

**Aus dem Institut für Medizinische Psychologie
der Universität Tübingen
Direktor: Professor Dr. N. Birbaumer**

Wahrnehmung schwelennaher taktiler Vibrationsreize

**Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Medizin**

**der Medizinischen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen**

**vorgelegt von
Effi Eisele
aus
Stuttgart**

2010

Dekan: Professor Dr. I. B. Autenrieth

1. Berichterstatter: Professor Dr. C. Braun

2. Berichterstatter: Professor Dr. P. Thier

Meinem Ehemann, Andreas Eisele

1	Einleitung	1
1.1	Misslokalisierung	2
1.2	Taktile Reize in der Peripherie	4
1.2.1	Rezeptoren	4
1.2.2	Verteilung der Rezeptoren	8
1.3	Taktile Reize im ZNS	12
1.3.1	Aufbau des ZNS	12
1.3.2	Verarbeitung taktiler Reize im ZNS	20
1.3.2.1	Subkortikale Areale	20
1.3.2.2	Kortikale Areale.....	22
1.3.2.2.1	SI-Kortex	22
1.3.2.2.2	SII-Kortex	27
1.3.2.3	Hand und Finger – Verarbeitung der taktilen Reize	28
1.4	Lernprozesse.....	29
1.5	Fragestellung des Experiments.....	31
2	Material und Methoden.....	35
2.1	Versuchspersonen.....	35
2.2	Versuchsaufbau	36
2.2.1	Apparat	36
2.2.2	Ergebnisdokumentation	37
2.3	Versuchsdurchführung	38
2.3.1	Versuchseinführung	38
2.3.2	Erstes Experiment	39
2.3.3	Zweites Experiment	40
2.4	Auswertung	41
2.4.1	Normalisierung.....	41
2.4.2	Misslokalisationsprofil	43
3	Ergebnisse	46
3.1	Ergebnisse Experiment 1	46
3.2	Ergebnisse Experiment 2	48

4	Diskussion	50
4.1	Einflussfaktoren auf die Ergebnisse	50
4.1.1	Methodik	50
4.1.2	Kortikale Plastizität	51
4.2	Misslokalisierung bei schwelennahen taktilen Stimuli	54
4.3	Ausblick	58
5	Zusammenfassung	60
6	Abkürzungen	61
7	Abbildungen	62
8	Tabellen	63
9	Literaturverzeichnis	64
10	Danksagung	71

1. Einleitung

Diese Arbeit beschäftigt sich mit dem Tastsinn. Der Tastsinn ist ein sensorisches System des Körpers. Sensorische Systeme, wie zum Beispiel Sehen, Hören, Riechen, Schmecken und Tasten müssen über einen weiten Dynamikbereich der Reize optimal funktionieren, um auch bei sehr unterschiedlichen Reizintensitäten dem Organismus die Wahrnehmung seiner Umwelt bzw. Reaktionen auf seine Umwelt zu ermöglichen. Aus diesem Grund weisen die sensorischen Systeme überwiegend logarithmische Kennlinien zwischen Reizintensität und Wahrnehmung auf (Weber-Fechnersches Gesetz). Aufschluss über die Funktionsweise sensorischer Systeme lässt sich nicht nur durch Untersuchungen im Arbeitsbereich dieser Systeme gewinnen, sondern besonders in den Extrembereichen. Insbesondere gibt das Verhalten sensorischer Systeme bei niederen Intensitäten im Bereich der Wahrnehmungsschwelle Aufschluss über deren Funktionsprinzipien. Die vorliegende Arbeit untersucht die Lokalisierbarkeit von taktilen, schwelennahen Reizen. Werden Berührungsreize an den Fingern der Hand appliziert, so kommt es zu Fehllokalisationen. Die Reize werden dabei bei fehlerhafter Lokalisation besonders den Fingern zugeordnet, die zu dem stimulierten Finger benachbart sind (Schweizer et al.). Dieser Befund deutet darauf hin, dass sich wie im visuellen System die Größe rezeptiver Felder in Abhängigkeit der Reizintensität ändert.

Im visuellen System gibt es z.B. als Rezeptoren Stäbchen und Zapfen, die zusammen das Sehen ermöglichen. Zapfen sind nur bei ausreichender Lichtintensität aktiv, d.h. sie sind nicht sehr lichtempfindlich. Bei abnehmender Lichtmenge werden Zapfen nicht mehr ausreichend stark belichtet, wie beispielsweise in der Abenddämmerung. Bei den Stäbchen ist es genau umgekehrt, sie sind sehr empfindlich für Licht. Stäbchen sind daher hauptsächlich für das Sehen in der Dämmerung und bei Nacht wichtig.

Im Zentrum der Netzhaut des Auges überwiegen die Zapfen, wohingegen im Außenbereich die Zahl der Stäbchen überwiegt. Dadurch sehen wir bei

Dämmerung in der Peripherie besser als im Zentrum. Das lässt sich am Beispiel des Sternenhimmels verdeutlichen. Versucht man einen Stern zu fixieren, also mit dem Zentrum der Netzhaut zu betrachten, so verschwindet der Stern. Lediglich dann, wenn der Stern in der Peripherie des Gesichtsfeldes zu liegen kommt, ist er zu sehen. Das Beispiel zeigt, dass die Untersuchung schwelennaher Reize Hinweise auf die Funktion sensorischer Systeme geben kann.

Inwiefern sich die Erkenntnisse zum visuellen System auf den Tastsinn übertragen lassen, und ob sich die Lokalisationsfehler bei der Verarbeitung schwacher Berührungsreize ähnlich wie im visuellen System auf die Beteiligung verschiedener Rezeptortypen zurückführen lassen, ist Gegenstand der Arbeit.

1.1. Misslokalisierungen

Berührt man einen Finger, so wird dieser Reiz, eine ausreichende Intensität vorausgesetzt, auch an diesem Finger wahrgenommen. Wenn der Berührungsreiz fälschlicherweise einem anderen Finger zugeordnet wird, so spricht man von einer Misslokalisierung. Misslokalisierungen treten umso häufiger auf, je geringer die Intensität des taktilen Reizes ist. Definitionsgemäß führt eine Stimulation mit einer Intensität im Bereich der Lokalisationsschwelle zu 75% richtig lokalisierten Reizdurchgängen. Im Gegensatz zur Lokalisationsschwelle ist die Wahrnehmungsschwelle durch die Intensität definiert, bei welcher eine Person in 75 % der Reizdurchgänge korrekt angeben kann, ob ein Stimulus appliziert wurde oder nicht. Die Lokalisationsschwelle liegt im Normalfall über der Wahrnehmungsschwelle. Werden Reize in der Nähe der Lokalisationsschwelle angeboten, so werden die Reize teilweise fehlerhaft lokalisiert. Die Fehler bzw. falschen Lokalisationen der Reize erfolgen dabei keinesfalls zufällig auf andere Körperregionen, sondern weisen eine von Schweizer et al. beschriebene Systematik auf (Schweizer et al. 2000 & 2001).

In diesem Experiment zur Misslokalisierung schwelennaher Reize wurden die Fingerspitzen einer Hand mit Von Freyhaaren nahe der

Wahrnehmungsschwelle gereizt. Die auftretenden Misslokalisationen zeigten ein charakteristisches Profil. Die direkten Nachbarfinger der stimulierten Finger wurden wesentlich häufiger genannt, als weiter entfernte Nachbarn. Die Misslokalisation zu den entfernteren Nachbarn nahm mit zunehmender Entfernung ab. Daraus lässt sich der Schluss ziehen, dass das Misslokalisationsprofil der Somatotopie der Fingerrepräsentationen im somatosensorischen Kortex folgt (Schweizer et al. 2000, Schweizer et al. 2001). Schweizer et al. postulierten, dass systematische Misslokalisationen die Folge von überlappenden Fingerrepräsentationen sein könnten.

Eine Stimulation mit Intensitäten in der Nähe der Lokalisationsschwelle führt demnach nicht dazu, dass dem Reiz keinerlei Informationen über den Reizort entnommen werden können, sondern dazu, dass die Informationen über den Reizort nur ungenau extrahiert und verarbeitet werden können. Demzufolge werden bei unterschwelliger Stimulation bevorzugt die dem stimulierten Finger benachbarten Finger als Stimulationsort genannt.

Es stellt sich die Frage, auf welcher Ebene der neurophysiologischen Verarbeitung sich die Grundlage für Fehllokalisationen befindet. Insbesondere ist ungeklärt, ob die systematischen Misslokalisationsprofile in der Tat - wie von Schweizer postuliert - zentral entstehen oder aber peripher auf der Ebene der taktilen Rezeptoren. Um nachzuvollziehen, wie die Misslokalisation zustande kommt, ist es erforderlich das somatosensorische System zu verstehen. Dazu soll zunächst der Aufbau und die Funktion des Systems auf verschiedenen Ebenen, von den Rezeptoren über das Rückenmark, die subkortikalen Areale und des Kortex, erläutert werden.

