensitäten nahe der Wahrnehmungsschwelle steigt die Rate für die Lokalisationsfehler enorm an. Präsentiert man an den Fingern

intensitätsschwache Reize, werden die Reize teilweise falsch zugeordnet. Dabei fällt auf, dass ein spezielles Verteilungsprofil der Misslokalisationen entsteht, welches nicht auf einer zufälligen Nennung der Finger beruht. Die Stimuli werden bevorzugt an dem ersten benachbarten Finger fehllokalisiert (Braun et al. 1999, Schweizer et al. 2000 und 2001), so dass die Misslokalisationen einem definierten Antwortmuster folgen, was für bloßes Raten erwartet wird. Auch in der vorliegenden Studie konnte dieses systematische Misslokalisationsphänomen reproduziert werden. Die räumliche Nähe des ersten Nachbarfingers läßt vermuten, dass die Probanden, obwohl sie die Reize nicht bewusst empfanden, dennoch Zugang zu Informationen über den Reizort hatten, jedoch mit geringerer räumlicher Auflösung.

Das Auflösungsvermögen hängt von den rezeptiven Feldern ab. Ein rezeptives Feld ist definiert als „das Gebiet, aus dem eine einzelne Sensorzelle aktiviert werden kann“ (Huppelsberg 2005). Üblicherweise projiziert ein Areal auf eine afferente Nervenfasern. Es ist aber auch möglich, dass mehrere afferente Neurone auf ein zentrales Neuron konvergieren und ein sogenanntes sekundäres rezeptives Feld entsteht. In solch einem rezeptiven Feld fällt die genaue Zuordnung eines Reizortes schwer. Die Bevorzugung bei Misslokalisationen den ersten Nachbarfinger zu nennen, impliziert die These, dass im somatosensorischen Kortex überlappende rezeptive Felder vorhanden sind, die zwei oder mehr Finger bedecken und sich demzufolge bei Reizapplikation nicht exakt zuordnen lässt wo der entsprechende Reiz präsentiert wurde. Dafür sprechen einige Untersuchungen, die ebenfalls überlappende Bereiche bei taktilen Stimulationen nachweisen konnten (Godde et al. 1995, Hansson et al. 1999). Es wurde bereits gezeigt, dass Überlagerungsgebiete für die Fingerrepräsentation im SI-Kortex in den Brodmann-Arealen 1 und 2 (Iwamura et al. 1994, Young et al. 2004) existieren. Auch im Areal 3b sind überlappende rezeptive Felder vorhanden (Kurth et al. 1998, Young et al. 2004), die jedoch nur auf einen kleinen Teil des Fingers begrenzt sind (Krubitzer et al. 2004) und so Reizlokalisationen relativ exakt ermöglichen. Die Überlagerung der rezeptiven Felder nimmt in folgender Reihenfolge zu: 3a, 3b, 1, 2 (Iwamura 1998, Young et al. 2004). Durch die

Überlappung kommt es zu einer geringeren räumlichen Auflösung und demnach bereits im SI-Kortex zu einem gewissen Verlust der somatotopischen Ordnung. Je höher also die kortikale Region, die Misslokalisationen generiert, lokalisiert ist, desto geringer ist die somatotopische Ordnung und demzufolge das Auflösungsvermögen. Es ist folglich anzunehmen, dass mit zunehmender Konvergenz und Verarbeitung des sensorischen Einstroms die sensorische Information in eher körperunabhängigen Bezugssystemen vorliegt.

Wie bereits in der Einleitung ausgeführt, gibt es verschiedene Koordinatensysteme, in denen die Repräsentation taktiler Reize möglich wäre. Das einfachste davon ist das körperzentrierte Bezugssystem, das wie oben bereits erläutert größtenteils im SI-Kortex vorliegt und definiert an welcher Hautstelle man eine Berührung wahrnimmt. Aufgrund der Kooperation beider Hände ist es jedoch auch möglich, dass Reize in einem gemeinsamen Bezugssystem körperseitenunabhängig verarbeitet werden. Dazu würde eine Einflussnahme der kontralateralen Störreize passen, der sich aber erst bei einer beidseitigen Stimulation nachweisen lässt.

Stoßen wir unseren Körper an einem Gegenstand, ist es für uns wichtig den Ort des Hindernisses sowie die Stellung unserer Körperteile dazu im dreidimensionalen Raum zu erfassen. Dementsprechend besteht die dritte Möglichkeit darin, dass Reize in ein allozentrisches Koordinatensystem mit Berücksichtigung propriozeptiver Impulse und Einbeziehung von 3D-Informationen transformiert werden. Mit Hilfe der durchgeführten Experimente und den ermittelten Veränderungen im Misslokalisationsprofil, die im Folgenden dargestellt werden, lassen sich neue Erkenntnisse über die zerebrale Repräsentation somatosensorischer Information gewinnen.

4.4. Beeinflussung des Misslokalisationsprofils

4.4.1. Manipulation durch Störreize

In der vorliegenden Studie wurden an der rechten Hand schwelennahe und an der linken Hand überschwellige Reize präsentiert. Entsprechend voriger Studien von Schweizer und Braun et al. sollte sich diese bilaterale Stimulation auf die Wahrnehmung und Lokalisation taktiler Reize auswirken. Wie zuvor bereits beschrieben, wurden die Reize bevorzugt dem ersten Nachbarfinger zugeordnet. Werden nun bei einer beidseitigen Stimulation die Reize nicht mehr dem ersten Nachbarfinger zugeordnet und es entsteht ein abweichendes Antwortmuster, führt der bilaterale sensorische Einstrom zu einer veränderten Reizwahrnehmung und -verarbeitung, die sich in den Antworten der Probanden widerspiegeln.

Durch die Präsentation der überschwelligen Störreize an der linken Hand kam es zu einer Veränderung des typischen Misslokalisationsprofils mit einer Verschiebung der Fehllokalisationen der Schwellenreize an der rechten Hand in Richtung des kontralateral überschwellig stimulierten Fingers. Dieses Phänomen beschrieben Braun et al. 2005 bereits und konnte hier repliziert werden. Besonders bei Störreizen am linken Zeigefinger ergab sich eine signifikante Verschiebung des Antwortmusters mit bevorzugter Zuordnung der intensitätsschwachen Reize zum rechten Zeigefinger. Wurde der Störreiz am kleinen Finger appliziert, konnte bei den falsch zugeordneten Fingern eine deutliche Bevorzugung des Ringfingers ausgemacht werden. Aber auch die Misslokalisierungen zu d5 nahmen signifikant zu, was sich durch eine Analyse bestätigen ließ, bei der die Antworten für d3 und d4 ausgeschlossen wurden. Man kann folglich annehmen, dass eine bilaterale Stimulation Auswirkungen auf den kortikalen Verarbeitungsprozess taktiler Reize hat. Diese Vermutung unterstreichen die Arbeiten von Harris und Diamond (2000) und Harris et al. (2001). Zum einen stellten sie fest, dass sich bei Ratten ein sensorisches Training von Barthaaren einer Körperseite auf die entsprechenden kontralateralen Barthaare der anderen Seite auswirkte. Zum anderen zeigte

eines ihrer Experimente, dass bei Menschen das Trainieren von Reizerkennungen eines Fingers, nicht nur zu einer verbesserten Wahrnehmung dieses Fingers führte, sondern auch die Reizerkennung des kontralateral homologen Fingers verbessert wurde.