Im Folgenden soll zum besseren Verständnis der Verarbeitung eines taktilen Reizes beschrieben werden, welche Stationen ein taktiler Stimulus, von den Hautrezeptoren in der Peripherie bis zu den somatosensorischen Zentren im Zentralnervensystem, durchläuft. Dafür soll die Anatomie und die Funktion der betreffenden Anteile des Nervensystems erklärt werden. Zuletzt soll noch dargestellt werden, welche Rolle Einflüsse, wie beispielsweise Lernprozesse,

im Nervensystem spielen, da Lernprozesse die kortikale Struktur und Funktionalität verändern können.

1.2. Taktile Reize in der Peripherie

1.2.1. Rezeptoren

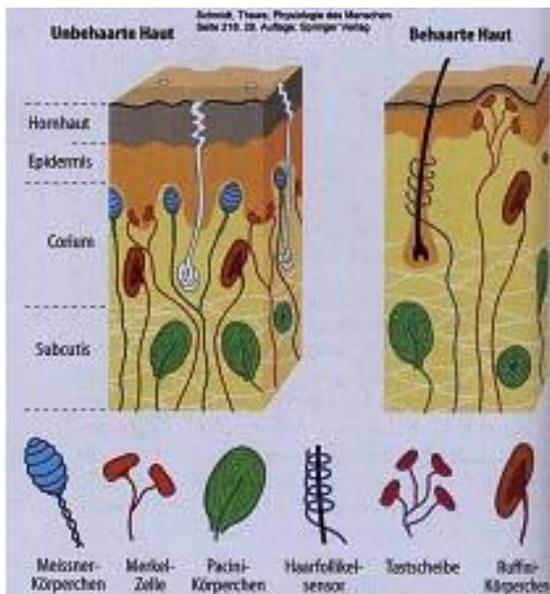


Abbildung 1: Aufbau der Haut und Lage der Rezeptoren (Schmidt und Thews 1997)

Die Welt um sich herum nimmt der Mensch mittels seiner Sinne wahr, von denen das somatosensorische System ein Teil ist. Es existieren für die Empfindungsqualitäten (z.B.: Wärme, Kälte, Schmerz, Vibration, Druck, ...) verschiedene Rezeptoren (Abb. 1).

Man findet solche als freie Nervenendigungen, Nervenendigungen in Verbindung mit Haaren und als Nervenendigungen an korpuskulären Rezeptoren.

Die Sensibilität besteht aus verschiedenen Qualitäten - der Oberflächensensibilität und der Tiefensensibilität. Die Tiefensensibilität kann wiederum in die Modalitäten Thermozeption, Nozizeption und Propriozeption unterteilt werden. Sie wird auch als protopatische Sensibilität bezeichnet. Die Oberflächensensibilität, die in dieser Arbeit eine sehr große Rolle spielt, wird auch als epikritische Sensibilität bezeichnet. Die Oberflächensensibilität setzt sich aus Berührungswahrnehmungen und Bewegungswahrnehmungen zusammen. Die Oberflächensensibilität umfasst die Fähigkeit Vibrationsreize wahrzunehmen und die räumliche Anordnung und die Form von Gegenständen zu erkennen. Es konnte gezeigt werden, dass die einzelnen Submodalitäten, wie Vibrationswahrnehmung, Zweipunktdiskrimination etc. über unterschiedliche Rezeptoren vermittelt werden:

- Vibration wird von den Vater-Paccinischen-Körperchen detektiert.

- Räumliches Auflösen und Identifizieren von taktilen Reizen wird als Topognosis bezeichnet.
- Das Erkennen von Geständen durch Tasten nennt man Stereognosis.
- Haptik ist das Erfühlen von Größe, Konturen, Oberflächentextur, Gewicht usw. eines Objekts durch Integration aller Hautsinne und der Tiefensensibilität. Die Gesamtheit der haptischen Wahrnehmungen erlaubt es dem Gehirn, mechanische Reize, Temperaturreize und Schmerz zu lokalisieren und zu bewerten.

Aufgrund ihres Adaptationsverhaltens lassen sich die Rezeptoren in verschiedene Gruppen einteilen (Bolanowski et al. 1988). Unter dem Adaptationsverhalten versteht man die Anpassungsfähigkeit der Rezeptorempfindlichkeit an die Reizintensität.

- RA Rezeptoren (rapidly adapting)

Rapidly adapting Mechanorezeptoren sind schnell adaptierende Rezeptoren, die nur kurzfristig aktiv sind und nur bei Bewegung oder Änderung der Reizstärke reagieren. RA Rezeptoren sind also Geschwindigkeitsrezeptoren (Gescheider et al. 2004). Es gibt zwei RA Rezeptoruntergruppen:

 - Meissner-Körperchen

Meissner-Körperchen liegen im Stratum papillare der Dermis. Sie sind nur in unbehaarter Haut zu finden. Sie reagieren empfindlich auf Berührungen und signalisieren das Eindringen der Haut. Mit ihrer Hilfe können Oberflächenstruktur und Ausdehnung von Objekten erkannt werden. Nach Beendigung einer Bewegung oder Berührung feuern die Meissner-Körperchen nicht weiter, dadurch können Anfang und Ende von Reizen detektiert werden (Verillo 1963).

- Haarfollikelsensoren

Die Haarfollikelsensoren sind die Berührungsezeptoren der behaarten Haut. Sie reagieren auf die Auslenkungsgeschwindigkeit der Haare, die in den Haarfollikeln verankert sind.

- Vater-Paccini-Körperchen

Die Vater-Paccini-Körperchen sind die empfindlichsten Rezeptoren. Sie reagieren bereits bei schwelennahen Reizen (Gescheider et al. 2004). Wie in Abb. 2 deutlich, wird sprechen sie als erstes auf sehr schwache Reize an.

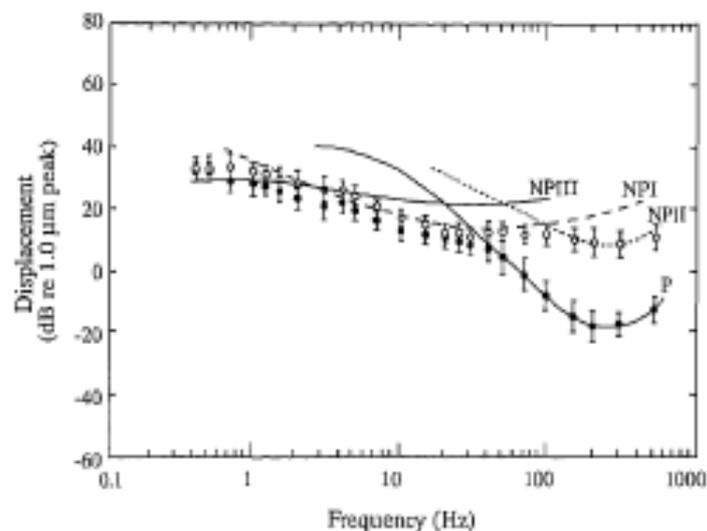


Abbildung 2: Empfindlichkeit der verschiedenen Rezeptoren nach Gescheider et al. 2004 (P steht für Paccini-Körperchen, NP steht für Nicht-Paccini-Körperchen)

Sie gehören zu den sehr schnell adaptierenden Vibrationsrezeptoren. Man kann sie in der Subcutis finden. Sie liegen auch in Gelenken, Bändern, Sehnen, Faszien und im Bauchraum. Sie reagieren am empfindlichsten auf hochfrequente Vibrationen (Gescheider et al. 2002). Die Beschleunigung, die eine Hautdeformation bewirkt, wird erkannt. Ein einzelnes Vater-Paccini-Körperchen repräsentiert ein relativ großes Hautareal, was zur Folge hat, dass keine genaue Ortskodierung innerhalb dieses Hautareals vorgenommen werden kann (Johansson und Vallbo 1979).

- SA Rezeptoren (slowly adapting)

Slowly adapting Mechanorezeptoren sind langsam adaptierende Rezeptoren, die längerfristig aktiv sind. Es gibt zwei verschiedene Typen dieser Rezeptoren:

- Merkel-Zellen

Merkel-Zellen befinden sich im Stratum basale der Epidermis. In der unbehaarten Haut liegen Merkel-Zellen einzeln vor und in der behaarten Haut in Gruppen. Diese Gruppen von Merkel-Zellen bezeichnet man als Merckelsche-Tastscheiben. Ihre Dichte ist an den Fingerkuppen besonders hoch. Sie sprechen besonders auf Druck oder Zug an und wirken als Druckrezeptoren, die kontinuierlich Aktionspotenziale bilden. Der adäquate Reiz ist für sie ein Eindringen der Haut mit der Frequenz 0,3 bis 3 Hertz. Merkel-Zellen sind Proportionalfühler (Gescheider et al. 2004). Das bedeutet, dass sie eine Impulsrate aufweisen, die proportional zur Intensität eines Reizes ist. Somit kann man mit Hilfe der Merkel-Zellen nicht nur feststellen, dass Druck auf die Haut ausgeübt wird, sondern wie tief die Haut eingedrückt wird. Merkel-Zellen haben eine hohe Ortsauflösung und repräsentieren jeweils nur kleine Hautareale.

- Ruffini-Körperchen

Ruffini-Körperchen liegen im Stratum reticulare der Dermis. Ruffini-Körperchen sind Dehnungsrezeptoren, die man in der Haut, der Dura mater, der Iris, dem Ziliarkörper und den Gelenkkapseln findet. Sie haben die Form eines zu den Enden hin abgeflachten Zylinders. Durch die Öffnungen treten Kollagenfaserbündel ein und aus, an denen sich Nervenendigungen befinden. Die Dehnungsrezeptoren der Handinnenflächen reagieren richtungsempfindlich. Ruffini-Körperchen haben eine relativ schlechte Ortsauflösung und repräsentieren jeweils relativ große Hautareale. Die Dehnungs-

rezeptoren der Gelenkkapseln registrieren die Stellung der Gelenke und die Auslenkungsgeschwindigkeit.

Meissner-Körperchen und Merkel-Zellen sind in den oberflächennahen Hautschichten lokalisiert. Sie können feinste räumliche Unterschiede wahrnehmen, denn sie haben kleinere Ausmaße als die Rillen der unbehaarten Leistenhaut. Das bedeutet, sie werden durch kleinste Oberflächenerschütterungen erregt. Dieses sehr hohe räumliche Auflösungsvermögen ermöglicht es, feinste Unterschiede einer Oberfläche wahrzunehmen, wie z.B. die Braille-Schrift zu erlernen oder wie im Rahmen der Experimente dieser Dissertation auch leichteste Berührungen überhaupt wahrzunehmen.

Die in den tieferen Hautschichten gelegenen Vater-Paccini-Körperchen und Ruffini-Körperchen haben ein geringeres Auflösungsvermögen und können damit nur grob räumlich unterscheiden. Sie nehmen dafür die Verschiebung einer großen Fläche der Haut wahr und reagieren empfindlicher als die anderen Rezeptoren.

1.2.2. Verteilung der Rezeptoren

Über die räumliche Anordnung der Rezeptoren werden Eigenschaften der Stimuli codiert. Die Lokalisation eines taktilen Stimulus wird über das Verteilungsmuster der aktivierten Rezeptoren und der nicht aktivierten Rezeptoren im somatosensorische System übermittelt (Hollins et al. 2001).

Das räumliche Auflösungsvermögen des somatosensorischen Systems ist sehr eng an die Größe der rezeptiven Felder und deren Überlappung der sensorischen Neuronen gekoppelt. Das Auflösungsvermögen beschreibt die Fähigkeit zwei Punkte gerade noch getrennt voneinander wahrzunehmen.

Ein rezeptives Feld ist ein Gebiet auf der Körperoberfläche, innerhalb dessen ein sensorisches Neuron einen Stimulus detektiert. Das Auflösungsvermögen korreliert sowohl mit der Dichte der Mechanorezeptoren in einer Körperregion, als auch mit der Größe der rezeptiven Felder in diesem Gebiet. Eine hohe Dichte und kleine rezeptive Felder bedeuten eine sehr gute räumliche Auflösung. Die kleinsten rezeptiven Felder findet man an den Fingerspitzen.

Deshalb wird die Misslokalisierung im Rahmen dieser Arbeit an den Fingerspitzen untersucht.

Die Fähigkeit eine genaue Ortskodierung vorzunehmen ist bei kleinen rezeptiven Feldern besser als bei großen, weil einzelne Punkte auf der Fingeroberfläche unterschiedlichen kortikalen Neuronen zugeordnet werden. Dementsprechend ergibt sich ebenfalls ein Zusammenhang zwischen der Ausdehnung der kortikalen Repräsentation eines Punktes und der Größe der rezeptiven Felder. Während die kortikale Repräsentation eines Punktes

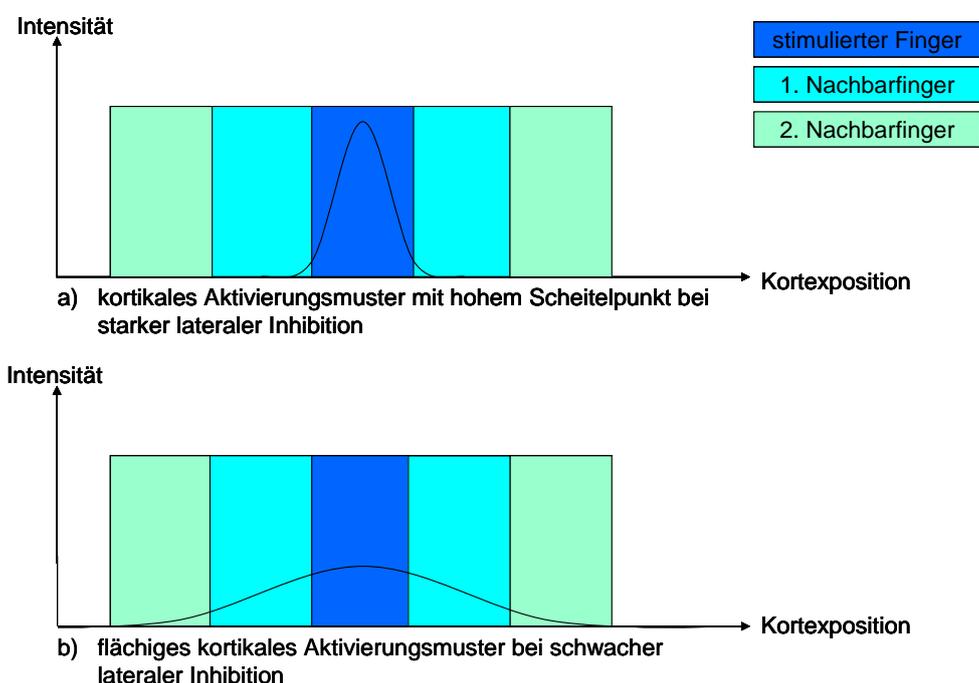


Abbildung 3: kortikales Aktivierungsmuster bei verschiedenen starker lateraler Inhibition

innerhalb eines Hautareals, das sich durch kleine rezeptive Felder auszeichnet, ein scharf umschriebenes, kleines Repräsentationsgebiet aufweist, ist die Repräsentation eines Punktes bei großen rezeptiven Feldern eher weit verteilt (Abb. 3). Die Größe rezeptiver Felder von kortikalen Neuronen hängt einerseits vom Typ des Rezeptors ab, der das betreffende Neuron versorgt. Andererseits wird das rezeptive Feld und damit die Ausdehnung der kortikalen Repräsentation eines Punktes auf der Haut von lateraler Hemmung beeinflusst, wie sie auf verschiedenen Ebenen der neuronalen Verarbeitung beobachtet werden kann. Laterale Hemmung ist ein Mechanismus zur räumlichen

Kontrastverstärkung, bei dem ein aktiviertes Repräsentationsgebiet Nachbarareale hemmt. Bei starker lateraler Hemmung kommt es zu einem kortikalen Aktivierungsmuster mit hohem, schmalem Scheitelpunkt, was eine sehr gute Lokalisation des Reizes zulässt (Abb. 3a). Umgekehrt führt die Verringerung der lateralen Hemmung zu einem flächigen Aktivierungsmuster (Abb. 3b), was die genaue örtliche Zuordnung von Reizen schwierig macht (Friedmann et al. 2008). Bei kleinen rezeptiven Feldern (Abb. 3a) ist die Aktivierung sehr gut dem stimulierten Finger zuzuordnen. Bei großen rezeptiven Feldern (Abb. 3b) hingegen findet sich ein Aktivierungsmuster, das auch den zweiten Nachbarfinger einschließt. Es konnte gezeigt werden, dass sich die laterale Hemmung unter dem Einfluss von Aufmerksamkeit und Aufgabenstellung ändert (Recanzone et al. 1992b, Ahissar et al. 1992).