Bildgebende Studien konnten bei taktiler Stimulation eine bilaterale Aktivierung sowohl des SI-Kortex (Schnitzler et al. 1995, Hansson et al. 1999), als auch des SII-Kortex (Forss et al. 1995) nachweisen. Die Aktivierung des ipsilateralen SI und SII erfolgt erst mit einer Verzögerung von einigen Millisekunden (Karhu und Tesche 1999, Korvenoja et al. 1999). Man kann daraus schließen, dass über kommunizierende callosale Faserverbindungen ein Informationsaustausch zwischen den beiden Hemisphären stattfindet, mittels dessen der Input beider Seiten integriert werden kann.

Für den Ablauf von interhemisphärischen Interaktionen gibt es zwei Möglichkeiten. Erstens eine direkte Verbindung über Faserbündel zwischen dem SI- oder SII-Kortex oder zweitens der Informationstransfer läuft unter Einbeziehung höherer kortikaler Regionen ab. Die Informationen könnten dabei stufenweise über den SI- und SII-Kortex den kontralateral gelegenen PPC, als Teil des Assoziationskortex, erreichen. Anschließend erfolgt eine Integration und Verarbeitung mit anderen Informationen, wie propriozeptiven Informationen, sowie eine Überleitung in die andere Hemisphäre. Dort findet eine Aktivierung des ipsilateralen sekundären und dann primären somatosensorischen Kortex im Sinne einer hierarchischen Organisation statt.

Um diese Informationsverarbeitung genauer aufzuschlüsseln, wurde in der vorliegenden Untersuchung eine weitere Manipulation eingeführt. Durch die Veränderung der Propriozeption mit dem Überkreuzen der Hände kann getestet werden, ob im Verarbeitungsprozess taktiler Reize höhere kortikale Ebenen eine Rolle spielen. Über die Verschiebung des Misslokalisationsprofils kann man so Hinweise auf die kortikale Verarbeitungsebene gewinnen, auf der taktile und propriozeptive Informationen verrechnet werden. Die ermittelten Ergebnisse werden im nächsten Abschnitt dargestellt und diskutiert.

4.4.2. Einflussnahme der Handposition

Durch die Veränderung der Handposition in eine gekreuzte Haltung befinden sich die Hände und Finger in einer für den Alltag untypischen Position. Die Hände sind im jeweils konträren Arbeitsfeld lokalisiert, dass nicht der üblichen, anatomisch festgelegten Arbeitsseite, auf der sie normalerweise agieren, entspricht. Zwischen den jeweils kontralateralen Fingern ändert sich dadurch der räumliche Abstand in externen dreidimensionalen Koordinaten, so dass die Entfernung für die Zeige- und Mittelfinger zunimmt und für die Ring- und kleinen Finger verringert wird. Bei normaler anatomischer Handhaltung sind die körperzentrierten und raumzentrierten Koordinaten deckungsgleich. Durch das Überkreuzen der Hände über die Körpermittellinie verändern sich die raumzentrierten Koordinaten und die beiden Systeme werden inkongruent. Die aktuelle Studie soll Auswirkungen, die eine Änderung der allozentrischen Koordinaten und damit eine veränderte Propriozeption auf das Verteilungsmuster der Misslokalisationen hat, aufzeigen.

Wie bereits in 4.3. kurz dargestellt nimmt man an, dass taktile Informationen in verschiedenen Referenzsystemen repräsentiert werden. Im SI besteht eine somatotopische oder auch körperzentrierte Ordnung. Dieses System ermöglicht die genaue Lokalisation eines Reizes an einer definierten Hautstelle. Würde die Verarbeitung der Misslokalisationen auf kortikaler Ebene in diesem Bezugssystem erfolgen, sollten äußere Faktoren, wie die Störreize oder die veränderte Handposition, die Reizzuordnung nicht beeinflussen. In mehreren Studien wurde jedoch bereits nachgewiesen, dass diese somatotopischen Organisation während des Verarbeitungsprozesses auf höheren kortikalen Ebenen verloren geht (Iwamura et al. 1994, Gelnar et al. 1998, Ruben et al. 2001, Young et al. 2004), so dass im somatosensorischen System noch andere Repräsentationsformen zur Verfügung stehen müssen.

In 4.4.1. wurde der Einfluss der Störreizapplikation an der linken Hand dargestellt. Durch den Störreiz verschieben sich die Misslokalisationen an der rechten Hand in Richtung des stimulierten Fingers. Die Vermutung ist, dass im Rahmen des kortikalen Verarbeitungsprozess in höheren Arealen beide Hände

in einem gemeinsamen Bezugssystem präsentiert werden ohne dass eine Trennung der Körperseiten besteht. So können taktile Reize zwar einem Finger jedoch keiner speziellen Hand zugeordnet werden. Die überkreuzte Handposition sollte jedoch auf diese Art der Repräsentation keine Auswirkungen haben, da gleichgültig welche Position die Hände innehaben, sie ohne propriozeptive Informationen zusammen in diesem Bezugssystem repräsentiert sind. Wäre die Verarbeitung von Misslokalisationen an ein allozentrisches Koordinatensystem geknüpft, sollten propriozeptive Informationen, wie die modifizierte Handhaltung, Auswirkungen auf das Verteilungsmuster der Fehllokalisationen und den Störreizeffekt haben. Demzufolge sollten taktile Reize auch unter Berücksichtigung dieser propriozeptiven Informationen verarbeitet und wahrgenommen werden. Dies wurde mit dem hier beschriebenen Experiment und der Verteilung der Misslokalisationen getestet. Für die Stimulationsbedingungen, bei denen zu den Schwellenreizen an der rechten Hand kein Störreiz an der linken präsentiert wurde, wird kein verändertes Misslokalisationsprofil erwartet, da erst durch eine bilaterale Stimulation eine Transformation in ein gemeinsames Bezugssystem erfolgen muss. Für die Stimulationsbedingungen, bei denen an der rechten Hand Schwellenreize und an der linken Hand Störreize appliziert werden, ist die Vermutung, dass in gekreuzter Position durch die Zunahme der räumlichen Entfernung zwischen den Zeigefingern weniger Misslokalisationen zu d2 zugeordnet werden, sowie dass es zu einer Abnahme des Störreizeffektes mit einer geringeren Anzahl von Misslokalisationen an d2 rechts kommt. Demgegenüber sollten sich durch die abnehmende Distanz zwischen den kleinen Fingern mehr Misslokalisationen an d5 und eine Zunahme des Störreizeffektes zeigen. Diese Hypothesen konnten durch die Analyse der Misslokalisationsprofile und die Untersuchung einzelner Faktoren mittels Varianzanalysen und t-tests bestätigt werden.