Für ein besseres Verständnis des Zusammenhangs zwischen kortikalem Aktivierungsmuster und Ausmaß lateraler Inhibition wird dieses im Folgenden genauer erklärt.

Stimuliert man eine Stelle auf der Haut, so werden entsprechend der Überlagerung rezeptiver Felder mehrere Neuronen im Kortex aktiviert. Abbildung 4 verdeutlicht die Wirkung lateraler Inhibition.

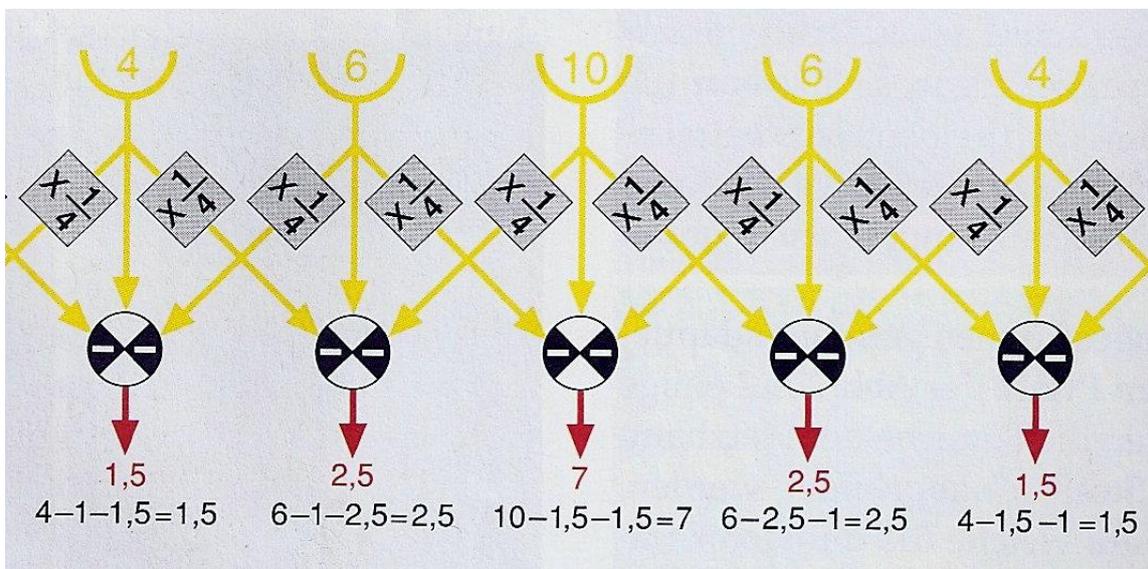
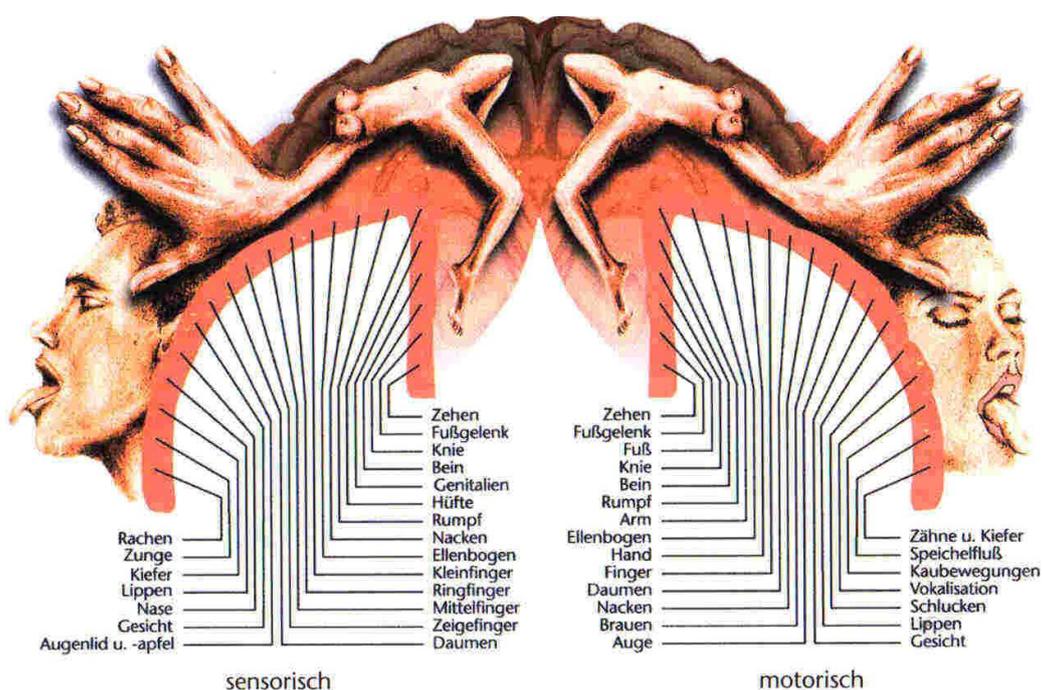


Abbildung 4: laterale Hemmung (Linder 1998, Seite 200), Schema mit Zahlenbeispiel: von jeder Nervenzelle zweigen seitliche Bahnen zu den Nachbarzellen ab. In diesen Abzweigungen wird die kommende Erregung auf ein ¼ abgeschwächt.

Während das Verhältnis von zentraler zu peripherer Aktivierung für den Aktivierungsvektor ohne laterale Inhibition $a = (4.0, 6.0, 10.0, 6.0, 4.0)$ 10:4 beträgt, vergrößert es sich aufgrund der Inhibition $a = (1.5, 2.5, 7.0, 2.5, 1.5)$ auf 7:1.5. Hier ist zu beobachten, dass jede aktivierte Nervenzelle ihre Nachbarzellen hemmt und umgekehrt, aber auch von allen Nachbarn gehemmt wird (Abb. 4). Je stärker also eine Zelle gereizt wird, desto stärker ist ihre Hemmwirkung auf die benachbarten Zellen. Demnach hemmt die in Abb. 4 dargestellte am intensivsten gereizte mittlere Nervenzelle die umgebenden schwächer gereizten Nervenzellen erheblich, während die schwächer gereizten Nachbarzellen die stark gereizte Zelle nur schwach hemmen. Zusätzlich konnten Friedmann et al. 2008 zeigen, dass die laterale Hemmung bei kleinen rezeptiven Feldern wesentlich stärker ausgeprägt ist als bei großen rezeptiven Feldern.

Wie bereits erwähnt, kann man in verschiedenen Hautarealen Unterschiede in der Rezeptordichte finden. Sie bildet sich in der Organisation des somatosensorischen Kortex ab. Hautareale mit einer hohen Rezeptordichte sind auch in ausgedehnten Kortexarealen repräsentiert, während Hautareale mit geringer Rezeptordichte auch nur kleinen Kortexarealen zugeordnet sind. Penfield und Rasmussen stellten diese Verteilung der Kortexareale 1950 erstmals als sogenannten sensorischen bzw. motorischen Homunculus dar



Projektionsfelder auf der Großhirnrinde (Homunculus)

Abbildung 5: Sensorischer und motorischer Homunculus (www.erzwiss.uni-hamburg.de 2000)

(Abb. 5).

Da die Fingerspitzen die mit Abstand höchste Rezeptordichte und eine entsprechend ausgedehnte kortikale Repräsentation aufweisen, werden sie für die nachfolgende Untersuchung verwendet. Hier kann eine sehr genaue Messung der Misslokalisierung erfolgen.

1.3. Taktile Reize im ZNS

Nachdem ein Stimulus in der Peripherie enkodiert wurde, wird die Reizinformation an das Zentralnervensystem weitergeleitet. Zum Verständnis der zentralen Verarbeitung taktiler Reize wird der Aufbau des ZNS und die wichtigsten Regionen, die an der Verarbeitung taktiler Stimuli beteiligt sind, erklärt.

1.3.1. Aufbau des ZNS

Das Zentralnervensystem besteht aus Gehirn und Rückenmark. Rezeptoren, Spinalnerven, viszerale Nervenbündel, motorische Nervenbahnen, usw. gehören zum peripheren Nervensystem. Taktile Stimuli werden in einem ersten Neuron über das Rückenmark und dann in den so genannten Hinterstrangbahnen zentralwärts zum Hirnstamm geleitet. Dieser setzt sich zusammen aus Medulla oblongata (verlängertes Rückenmark) und der Pons (Brücke). Im Hirnstamm werden die sensorischen Informationen auf ein weiteres Neuron umgeschaltet. Die nächste Station ist das Mesencephalon (Mittelhirn), welches als Zentrum für die Koordination verschiedener Sinnesbereiche mit dem Großhirn fungiert. Das Cerebellum (Kleinhirn) ist für die somatomotorische Koordination wichtig. Es sitzt in der hinteren Schädelgrube und besteht, wie das Großhirn, aus zwei Hemisphären, die durch den Vermis cerebelli (Kleinhirnwurm) miteinander verbunden sind. Das Kleinhirn ist mit dem Hirnstamm über die Pedunculi cerebellares (Kleinhirnstiele) verbunden. Motorische Informationen (z.B. aus dem Cortex) und wichtige sensorische Signale (z.B. aus dem Rückenmark) werden vom Kleinhirn verarbeitet und in Einklang gebracht.