In überkreuzter Position zeigte sich im Vergleich zu paralleler Handhaltung kein verändertes Misslokalisationsprofil, wenn nur schwellennahe Reize und keine Störreize appliziert wurden. Das heißt die Reize wurden trotz der veränderten Handhaltung bevorzugt am ersten Nachbarfinger des stimulierten Fingers

lokalisiert. Dies bekräftigt die These, dass Misslokalisationen primär in einem körperzentrierten Bezugssystem repräsentiert werden und propriozeptive Informationen erst durch eine sensorische Stimulation beider Hände relevant werden und zu einer Transformation der Bezugssysteme Anlass geben. Dies wird durch die weiteren Ergebnisse unterstrichen, die eine Beeinflussung des Misslokalisationsprofils durch die Handposition zeigen konnten, wenn sowohl rechts als auch links taktile Reize appliziert wurden. Betrachtet man den Einfluss der Handposition zeigt sich in paralleler Haltung eine signifikant größere Zahl an Misslokalisationen an d2 unabhängig davon, ob der Störreiz an d2 oder d5 präsentiert wurde, als in überkreuzter Position. Für Misslokalisationen an d5 war es genau umgekehrt und es wurden, ebenfalls unabhängig von der Störreizdarbietung, beim Handüberkreuzen mehr Reize an d5 falsch lokalisiert als in paralleler Handposition. Werden nun die Störreize separat betrachtet, konnte für Störreize an d2 bei paralleler Ausrichtung der Hände ein größerer Effekt mit bevorzugter Zuordnung der Reize zum rechten d2 ermittelt werden, wohingegen sich für Störreize an d5 ein deutlicherer Effekt mit Verschiebung des Misslokalisationsprofils in Richtung des rechten d5 in gekreuzter Position ergab. Diese Erkenntnisse lassen annehmen, dass sich propriozeptive Informationen und räumliche Abstände zwischen den Fingern auf die Reizwahrnehmung und –zuordnung auswirken. Diese Vermutung wird durch einige Studien (Shore et al. 2002, Yamamoto et al. 2001, Wada et al. 2004) bekräftigt, die ein deutliches Wahrnehmungsdefizit für die Beurteilung kurz aufeinander folgender taktile Reize bei überkreuzten Armen ermittelten. Es zeigte sich eine starke Abnahme der zeitlichen Diskriminationsleistung bei taktilen Reizen in gekreuzter Position. Bei Shore et al. 2002 musste der zeitliche Abstand zwischen zwei Stimulationen um mehr als das 4-fache vergrößert werden, damit die Probanden die beiden Reize getrennt wahrnehmen und die Reihenfolge differenzieren konnten. Dies unterstreicht die These, dass die taktile Wahrnehmung in Abhängigkeit von der Handhaltung beeinflusst wird und somit propriozeptive Impulse in der Informationstransformation von Berührungsreizen eine wichtige Rolle spielen. Die vorliegende Untersuchung konnte zeigen, dass sich propriozeptive Impulse

und bilaterale Informationen auf die Misslokalisationen auswirken können und mit diesen auf einer höheren kortikalen Ebene verrechnet und in einem gemeinsamen Bezugssystem präsentiert werden. Man kann somit annehmen, dass taktile Reize immer unter Berücksichtigung von einströmenden multimodalen Informationen verarbeitet und in einem dazu passenden Bezugssystem repräsentiert werden.

Zu dieser Behauptung passen auch Studien (Graziano 1999, Làdavas et al. 2000, Graziano et al. 2000, Newport et al. 2001), die zeigten, dass Sehen, taktile Empfindungen und propriozeptive Impulse eng miteinander verknüpft sind und sich gegenseitig beeinflussen. In einer Arbeit von Röder et al. 2004 wurde untersucht wie entscheidend das Sehvermögen bei der Beurteilung von kurz aufeinanderfolgenden Stimuli ist. Die VersuchsteilnehmerInnen gliederten sich in 3 Gruppen: Sehende, nach dem 12. Lebensjahr Erblindete und von Geburt an Blinde. Die Gruppe der kongenital Blinden blieb durch eine Positionsänderung der Hände unbeeinflusst und konnte problemlos die korrekte zeitliche Abfolge der beiden Reize ermitteln. Im Gegensatz dazu wirkte sich die Haltungsänderung bei den Sehenden und den spät Erblindeten deutlich auf das Diskriminationsvermögen aus. Diese Erkenntnisse zeigen wie immens der Einfluss visueller Signale auf den Verarbeitungsprozess taktiler und propriozeptiver Informationen ist. Es ist denkbar, dass bei von Geburt an blinden Personen, die nie visuelle Eindrücke ihrer Umgebung empfangen haben, keine Repräsentation sensorischer Signale in raumzentrierten Koordinaten erfolgen kann und demnach kein Konflikt mit den in einem somatotopischen Koordinatensystem organisierten Informationen entsteht. Ergänzend dazu ist zu erwähnen, dass sich die zeitliche Diskriminationsfähigkeit für aufeinanderfolgende Reize, wenn diese an hinter dem Rücken überkreuzten Händen appliziert wurden, deutlich verbesserte (Kóbor et al. 2006). Da wir kaum Informationen von Vorgängen, die sich hinter unserem Rücken abspielen, empfangen, zeigt dies wiederum den Einfluss, den visuelle Eindrücke auf das Wahrnehmen und Zuordnen taktiler Stimulationen haben.

Ein weiterer Beweis für die Bedeutsamkeit visueller Impulse lieferte eine Untersuchung mit künstlichen Gummihänden (Azañón et al. 2007). Die Aufgabenstellung war auch hier die zeitliche Abfolge zweier Stimuli zu erkennen, wobei die Probanden währenddessen nicht die eigenen, sondern Gummihände sahen. Es gab 4 Möglichkeiten die Hände anzuordnen, zweimal in gleicher Stellung, gekreuzt (XX) oder ungekreuzt (II), und zweimal in verschiedenen Haltungen: die echten Hände parallel und die Gummihände überkreuzt (IX) oder die echten Hände gekreuzt und die Gummihände parallel (XI). Die ersten beiden Positionen XX und II replizierten die Ergebnisse vorheriger Studien und es zeigte sich bei gekreuzten Händen eine starke Verschlechterung der Diskriminationsleistung. Befanden sich die Hände in der Stellung IX, musste auch hier das Zeitintervall der aufeinanderfolgenden Reize vergrößert werden, damit deren Abfolge korrekt ermittelt wurde. Der Effekt war jedoch nicht signifikant. Wohingegen sich die Unterscheidungsfähigkeit bei parallelen Gummihänden und überkreuzten echten Händen signifikant verbesserte. Dies zeigt, dass visuelle Informationen über die aktuelle Position der Extremitäten im Raum eine bedeutende Rolle bei der Verarbeitung taktiler Signale spielen. Diese Erkenntnisse legen die Vermutung nahe, dass in den Verarbeitungsprozess taktiler Reize Informationen anderer Sinnesmodalitäten miteinfließen und zu einer veränderten Wahrnehmung führen. Dies könnte Gegenstand weiterführender Untersuchungen werden und somit zur Aufklärung des Ablaufs der taktilen Reizverarbeitung beitragen.

Zusammenfassend kann man sagen, dass die Ergebnisse vorheriger Arbeiten repliziert werden und die Hypothesen der aktuellen Studie bestätigt werden konnten. Zu den replizierten Ergebnissen gehört zum einen, dass die Schwellenreize wenn keine Störreize präsentiert wurden bevorzugt dem ersten Nachbarfinger zugeordnet wurden und so ein bestimmtes Misslokalisationsprofil entstand. Des Weiteren führte die Präsentation kontralateraler Störreize an der linken Hand wie angenommen zu einer Verschiebung der Misslokalisierungen an der rechten Hand in Richtung des jeweils links überschwellig stimulierten Fingers. Die letzte Hypothese, die getestet wurde, untersuchte den Einfluss der

überkreuzten Handposition auf die Zuordnung der Misslokalisationen. Hat die modifizierte Handhaltung Auswirkungen auf das Verteilungsmuster und den Störreizeffekt bestätigt sich die erste Hypothese, dass die Generierung des Misslokalisationsphänomens vor allem auf einer kortikalen Ebene erfolgt, die Reizwahrnehmungen in einem raumzentrierten Bezugssystem verarbeitet. Die alternative Hypothese nimmt an, dass die Entstehung von Misslokalisationen unabhängig von der Integration propriozeptiver Impulse ist und es so zu keiner Veränderung im Verteilungsprofil der Misslokalisationen und dem Störreizeffekt kommt.

Durch die Zuordnung von schwelennahen taktilen Reizen zum ersten benachbarten Finger kann angenommen werden, dass Misslokalisationen primär somatotopisch organisiert sind und vermutlich auf einer frühen Ebene im somatosensorischen Kortex entstehen. Es ließen sich aber durch die Präsentation von kontralateralen Störreizen und eine veränderte Handposition Verschiebungen im Misslokalisationsschema feststellen. Durch die überkreuzte Positionierung der Hände veränderte sich das Verteilungsmuster der Fehllokalisationen mit mehr Misslokalisationen an d5 als an d2 in überkreuzter Position und einem deutlicheren Störreizeffekt für die Störreizpräsentation an d5. Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass die Fehllokalisationen zwar auf einer frühen kortikalen Ebene entstehen, aber durch Informationen, die normalerweise auf höheren kortikalen Ebenen, wie dem PPC, präsentiert sind, beeinflusst werden. Der Verarbeitungsprozess der Misslokalisationen läuft somit unter Berücksichtigung propriozeptiver Impulse und bilateraler Aktivierungen auch auf höheren Kortexarealen ab. Es bestätigte sich so die in der Einleitung beschriebene erste Hypothese (siehe 1.6.) und es kann angenommen werden, dass die gemeinsame Darstellung verschiedener Informationen, wie taktile und propriozeptive Impulse, nicht in einem körperzentrierten Bezugssystem erfolgt, sondern an räumliche Faktoren, die in einem dreidimensionalen Koordinatensystem präsentiert werden, geknüpft ist. Bei der Stimulation beider Hände kommt es demnach zu einer Transformation von propriozeptiven und taktilen Informationen in ein gemeinsames raumzentriertes Koordinatensystem Bezugssystem. Die Studie

kann den Entstehungsmechanismus, wie Misslokalisationen zustande kommen, nicht klären. Da keine bildgebenden Verfahren verwendet wurden, bleiben auch der genaue Ablauf des Verarbeitungsprozesses und die beteiligten Kortexareale unbekannt. Diese Aspekte könnten sicherlich Gegenstand weiterführender Untersuchungen sein.

4.5. Ausblick

Die vorliegende Studie konnte mit Hilfe zweier psychophysischer Wahrnehmungsexperimente herausarbeiten, dass das Phänomen von Fehllokalisationen bei Präsentation intensitätsschwacher taktiler Reize auf einer relativ frühen Kortexebene mit einer gewissen somatotopischen Gliederung entsteht. Dafür kommen der primäre oder der sekundäre somatosensorische Kortex in Frage, wobei es im Verlauf der kortikalen Ebenen zu einem Verlust des räumlichen Auflösungsvermögens und der Somatotopie kommt. Auch wurde gezeigt, dass der Verarbeitungsprozess von Misslokalisation unter Berücksichtigung zusätzlicher sensorischer Informationen, wie propriozeptiven Impulsen und bilateralen Stimulationen, über höhere kortikale Ebenen, wie z.B. dem PPC, erfolgt. Der PPC, als Teil des assoziativen Kortex, vereint Informationen verschiedener Körperteile und versucht so eine Einheit aus verschiedenen sensorischen Ereignissen zu bilden (Forss et al. 1995). Aus anderen Kortexarealen ziehen zahlreiche Afferenzen zum PPC um propriozeptive, visuelle, auditorische und vestibuläre Impulse zu integrieren, so dass dieser Bereich im Verarbeitungsprozess taktiler Reize eine große Rolle spielt. Vermutlich erfolgt auch die Verrechnung taktiler und propriozeptiver Informationen auf Ebene des PPC und wird dort in einem gemeinsamen Bezugssystem repräsentiert. Die Erkenntnisse vorangegangener bildgebender Studien und die Ergebnisse der vorliegenden Studie helfen die kortikalen Areale, auf denen taktile und propriozeptive Informationen verrechnet werden, einzuschränken. Durch die Wahrnehmungsexperimente konnten auch verschiedene Einflussfaktoren auf die Misslokalisationen, wie eine bilaterale

Stimulation und eine veränderte Handposition, aufgedeckt werden. Eine exakte Zuordnung, in welchem Areal des Gehirns das Misslokalisationsphänomen genau generiert wird, ist jedoch weiterhin nicht möglich. Des Weiteren bleibt offen welcher Mechanismus für die Entstehung von Misslokalisationen verantwortlich ist.