Das Diencephalon (Zwischenhirn) beinhaltet den für die taktile Informationsverarbeitung wichtigen Thalamus und Hypothalamus. Der Thalamus ist eine subkortikale Umschaltstelle, über die die Information über taktile Reize zum Großhirn geleitet wird. Er ist das Tor zum Bewusstsein. Außerdem sind an der Verarbeitung taktiler Informationen noch das limbische System und das Corpus callosum beteiligt (siehe 1.3.2.2).

Das Großhirn nimmt eine weitere Verarbeitung der taktilen Information in der Großhirnrinde vor. Das Großhirn besteht aus zwei Hälften, von denen jede aus fünf Lappen besteht (Abb. 6), die so genannten Lobi, welche durch tiefe Fissuren voneinander getrennt sind. Es handelt sich um:

- Lobus frontalis (Stirnloben)
- Lobus parietalis (Scheitellappen)
- Lobus temporalis (Schläfenloben)
- Lobus occipitalis (Hinterhauptslappen)
- Lobus insularis (Inseln)

Die Einteilung der Hirnlappen und Windungen fand schon 1869 durch Alexander Ecker statt.

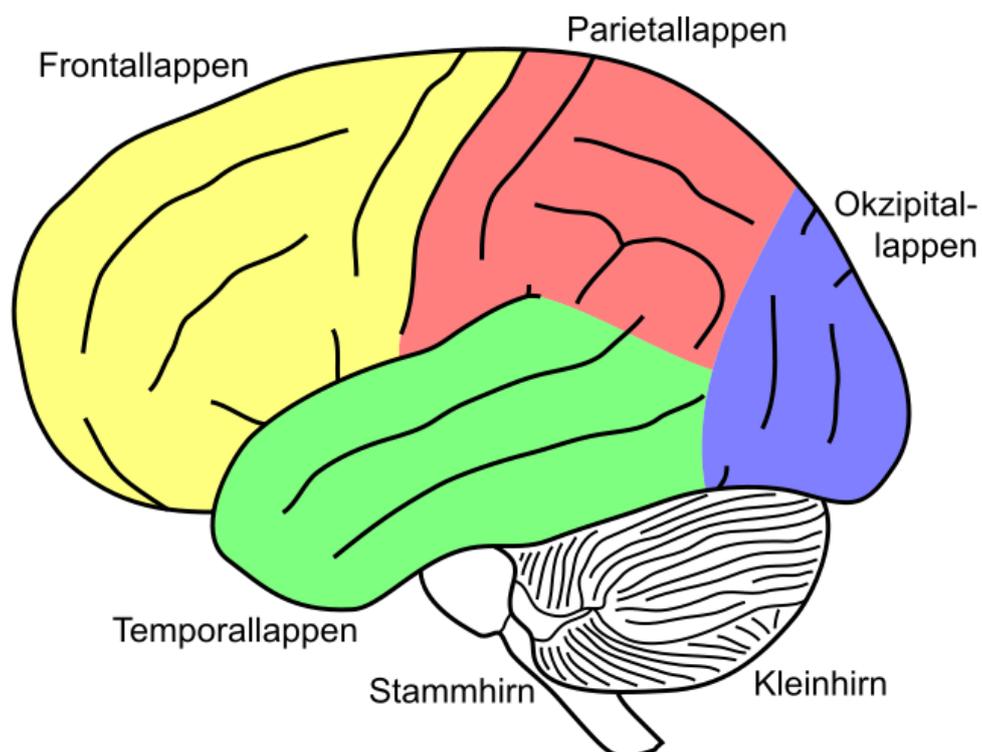


Abbildung 6: Großhirnlappen (Wikipedia 2009)

Jeder Lappen besitzt eine spezielle Verarbeitungsaufgabe, so dass die Lappen nicht nur eine anatomische Einteilung sind. Für die Verarbeitung taktiler Informationen spielt der Parietallappen eine sehr bedeutende Rolle, da hier der primär sensorische Kortex lokalisiert ist.

Ein auffallendes Merkmal der Großhirnrinde ist ihre starke Faltung. Die Windungen nennt man Gyri, die Furchen Sulci. Die Faltung des Gehirns führt zu einer Vergrößerung der Kortexoberfläche, welche beim Menschen circa 1800 cm² beträgt. Die Furchen unterteilt man in Primär-, Sekundär- und Tertiärfurchen. Die Primärfurchen sind bei jedem Menschen ungefähr gleich. Die Sekundär- und Tertiärfurchen unterscheiden sich zwischen einzelnen Menschen, was eine exakte Begrenzung von einzelnen funktionalen Gebieten schwierig macht (Geyer et al. 2001). Die Verarbeitung taktiler Informationen findet im Gyrus postcentralis statt, in dem der primär sensorische Kortex liegt. Er befindet sich kaudal vom Sulcus centralis.

Die Großhirnrinde wurde 1900 von Brodmann nach histologischen Gesichtspunkten in 52 so genannte Rindenfelder oder Areae unterteilt (Abb. 7). Brodmanns Einteilung wird noch heute verwendet, obwohl sie den Nachteil hat, dass die zytoarchitektonische Rindenfeldereinteilung nach rein morphologischen Aspekten erfolgt (Schleicher et al. 2005).

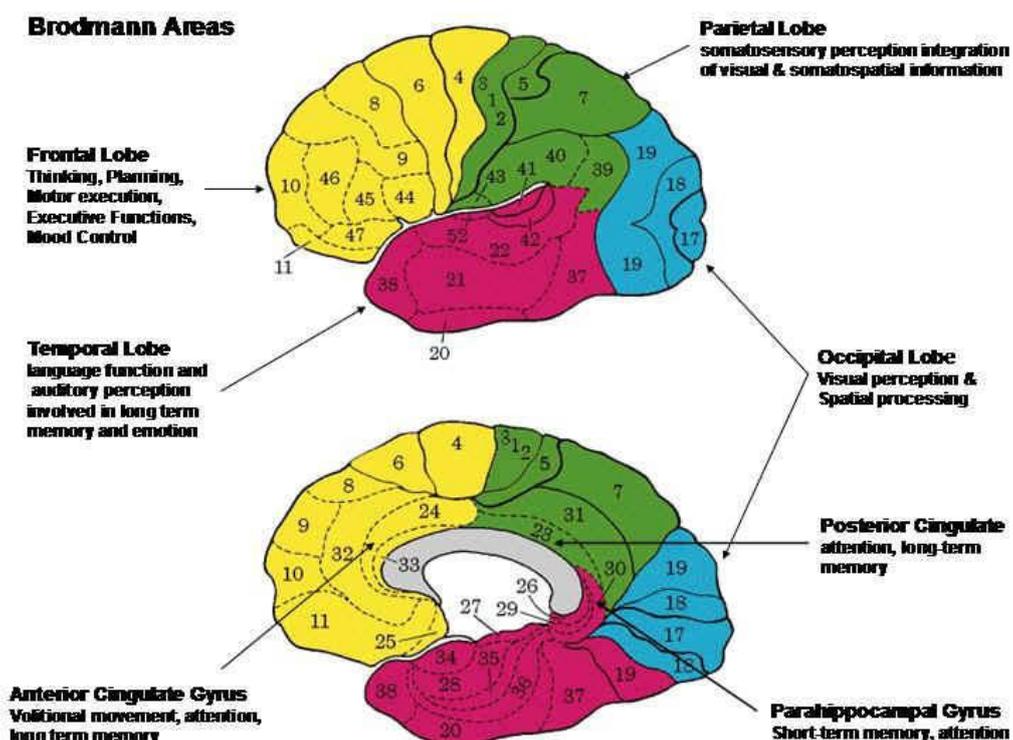


Abbildung 7: Brodmann Areale (www.appliedneuroscience.com 2009)

Die primär sensorischen Areale (SI-Kortex) entsprechen den Brodmannarealen 1 - 3, welche die primären Zentren für die Verarbeitung taktiler Informationen sind. Außerdem sind noch die sekundären Areale (SII-Kortex), die den Brodmannarealen 5, 7 und 40 entsprechen, für die taktile Verarbeitung wichtig, da diese Areale eine somatotope Organisation besitzen.