Um das Misslokalisationsphänomen genauer aufzuklären, bedarf es weiterführender Forschung mit Hilfe physiologischer Experimente und Untersuchungen mit funktionell bildgebenden Verfahren. Gegenstand der weiteren Untersuchungen könnten dabei die Entstehung dieses Phänomens, sowie die Auswirkungen weiterer Einflussfaktoren, wie beispielsweise von visuellen Impulsen, sein.

5 Zusammenfassung

In den letzten Jahren konnten verschiedene Studien zeigen, dass taktile Stimuli wahrgenommen werden können, ohne dass sie dabei korrekt lokalisiert werden. Bei einer Präsentation taktiler Reize nahe der Wahrnehmungsschwelle kommt es im Vergleich zu überschwelligen Reizen zu fehlerhaften Lokalisationen. Diese Misslokalisationen verteilen sich nicht wie erwartet gleichmäßig auf alle Finger, sondern werden bevorzugt dem Finger zugeordnet, der dem Stimulationsort benachbart ist. Des Weiteren wurde gezeigt, dass sich dieses systematische Verteilungsmuster durch eine Stimulation einzelner Finger der kontralateralen Hand beeinflussen lässt. Bei einer überschwelligen Reizung eines Fingers der kontralateralen Hand durch einen Störreiz verschieben sich die Fehllokalisationen der intensitätsschwachen Reize in Richtung des zum Störreiz homologen Stimulationsort.

Um die Verarbeitung taktiler Reize genauer aufzuklären, muss für die einzelnen kortikalen Ebenen der Verarbeitungsprozess analysiert werden. Auf den verschiedenen Stufen kortikaler Verarbeitung wird die taktile Reizinformation in unterschiedlichen Koordinatensystemen repräsentiert. Auf den ersten Stufen der Reizverarbeitung liegt die Information in körperzentrierten Koordinaten vor. Die Reizinformation ist dabei direkt einem Hautareal zugeordnet. Aufgrund bilateraler Verschaltungen auf der Höhe des sekundären somatosensorischen Kortex kann vermutet werden, dass Reizinformationen dort in einer körperseitenunabhängigen Repräsentation vorliegen. Schließlich ist anzunehmen, dass taktile Informationen in einem körperunabhängigen, allozentrischen, raumzentrierten Bezugssystem repräsentiert werden, welches räumliche und propriozeptive Faktoren mitberücksichtigt.

Da die Misslokalisationen bevorzugt dem ersten Nachbarfinger zugeordnet werden, nimmt man an, dass diese auf einer Stufe entstehen, in der primär eine somatotopische, also körperzentrierte Organisation besteht. Wie jedoch die Beeinflussung des Fehllokalisationsprofils durch eine Reizung der anderen Hand entsteht und ob bzw. wie diese durch eine Änderung der Handhaltung beeinflusst wird, ist unklar und soll mit den vorliegenden psychophysischen

Experimenten herausgefunden werden. Es existieren dazu zwei Modelle. (1) Das Misslokalisationsprofil wird zunächst durch den Reizeingang von der kontralateralen Körperhälfte beeinflusst und danach auf einer weiteren Verarbeitungsstufe durch propriozeptive Informationen über die Handhaltung verändert. (2) Das Misslokalisationsprofil variiert zunächst in Abhängigkeit der Handhaltung und wird danach durch Reize auf der kontralateralen Körperseite modifiziert. Um diese beiden Modelle zu untersuchen, sollten 20 Probanden intensitätsschwache Reize an der rechten Hand lokalisieren. Zusätzlich wurden den Versuchspersonen in zwei weiteren Versuchsblöcken überschwellige Störreize an der linken Hand präsentiert, um den Effekt einer bilateralen Stimulation bei gekreuzter und ungekreuzter Handhaltung auf die Verteilung der Fehllokalisierungen zu untersuchen. Die Ergebnisse der vorliegenden Studie zeigen, dass nur bei der Darbietung von Störreizen an der zur Misslokalisationshand kontralateralen Hand ein Einfluss der Handhaltung auf das Fehllokalisationsprofil besteht. Ohne die Darbietung von Störreizen spielt die Handhaltung für das Misslokalisationsprofil keine Rolle. Das Ergebnis lässt sich dahingehend interpretieren, dass wenn Informationen an nur einer Hand appliziert werden, die Wahrnehmung auf einem körperzentrierten Koordinatensystem beschränkt bleibt. Nur dann wenn Informationen aus beiden Körperhälften integriert werden müssen, beeinflussen propriozeptive Informationen zur Handhaltung die Wahrnehmung schwelennaher taktiler Reize. Die Ergebnisse legen nahe, dass der taktilen Wahrnehmung eine hierarchische Verarbeitung zugrunde liegt, bei der zunächst Informationen aus der anderen Körperhälfte verarbeitet werden und in einem weiteren Schritt propriozeptive Informationen die Wahrnehmung beeinflussen.

6 Abkürzungen

D2 - 4	Digitus (Finger) 2 - 4
fMRI	functional Magnetic Resonance Imaging (Funktionelle Magnetresonanz-Untersuchungen)
L	Links
LIP	Lateraler intraparietaler Kortex
MRI	Magnetic Resonance Imaging
Ms	Millisekunden
MST	Medial superiorer temporaler Kortex
NVPL	Nucleus ventralis posteriorlateralis
PPC	Posterior parietaler Kortex
R	Rechts
RA	Rapidly adapting
SA	Slowly adapting
SI	Primärer somatosensorischer Kortex
SII	Sekundärer somatosensorischer Kortex
VIP	Ventraler intraparietaler Kortex
ZNS	Zentrales Nervensystem

7 Abbildungen

Abbildung 1:	Lage der wichtigsten Mechanorezeptoren (Prometheus Band 3, 2009)	4
Abbildung 2:	Hinterstrangbahnen (Taschenatlas der Anatomie Band 3, 2002)	5
Abbildung 3:	Verlauf der somatosensorische Bahnen (Taschenatlas der Physiologie, 2003).....	6
Abbildung 4:	Körperprojektionen (Anatomie, Schiebler, 2005).....	7
Abbildung 5:	Bahnssysteme innerhalb des Großhirns (www.ims.uni-stuttgart.de)	9
Abbildung 6:	Wichtige Areale des Assoziationskortex (nach Andersen et al. 1997)	11
Abbildung 7:	Experimentaufbau zur Applikation von Schwellenreizen an der rechten und Störreizen an der linken Hand	17
Abbildung 8:	Vermuteter Ablauf der Reizwahrnehmung	22
Abbildung 9:	Piezoelektrischer Stimulator zur Applikation der Schwellenreize	33
Abbildung 10:	Piezoelektrischer Stimulator zur Applikation der Störreize	33
Abbildung 11:	Handposition für das Kontrollexperiment	37
Abbildung 12:	Handposition für das Hauptexperiment	39
Abbildung 13:	Verteilung der Antworten bei Leerreizapplikation für die Bedingungen „no“, „d2“ und „d5“	51
Abbildung 14:	Verteilung der Antworten bei Leerreizapplikation an den Fingern d2-d5 für die Störreizbedingungen „Prime“ und für die Positionsbedingungen „Position“	51
Abbildung 15:	Nachbarschaftsgrade der Finger, denen ein Reiz zugeordnet wurde, für die Bedingungen „misloc“ und „guess“	53
Abbildung 16:	Misslokalisationsprofil zeigt die Misslokalisierungen zu den Finger d2-d5 ohne vorangegangenen Störreiz für die Positionsbedingung „Posture“	55
Abbildung 17:	Störreizeffekt auf das Misslokalisationsprofil.....	57

Abbildung18:	Störreizeffekt auf die Misslokalisationen an den Fingern d2 und d5	58
Abbildung 19:	Positionseffekt auf das Misslokalisationsprofil.....	60
Abbildung 20:	Positionseffekt auf die Misslokalisationen an den Fingern d2 und d5	61
Abbildung 21:	Veränderung des Störreizeffektes in Abhängigkeit der Handposition	62

8 Tabellen

Tabelle 1:	Schema der Misslokalisationen	15
Tabelle 2:	Matrix zur Erfassung der Antworten der Probanden auf dem Computer des Versuchsleiters.....	35
Tabelle 3:	Codierung der Stimulationsbedingungen.....	41
Tabelle 4:	Codierung der Antwortmöglichkeiten	41
Tabelle 5:	Beispiel für die Normalisierung anhand einer Versuchsperson	42
Tabelle 6:	Nachbarschaftsbeziehungen	46
Tabelle 7:	Anzahl der präsentierten Reize und Anzahl der Misslokalisationen im Kontrollexperiment.....	49
Tabelle 8:	Anzahl der präsentierten Reize und Anzahl der Misslokalisationen im Hauptexperiment.....	49

9 Literaturverzeichnis

Aglioti S, Smania N, Peru A: Frames of Reference for Mapping Tactile Stimuli in Brain-Damaged Patients. *J Cogn Neurosci*. 1999 Jan; 11 (1): 67-79.

Andersen RA: Multimodal integration for the representation of space in the posterior cortex. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 1997 Oct 29; 352 (1360): 1421-1428. Review.

Andersen RA, Snyder LH, Bradley DC, Xing J: Multimodal Representations of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements. *Annu Rev Neurosci*. 1997; 20: 303-330. Review.

Avillac M, Denève S, Olivier E, Pouget A, Duhamel JR: Reference frames for representing visual and tactile locations in parietal cortex. *Nat Neurosci*. 2005 Jul; 8 (7): 941-949.

Azañón E, Soto-Faraco S: Alleviating the “crossed-hands” deficit by seeing uncrossed rubber hands. *Exp Brain Res*. 2007 Oct; 182 (4): 537-548.

Azañón E, Soto-Faraco S: Changing Reference Frames during the Encoding of Tactile Events. *Curr Biol*. 2008 Jul 22; 18 (14): 1044-1049.

Benedetti F: Processing of tactile spatial information with crossed fingers. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*. 1985 Aug; 11 (4): 517-525.

Benedetti F: Localization of Tactile Stimuli and Body Parts in Space: Two Dissociated Perceptual Experiences Revealed by a Lack of Constancy in the Presence of Position Sense and Motor Activity. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*. 1988 Feb; 14 (1): 69-76.

Braun C, Schweizer R, Elbert T, Birbaumer N, Taub E: Differential Activation in Somatosensory Cortex for Different Discrimination Tasks. *J Neurosci*. 2000 Jan 1; 20 (1): 446-450.

Braun C, Hess H, Burkhardt M, Wühle A, Preissl H: The right hand knows what the left hand is feeling. *Exp Brain Res*. 2005 Apr; 162 (3): 366-373.

Caminiti R, Johnson PB, Urbano A: Making Arm Movements Within Different Parts of Space: Dynamic Aspects in the Primate Motor Cortex. *J Neurosci*. 1991 May; 11 (5): 1182-1197.

Cohen YE, Andersen RA: A Common Reference Frame for Movement Plans in the Posterior Parietal Cortex. *Nat Rev Neurosci*. 2002 Jul; 3 (7): 553-562. Review.

Craig JC, Busey TA: The effect of motion on tactile and visual temporal order judgements. *Percept Psychophys*. 2003 Jan; 65 (1): 81-94.

Craig JC: The effect of hand position and pattern motion on temporal order judgements. *Percept Psychophys*. 2003 Jul; 65 (5): 779-788.

Craig JC, Belser AN: The crossed-hands deficit in tactile temporal-order judgements: the effect of training. *Perception*. 2006; 35 (11): 1561-1572.

Di Pellegrino G, Làdavas E, Farnè A: Seeing where your hands are. *Nature*. 1997 Aug 21; 388 (6644): 730.

Dodds AG: Hemispheric Differences in Tactuo-Spatial Processing. *Neuropsychologia*. 1978; 16 (2): 247-250.

Drenckhahn D, Zenker W, Benninghoff (Hrsg.): Anatomie, Makroskopische Anatomie, Embryologie und Histologie des Menschen, Band 2. München, Wien, Baltimore: Urban und Schwarzenberg. 16. Auflage 2004.

Eimer M, Cockburn D, Smedley B, Driver J: Cross-modal links in endogenous spatial attention are mediated by common external locations: evidence from event-related brain potentials. *Exp Brain Res*. 2001 Aug; 139 (4): 398-411.

Elithorn A, Piercy MF, Crosskey MA: Some Mechanisms of Tactile Localization revealed by a Study of Leucotomized Patients. *J Neurol Neurosurg Psychiatry*. 1952 Nov; 15 (4): 272-282.

Farnè A, Demattè ML, Làdavas E: Neuropsychological evidence of modular organization of the near peripersonal space. *Neurology*. 2005 Dec 13; 65 (11): 1754-1758.

Forss N, Jousmäki V, Hari R: Interaction between afferent input from fingers in human somatosensory cortex. *Brain Res*. 1995 Jul 10; 685 (1-2): 68-76.

Galati G, Lobel E, Vallar G, Berthoz A, Pizzamiglio L, Le Bihan D: The neural basis of ego-centric and allocentric coding of space in humans: a functional magnetic resonance study. *Exp Brain Res*. 2000 Jul; 133 (2): 156-164.

Galati G, Committeri G, Sanes JN, Pizzamiglio L: Spatial coding of visual and somatic sensory information in body-centred coordinates. *Eur J Neurosci*. 2001 Aug; 14 (4): 737-746.

Geffen G, Mason C, Butterworth P, McLean S, Clark CR: Tactile Simultaneity Thresholds Within and Between Hemispheres: The Effects of Hemisphere. *Cognitive Neuropsychology*. 1996 Mar 1; 13 (2): 257-276.