Der Austausch der Informationen zwischen den beiden Gehirnhälften findet über das Corpus callosum (Balken) statt. Der Balken wird von vorne nach hinten unterteilt in Rostrum (Schnabel), Genu (Knie), Truncus (Stamm) und Splenium (dickes Ende). Er besteht aus markhaltigen quer verlaufenden Nervenfasern, die direkt über dem 3. Ventrikel liegen. Besonders wichtig ist das Corpus callosum bei der Informationsübertragung taktiler Impulse auf die andere Gehirnhälfte. Das ist insbesondere für die SII-Kortizes von Bedeutung, da interhemisphärische Verbindungen überwiegend zwischen diesen verlaufen.

Mikroskopisch kann man zwei Typen Kortex unterscheiden. Es gibt den dreischichtigen Allokokortex und den sechsschichtigen Isokortex, die sich durch ihren histologischen Aufbau unterscheiden. Den entwicklungsgeschichtlich älteren Allokokortex, zu dem unter anderem Riechhirn und Hippocampus gehören, nennt man den heterotypischen, also andersartig aufgebauten Kortex. Beim Menschen besteht die Großhirnrinde zu 90% aus dem sechsschichtigen Isokortex. Dieser kann grob zwei Funktionsbereichen zugeordnet werden, der postzentral gelegenen Sensorik und der präzentral gelegenen Motorik.

Im folgenden Abschnitt werden die Grundlagen zum Verständnis der Theorien zur Entstehung der Misslokalisierung erläutert.

Für das Verständnis des Aufbaus der Großhirnrinde ist es wichtig die verschiedenen beteiligten Zelltypen zu kennen:

- Pyramidenzellen

Diese Zellen machen 85% aller Neuronen der Großhirnrinde aus. Ihr Perikaryon sieht aus wie eine Pyramide, was ihnen ihren Namen einbrachte.

Die Pyramidenzellen haben mehrere basale Dendriten und einen Hauptdendriten an der Spitze, der sich stark aufzweigt. Die Dendriten haben überall kleine Ausziehungen, die als Dornen oder „Spines“ bezeichnet werden. An diesen Dornen bilden die Dendriten synaptische Kontakte mit anderen Axonen aus. An der Basis der Pyramidenzellen befindet sich das Axon. Pyramidenzellen sind exzitatorische Zellen und haben meist Glutamat als Transmitter.

- Modifizierte Pyramidenzellen

Die modifizierten Pyramidenzellen nennt man auch bedornete Sternzellen. Man kann sie vor allem im primär sensorischen Kortex finden. Sie sind die afferenten Zellen der Großhirnrinde, die Informationen aus anderen Teilen des Gehirns empfangen, vor allem aus dem Thalamus. Sie sind im Kortex das erste Ziel sensorischer Information. Bei dieser Fragestellung sind sie wichtig, weil sie ein Ziel der sensorischen Information darstellen und somit potenziell eine Fehlerquelle bei der Ortskodierung des Sinnesreizes sein könnten. Sie leiten die Information exzitatorisch in angrenzende Hirnrindenschichten weiter. Diese Zellen sind topographisch organisiert, was bedeutet, dass sie nach verschiedenen Körperregionen geordnet sind. Sie erhalten ihre Informationen aus der kontralateralen Körperseite (Schubert et al. 2003).

- Nicht-Pyramidenzellen

Die Nicht-Pyramidenzellen sind eine Gruppe verschiedener Zellen, die sich dadurch von den Pyramidenzellen unterscheiden, dass ihre Perikaryen nicht pyramidenförmig sind und ihre Dendriten keine Dornen tragen. Außerdem verlassen ihre Axone die Großhirnrinde nicht. Nicht-Pyramidenzellen sind in aller Regel inhibitorische Zellen, die als Transmitter GABA verwenden. Zu ihnen gehören die Doppelbuschzellen, Kandelaberzellen, unbedornete Sternzellen, fusiforme Zellen, Marinotti-Zellen, Horizontalzellen und Bipolare Zellen.

Die Schichten des Isokortex werden auch Laminae genannt (Abb. 8):

- Lamina I

Die Schicht I enthält fast nur Axone, die horizontal zur Kortexoberfläche verlaufen. Dieses Faserbündel wird auch Exner-Streifen genannt. Es handelt sich um die oberste Faserschicht. In ihr befinden sich überwiegend Axone über die verschiedene Kortexareale miteinander verbunden sind. Hier sind kaum Zellkörper zu finden.

- Lamina II

In dieser Schicht befinden sich vor allem kleine bedornte Sternzellen und kleine Pyramidenzellen. Die kleinen Pyramidenzellen sind sehr dicht gepackt, so dass der Eindruck einer Körneransammlung entsteht. Daher wird diese Schicht auch äußere Körnerschicht genannt.

- Lamina III

Hier findet man überwiegend große Pyramidenzellen. In dieser Schicht werden die Pyramidenzellen von außen nach innen immer größer. Die axonalen Fortsätze der Pyramidenzellen bilden den Hauptteil der kortiko-kortikalen Faserverbindungen (Assoziations- und Kommissurenfasern).

- Lamina IV

In die Lamina IV gelangen die meisten Bahnen vom Thalamus ins Großhirn. An der Informationsverarbeitung sind zwei Zelltypen beteiligt: die Pyramidenzellen und die Sternzellen. Die Pyramidenzellen erhalten zumeist exzitatorische, also erregende Signale von den umliegenden Kolumnen. Die

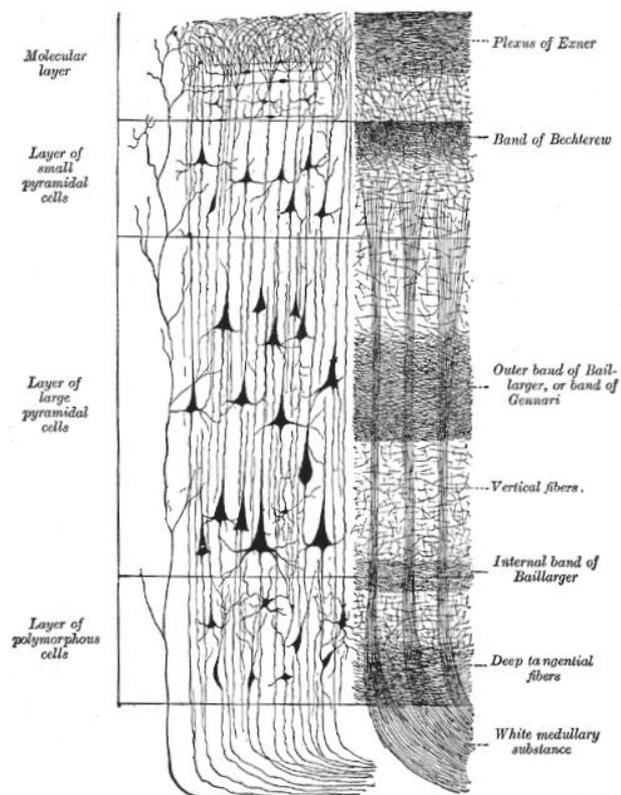


Abbildung 8: Laminierung des Isokortex (Wikipedia 2009)

kolumnäre Gliederung des Kortex soll im weiteren Verlauf des Textes erläutert werden. Sie werden durch Neuronen derselben Kolumne gehemmt, sprich von ihnen erhalten sie inhibitorische Impulse. Im Gegensatz zu den Pyramidenzellen erhalten die Sternzellen exzitatorische und inhibitorische Impulse nur von Neuronen derselben Kolumne. Das bedeutet, die Sternzellen sind für die Signalverarbeitung innerhalb einer Kolumne zuständig, was im Folgenden noch genauer dargelegt werden soll, und die Pyramidenzellen sind für die horizontale Informationsverarbeitung und die "top-down" Information innerhalb einer Kolumne und der benachbarten Kolumnen zuständig (Schubert et al. 2003). Die top-down Verarbeitung ist eine konzeptgesteuerte Verarbeitung als Form der Wahrnehmungsanalyse. Diese wird herangezogen, wenn es zum Beispiel um die Identifikation oder das Wiedererkennen von Objekten geht. Bei dieser Form der Verarbeitung ist das Wissen über und die Erfahrung mit Objekteigenschaften gefragt. Die Lamina IV wird von starken Bündeln horizontal verlaufender Fasern durchzogen. Diese Fasern sind markhaltig. Das Bündel wird als äußerer Baillarger-Streifen bezeichnet.