Geffen G, Rosa V, Luciano M: Effects of Preferred Hand and Sex on the Perception of Tactile Simultaneity. *J Clin Exp Neuropsychol*. 2000 Apr; 22 (2): 219-231.

Gelnar PA, Krauss BR, Szeverenyi NM, Apkarian AV: Fingertip Representation in the Human Somatosensory Cortex: an fMRI Study. *Neuroimage*. 1998 May; 7 (4 Pt 1): 261-283.

Godde B, Hilger T, von Seelen W, Berkefeld T, Dinse HR: Optical imaging of rat somatosensory cortex reveals representational overlap as topographic principle. *Neuroreport*. 1995 Dec 29; 7 (1): 24-28.

Graziano MS: Where is my arm? The relative role of vision and proprioception in the neuronal representation of limb position. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 1999 Aug 31; 96 (18): 10418-10421.

Graziano MS: Coding the Location of the Arm by Sight. *Science*. 2000 Dec 1; 290 (5497): 1782-1786.

Greenfield SA: *Reiseführer Gehirn*. Heidelberg, Berlin: Spektrum Akademischer Verlag. 1999.

Halnan CR, Wright GH: Tactile Localization. *Brain*. 1960 Dec; 83: 677-700.

Hansson T, Brismar T: Tactile stimulation of the hand causes bilateral cortical activation: a functional magnetic resonance study in humans. *Neurosci Lett*. 1999 Aug 13; 271 (1): 29-32.

Harris JA, Diamond ME: Ipsilateral and contralateral transfer of tactile learning. *Neuroreport*. 2000 Feb 7; 11 (2): 263-266.

Harris JA, Harris IM, Diamond ME: The Topography of Tactile Learning in Humans. *J Neurosci*. 2001 Feb 1; 21 (3): 1056-1061.

Harris JA, Thein T, Clifford CW: Dissociating Detection from Localization of Tactile Stimuli. *J Neurosci*. 2004 Apr 7; 24 (14): 3683-3693.

Harris JA, Karlov L, Clifford CW: Localization of Tactile Stimuli Depends on Conscious Detection. *J Neurosci*. 2006 Jan 18; 26 (3): 948-952.

Holmes NP, Spence C: The body schema and the multisensory representation(s) of peripersonal space. *Cogn Process*. 2004 Jun; 5 (2): 94-105.

Holmes NP, Sanabria D, Calvert GA, Spence C: Multisensory interactions follow the hands across the midline: Evidence from a non-spatial visual-tactile congruency task. *Brain Res*. 2006 Mar 10; 1077 (1): 108-115.

Hyvärinen J: Posterior parietal lobe of the primate brain. *Physiol Rev.* 1982 Jul; 62 (3): 1060-1129.

Iwamura Y, Iriki A, Tanaka M: Bilateral hand representation in the postcentral somatosensory cortex. *Nature.* 1994 Jun 16; 369 (6481): 554-556.

Iwamura Y: Bilateral receptive field neurons and callosal connections in the somatosensory cortex. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2000 Feb 29; 355 (1394): 267-273. Review.

Iwamura Y, Taoka M, Iriki A: Bilateral Activity and Callosal Connections in the Somatosensory Cortex. *Neuroscientist.* 2001 Oct;7 (5): 419-429. Review.

Kim DH, Cruse H: Two kinds of body representation are used to control hand movements following tactile stimulation. *Exp Brain Res.* 2001 Jul;139(1):76-91.

Kitazawa S: Where conscious sensation takes place. *Conscious Cogn.* 2002 Sep; 11 (3): 475-477.

Kóbor I, Füredi L, Kovács G, Spence C, Vidnyánszky Z: Back-to-front: Improved tactile discrimination performance in the space you cannot see. *Neurosci Lett.* 2006 May 29; 400 (1-2): 163-167.

Kolb B, Whishaw IQ: *Neuropsychologie.* Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag. 2. Auflage 1996.

Korvenoja A, Huttunen J, Salli E, Pohjonen H, Martinkauppi S, Palva JM, Lauronen L, Virtanen J, Ilmoniemi RJ, Aronen HJ: Activation of Multiple Cortical Areas in Response to Somatosensory Stimulation: Combined Magnetoencephalographic and Functional Magnetic Resonance Imaging. *Hum Brain Mapp.* 1999; 8 (1): 13-27.

Krubitzer L, Huffman KJ, Disbrow E, Recanzone G: Organization of area 3a in macaque monkeys: Contributions to the cortical phenotype. *J Comp Neurol.* 2004 Mar 22; 471 (1): 97-111.

Kurth R, Villringer K, Mackert BM, Schwiemann J, Braun J, Curio G, Villringer A, Wolf KJ: fMRI assessment of somatotopy in human Brodmann area 3b by electrical finger stimulation. *Neuroreport.* 1998 Jan 26; 9 (2): 207-212.

Làdavas E, Farnè A, Zeloni G, di Pellegrino G: Seeing or not seeing where your hands are. *Exp Brain Res.* 2000 Apr; 131 (4): 458-467.

Maravita A, Spence C, Driver J: Multisensory integration and the Body Schema: Close to hand and within reach. *Curr Biol.* 2003 Jul 1; 13 (13): R531-539. Review.

McKeon R: *The basic works of Aristotle.* New York: Random House. 1941.

Moscovitch M, Behrmann M: Coding of Spatial Information in the Somatosensory System: Evidence from Patients with Neglect following Parietal Lobe Damage. *J Cogn Neurosci*. 1994; 6 (2): 151-155.

Newport R, Hindle JV, Jackson SR: Links between vision and somatosensation: Vision can improve the felt position of the unseen hand. *Curr Biol*. 2001 Jun 26; 11 (12): 975-980.

Nicoletti R, Anzola GP, Luppino G, Rizzolatti G, Umiltà C: Spatial compatibility effects on the same side of the body midline. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*. 1982 Oct; 8 (5): 664-673.

Nicoletti R, Umiltà C, Ladavas E: Compatibility due to the coding of the relative position of the effectors. *Acta Psychol (Amst)*. 1984 Oct; 57 (2): 133-143.

Oldfield RC: The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*. 1971 Mar; 9 (1): 97-113.

Penfield W, Rasmussen T: *The Cerebral Cortex of Man. A Clinical Study of Localization of Function*. New York, The Macmillan Comp., 1950. *Brain Res*. 1990 Dec 17; 536(1-2):97-104

Röder B, Rösler F, Spence C: Early Vision Impairs Tactile Perception in the Blind. *Curr Biol*. 2004 Jan 20; 14 (2): 121-124.

Röthlein B: *Unser Gehirn wird entschlüsselt - Sinne, Gedanken, Gefühle*. Hamburg: Hoffman und Campe. 1. Auflage 1993.

Ruben J, Schwiemann J, Deuchert M, Meyer R, Krause T, Curio G, Villringer K, Kurth R, Villringer A: Somatotopic Organization of Human Secondary Somatosensory Cortex. *Cereb Cortex*. 2001 May; 11 (5): 463-473.

Schmidt, R.F. (Hrsg.): *Physiologie des Menschen*. Heidelberg: Springer-Medizin-Verlag. 30. Auflage 2007.

Schnitzler A, Salmelin R, Salenius S, Jousmäki V, Hari R: Tactile information from the human hand reaches the ipsilateral primary somatosensory cortex. *Neurosci Lett*. 1995 Nov 10; 200 (1): 25-28.

Schünke M, Schulte E, Schuhmacher U: *Prometheus – Lernatlas der Anatomie, Kopf, Hals und Neuroanatomie, Band 3*. Stuttgart, New York: Georg Thieme Verlag. 2. Auflage 2009.

Schweizer R, Maier M, Braun C, Birbaumer N: Distribution of mislocalizations of tactile stimuli on the fingers of the human hand. *Somatosens Mot Res*. 2000; 17 (4): 309-316.

Schweizer R, Braun C, Fromm C, Wilms A, Birbaumer N: The distribution of mislocalizations across fingers demonstrates training-induced neuroplastic changes in somatosensory cortex. *Exp Brain Res*. 2001 Aug; 139 (4): 435-442.

Shore DI, Spry E, Spence C: Confusing the mind by crossing the hands. *Brain Res Cogn Brain Res*. 2002 Jun; 14 (1): 153-163.

Sieg KW, Williams WN: Preliminary report of a methodology for determining tactile locations in adults. *The Occupat Therapy J Res*, 1986 Aug; 6: 195-206.

Simões C, Hari R: Relationship between responses to contra- and ipsilateral stimuli in the human second somatosensory cortex SII. *Neuroimage*. 1999 Oct; 10 (4): 408-416.

Silbernagel S, Despopoulos A: *Taschenatlas der Physiologie*. Stuttgart, New York : Georg Thieme Verlag. 6. Auflage 2003.

Smania N, Aglioti S: Sensory and spatial components of somaesthetic deficits following right brain damage. *Neurology*. 1995 Sep; 45 (9): 1725-1730.

Soto-Faraco S, Ronald A, Spence C: Tactile selective attention and body posture: Assessing the multisensory contributions of vision and proprioception. *Percept Psychophys*. 2004 Oct; 66 (7): 1077-1094.

Trepel M: *Neuroanatomie - Struktur und Funktion*. München, Jena: Urban & Fischer. 4. Auflage 2008.

Vallar G, Antonucci G, Guariglia C, Pizzamiglio L: Deficits of position sense, unilateral neglect and optokinetic stimulation. *Neuropsychologia*. 1993 Nov; 31 (11): 1191-1200.

Vallar G, Rusconi ML, Barozzi S, Bernardini B, Ovadia D, Papagno C, Cesarani A: Improvement of left visuo-spatial hemineglect by left-sided transcutaneous electrical stimulation. *Neuropsychologia*. 1995 Jan; 33 (1): 73-82.

Vallar G: Spatial frames of reference and somatosensory processing: a neuropsychological perspective. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 1997 Oct 29; 352 (1360): 1401-1409. Review.

Van den Bos E, Jeannerod M: Sense of body and sense of action both contribute to self-recognition. *Cognition*. 2002 Sep; 85 (2): 177-187.

Wada M, Yamamoto S, Kitazawa S: Effects of handedness on tactile temporal order judgment. *Neuropsychologia*. 2004; 42 (14): 1887-1895.

Weinstein S: Intensive and extensive aspects of tactile sensitivity as a function of a body part, sex and laterality. In *The Skin Senses*, 1968, D.R. Kenshaldo SR., ed., pp. 195-222, Charles L Thomas, Springfield, IL.

Weinstein S, Sersen EA: Tactual sensitivity as a function of handedness and laterality. *J Comp Physiol Psychol*, 1961; 54: 665-669.

Worringham CJ, Kerr GK: Proprioception and stimulus-response compatibility. *Q J Exp Psychol A*. 2000 Feb;53(1):69-83.

Yamamoto S, Kitazawa S: Reversal of subjective temporal order due to arm crossing. *Nat Neurosci*. 2001a Jul; 4 (7): 759-765.

Yamamoto S, Kitazawa S: Sensation at the tips of invisible tools. *Nat Neurosci*. 2001 Oct; 4 (10): 979-980.

Yamamoto S, Moizumi S, Kitazawa S: Referral of tactile sensation to the tips of L-shaped sticks. *J Neurophysiol*. 2005 May; 93 (5): 2856-2863.

Young JP, Herath P, Eickhoff S, Choi J, Grefkes C, Zilles K, Roland PE: Somatotopy and attentional modulation of the human parietal and opercular regions. *J Neurosci*. 2004 Jun 9; 24 (23): 5391-5399.

Zampini M, Harris C, Spence C: Effect of posture change on tactile perception: impaired direction discrimination performance with interleaved fingers. *Exp Brain Res*. 2005 Oct; 166 (3-4): 498-508.

10 Danksagung

Die Dissertation wurde am Institut für Medizinische Psychologie und Verhaltensneurobiologie der Universität Tübingen durchgeführt.

An dieser Stelle möchte ich mich bei Prof. Dr. C. Braun für die Möglichkeit der Anfertigung dieser Doktorarbeit in seiner Abteilung, der Überlassung des Themas und der Betreuung der Arbeit bedanken. Er hat die erforderlichen Grundlagen für die Durchführung der Studie geschaffen und stand mir in allen Phasen dieser Arbeit, von der Datenauswertung bis zum Niederschreiben der Ergebnisse, mit Rat und Tat zur Seite. Seine Unterstützung und zahlreichen Ideen trugen somit wesentlich zum Gelingen des experimentellen, wie auch des schriftlichen Teils dieser Arbeit bei.

Ein ganz besonderer Dank geht an Anja Wühle für ihre federführende Betreuung und permanente Diskussionsbereitschaft. Sie hat durch ihre unzähligen Erläuterungen und wertvollen Denkanstößen einen bedeutenden Beitrag zur Erstellung dieses Manuskripts geleistet.

Des Weiteren möchte ich mich bei allen Studienteilnehmern für ihr großes Engagement und ihre Einsatzbereitschaft bedanken. Ohne ihr Mitwirken wäre es nicht möglich gewesen diese Studie überhaupt durchzuführen.

Zuletzt möchte ich noch meiner Familie, der diese Arbeit gewidmet ist, ganz herzlich danken. Insbesondere meinen Eltern, die mir das Medizinstudium ermöglichten und mich in jeder Hinsicht unterstützt haben, gilt ein besonderer Dank, sowie auch meinen Großeltern, bei denen ich während der Fertigstellung der Doktorarbeit wohnen konnte und die mir die Zeit über den Rücken freigelassen haben.