- Lamina V

Die fünfte Schicht enthält die großen Pyramidenzellen, die in andere Gehirnareale projizieren. Sie sind die größten Zellen der Großhirnrinde. Sie bilden die Kortexefferenzen zu subkortikalen, tiefer im Gehirn liegenden Arealen, wie Basalganglien, Hirnstamm und Rückenmark. Die Efferenzen ziehen nicht zum Thalamus. Auch die fünfte Schicht wird von einem horizontalen Streifen stark markhaltiger Fasern durchzogen. Man nennt diesen Streifen inneren Baillarger-Streifen. In diesen Streifen ziehen Axonkollaterale von Neuronen der zweiten, der dritten und der fünften Schicht.

- Lamina VI

In der sechsten und tiefst gelegenen Schicht findet man verschiedene Pyramidenzellarten, Sternzellen, die bedornt sind und sehr viele Interneuronen.

Dies ist eine anatomische Einteilung. Möchte man nun eine eher funktionelle Einteilung vornehmen, kann man den Isokortex in drei Einheiten aufteilen:

- Supragranuläre Schicht (Laminae I – III)
Diese Einheit ist hauptsächlich für das Erhalten von Informationen wichtig. Außerdem findet hier eine Vernetzung kortikaler Areale statt.
- Granuläre Schicht (Lamina IV)
Diese Einheit erhält den Input vom Thalamus. Es findet sowohl eine vertikale, als auch eine horizontale Vernetzung der Kolumnen statt.
- Infragranuläre Schicht (Laminae V und VI)
Diese dritte Einheit erhält Input aus der supragranulären Schicht und projiziert zu subkortikalen Bereichen des Gehirns (Schubert et al. 2003).

Sämtliche taktilen Reize, die von Rezeptoren in der Peripherie detektiert werden, werden geordnet weitergeleitet. Wie bereits erwähnt, kommen sie in der Großhirnrinde ihrer Herkunft entsprechend des sensorischen Homunculus sortiert an. Man nennt diese Sortierung Somatotopie. Die Somatotopie wird vom Rezeptor in der Haut bis zur Lamina IV, in der die Information im Kortex ankommt, beibehalten. Bei der Verarbeitung somatosensorischer Reize spielt jedoch nicht nur die horizontale Schicht IV eine Rolle, sondern auch die vertikalen Säulen im Kortex, die Kolumnen genannt werden.

Neben der horizontalen Gliederung in Laminae wird im Folgenden auf die vertikale Gliederung, also die kolumnäre Organisation der Großhirnrinde, detaillierter eingegangen. Die kolumnäre Organisation ist besonders in den sensorischen Gebieten ausgeprägt.

Zusätzlich zur somatotopen Gliederung der Oberflächensensibilität, die über verschiedene Bahnsysteme von der Hautoberfläche zum primär sensorischen Kortex geleitet wird, findet man in senkrechter Ausrichtung zur Kortexoberfläche tiefer gelegen Kartierungen der anderen Sinnesmodalitäten (Tiefensensibilität, Schmerz und Temperaturempfinden), die als Kolumnen imponieren.

Die Kolumnen sind die elementaren Module der Großhirnrinde (Abb. 9). Sie haben zwei Eigenschaften. Zum Einen sind sie ortspezifisch, was bedeutet, dass die Signale, die eine Kolumne erreichen, aus einem speziellen Hautareal kommen. Zum Anderen sind sie rezeptorspezifisch, was heißt, dass eine einzelne Kolumne gleichzeitig mehrere Inputs von gleichartigen Hautrezeptoren bekommen kann, die nicht unbedingt im selben Hautareal liegen müssen.

Beispielsweise kommen alle Signale von Ruffini-Körperchen einer Fingerkuppe in einer Kolumne an. Die Signale der Paccini-Körperchen desselben Hautareals kommen

in einer benachbarten Kolumne an. Aus dem kolumnären Aktivitätsmuster und der Integration kolumnärer Information werden die Reizeigenschaften decodiert.

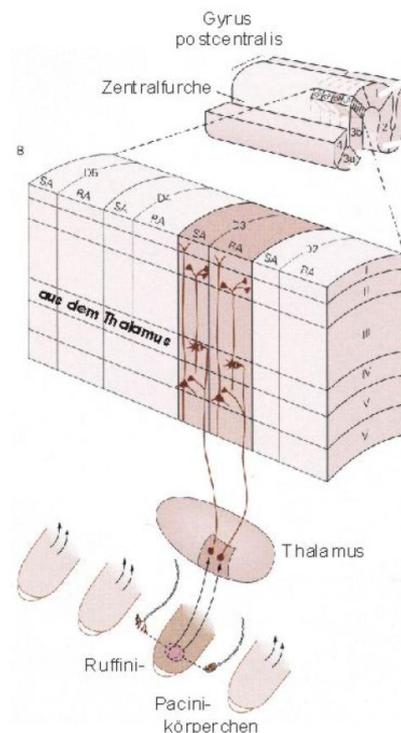


Abbildung 9: Kolumnen des Kortex (nach Gardner et al. 2000)

1.3.2. Verarbeitung taktiler Informationen im ZNS

1.3.2.1. Subkortikale Areale

Am Anfang der Bahnen taktiler Informationsverarbeitung stehen die oben beschriebenen Mechanorezeptoren. Nachdem sie mechanische Reize in elektrische Impulse umgewandelt haben, erfolgt die Weiterleitung über das Rückenmark. Die Axone des ersten Neurons treten über das Spinalganglion ins Hinterhorn des Rückenmarks ein. Im Hinterhorn des Rückenmarks ziehen die Fasern weiter bis ins verlängerte Mark. Dabei werden sie nicht verschaltet und bleiben auch auf derselben Seite wie bei ihrem Eintritt ins Rückenmark (ipsilateral). Das Hinterhorn des Rückenmarks besteht aus zwei Faszikeln, die sich ab dem oberen Thorakalmark auch als zwei Ausbuchtungen des Hinterhorns bemerkbar machen. Die beiden Faszikel weisen eine somatotopische Gliederung auf. Der Fasciculus gracilis führt Fasern aus den ipsilateralen

sakralen, lumbalen und unteren thorakalen Marksegmenten. Er liegt medial. Lateral des Fasciculus gracilis liegt der Fasciculus cuneatus, der die Fasern aus dem oberen Thorakalmark und dem Zervikalmark führt.

In der Medulla oblongata wird auf das zweite Neuron umgeschaltet. Die Umschaltung erfolgt in den zugehörigen Kernen Nucleus gracilis und Nucleus cuneatus. Für dieses Experiment spielt der Nucleus cuneatus die größere Rolle, da nur hier die Verarbeitung der taktilen Impulse der Hand stattfindet (Xu und Wall 1999). Das zweite Neuron leitet die sensorische Information vom Nucleus cuneatus bzw. gracilis in den Thalamus. Die Weiterleitung erfolgt im Lemniscus medialis. Er besteht aus den Fasern des Nucleus gracilis, den Fasern des Nucleus cuneatus und denen des Nucleus trigeminus, der die sensorischen Fasern des Gesichts und der Kopfhaut führt. Der Lemniscus medialis kreuzt zur kontralateralen Seite. Die somatotope Gliederung kehrt sich dabei um. Die oberen Abschnitte des Körpers liegen nun eher medial und die unteren Abschnitte des Körpers liegen nun lateral.

Der Thalamus ist die wichtigste Schranke für sensorische Informationen, die entweder aus dem Rückenmark oder aus anderen Teilen des Gehirns ankommen. Er nimmt einen großen Teil des Zwischenhirns ein, der aus vielen Kerngebieten besteht, die eine besonders starke Verbindung zum Großhirn aufweisen.

Das für dieses Experiment wichtigste Kerngebiet stellt der Nucleus ventralis posterior (NVP) dar. Dieser Kern ist in drei Unterkern zu unterteilen:

- Nucleus ventralis posterior lateralis (NVPL)

Hier enden die Fasern aus dem Rückenmarksbereich, was bedeutet, dass taktile Informationen aus der Hand in diesem Kern repräsentiert werden. Informationen aus der linken Körperseite werden dabei im kontralateralen rechten NVPL repräsentiert und umgekehrt. Die somatotope Gliederung der Fasern wird beibehalten.

- Nucleus ventralis posterior medialis (NVPM)
Dieser Kern erhält sensorische Informationen aus dem Gesichts- und Mundbereich (Xu und Wall 1999). Hier enden also die Fasern aus dem Trigeminusbereich.
- Nucleus ventralis posterior inferior (NVPI)
Die Fasern aus dem Thalamus ziehen in den Isokortex, genauer gesagt zum primär sensorischen Kortex (SI), wo die Informationen zu einer Wahrnehmung verarbeitet werden (Gardner und Kandel 2000). Der SII-Kortex wird auch von Fasern des Thalamus erreicht. Es handelt sich um Fasern aus dem NVPI (Burton et al. 1999).

1.3.2.2. Kortikale Areale

Hier sollen nun die verschiedenen Kortexareale beschrieben werden, die an der Verarbeitung taktiler Reize beteiligt sind.

1.3.2.2.1. SI-Kortex

Kortikale Areale lassen sich entsprechend ihrer Zytoarchitektur, ihrer neuronalen Vernetzungsmuster, ihrer Antworteigenschaften und entsprechend der Größe ihrer rezeptiver Felder einteilen (Moore et al. 2000).

Der SI-Kortex besteht aus vier Areae (1, 2, 3a und 3b). Er erstreckt sich vom Fundus des Sulcus centralis bis zum hinteren Rand des Sulcus postcentralis (Brodmann 1994, Iwamura et al. 1993). Jede Area weist eine streng somatotope Gliederung auf. Die Körperteile sind im Verhältnis zu ihrer relativen Bedeutung repräsentiert. Körperteile, die sehr berührungsempfindlich sind, wie zum Beispiel die Fingerspitzen oder die Lippen, besitzen eine sehr hohe Rezeptordichte und kleine rezeptive Felder (Simoes et al. 2001).

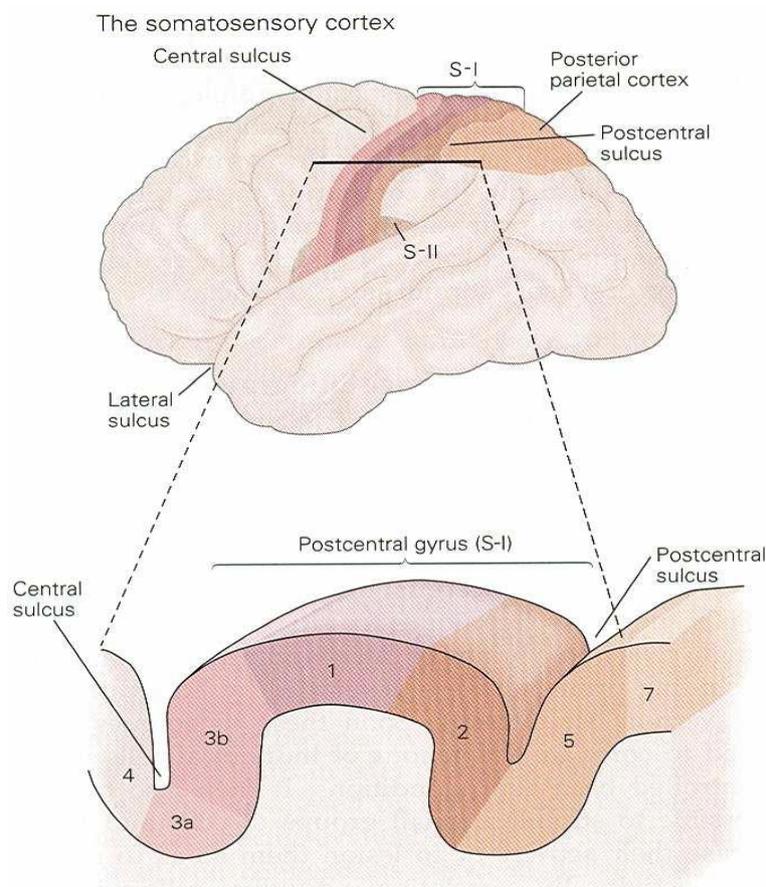


Abbildung 10: Lage und Aufbau des somatosensorischen Kortex im Großhirn (Kandel und Schwartz 2000)

Die einzelnen Areae weisen sehr große individuelle Unterschiede auf (Geyer et al. 2001). Eine schematische Darstellung der Lagebeziehungen findet sich in Abb. 10:

- Area 1

Die sich im Gyrus postcentralis befindliche Area 1 liegt posterior der Area 3b. Zusammen mit dieser bildet die Area 1 die Windung des Gyrus postcentralis. Zytoarchitektonische Unterschiede zu Area 3b betreffen Laminae III, IV und V, die in Area 1 weniger prominent ausgebildet sind als in Area 3b. Die Area 1 ist somatotop gegliedert und stellt eine spiegelbildliche Abbildung der somatotopen Gliederung der Area 3b dar, mit der sie eng verbunden ist (Blankenburg et al. 2003). Die Neuronen der Area 1 erhalten taktile Informationen vor allem von den schnell adaptierenden Rezeptoren der Haut. Hier findet man auch größtenteils rezeptive Felder

vom Multilokustyp, die weniger auf die Details der Stimuli reagieren, sondern eher Bewegungen, Begrenzungen wie Kanten oder die Auflösung von sich wiederholenden Mustern detektieren (Gardner und Kandel 2000).

Die Area 1 ist sowohl afferent als auch efferent mit den Hirnareae 2, 3a, 3b, 4 (primär motorischer Kortex) und dem SII-Kortex der ipsilateralen und der kontralateralen Seite verbunden (Krubitzer et al. 1998). Sie hat auch Verbindung zum Thalamus, genauer gesagt zum NVPL Kerngebiet.

- Area 2

Sie grenzt unten an die Area 5 und oben an die Area 1 (Iwamura et al. 1993, Pons et al. 1985) und liegt im unteren Anteil des Sulcus postcentralis. Dieses Brodmanngebiet ist nach unten schwierig abgrenzbar. Durch eine Studie konnte gezeigt werden, dass die Area 2 individuell verschiedene Grenzen aufweist. Die Untersuchung wurde an menschlichen Gehirnen durchgeführt (Grefkes et al. 2001). Die Area 2 weist eine besonders dichte Lamina IV auf. Das ist für diese Arbeit von besonderer Wichtigkeit, da die vierte Schicht das erste Ziel taktiler Information im Kortex ist.

Iwamura zeigte, dass die Area 2 ihre Informationen von Rezeptoren der Tiefensensibilität, Muskelspindeln und Hautrezeptoren bezieht (Iwamura et al. 1993). Die Neuronen der Area 2 verarbeiten vor allem Informationen wie die Größe und die Struktur von Objekten (Gardner und Kandel 2000). Die rezeptiven Felder sind größer und komplexer als die der Area 1. Die höchste Stufe sensorischer Verarbeitung stellen rezeptive Felder in dieser Area dar, die auf die Stellung von Gelenken reagieren und diese detektieren können.

Speziell zum oberen Teil des Kerngebiets NVP im Thalamus bestehen Verbindungen mit der Area 2. Außerdem können noch Vernetzungen mit den Areae 1, 3a, 3b und 6 sowie mit dem SII-Kortex und dem primär motorischen Kortex, der Area 4 festgestellt werden (Hlushuk et al. 2006).

Besonders an dieser Area ist, dass hier so genannte Hybridneuronen zu finden sind, die Geschwindigkeiten und Oberflächen wahrnehmen können. Diese Eigenschaft ist wichtig, um taktile Impulse während Hand- und Objektbewegungen wahrnehmen zu können. Näheres ist darüber noch nicht bekannt (Iwamura et al. 2001).

- Area 3a

Die Literatur ist sich nicht einig, ob die Area 3a überhaupt so abgegrenzt existiert (Moore et al. 2000). Die Area 3a liegt in der Tiefe des Sulcus centralis. Sie liegt zwischen der Area 3b und der Area 4 (Krubitzer et al. 2004). Man geht davon aus, dass die Ausdehnung der Area erheblich von der individuellen Entwicklung abhängt (Geyer et al. 2001, Moore et al. 2000). Da die Area 3a nicht für das Erkennen taktiler Stimuli verantwortlich zu sein scheint, wird hier nicht genauer auf diese Area eingegangen.

- Area 3b

Die Area 3b liegt unter der Area 1 und über der Area 3a und erstreckt sich im Wesentlichen über die Vorderwand des Gyrus postcentralis (Moore et al. 2000). Sie bildet mit der Area 1 die Windung des Gyrus postcentralis. Dieses kortikale Gebiet ist somatotop gegliedert. Die Area 3b ist die erste Station der Verarbeitung taktiler Reize im SI-Kortex (Ploner et al. 2000). Die Neuronen der Area 3b bekommen hauptsächlich Reize von den oberflächlichen schnell und langsam adaptierenden Rezeptoren (siehe 1.2.1.) der Haut (Friedmann et al. 2004, Taoka et al. 1998). Die Neuronen zeigen größtenteils ein phasisches oder tonisch-phasisches Entladungsmuster. Ein Teil der Neuronen spricht auch auf Geschwindigkeit an und kann somit den Anfang und das Ende einer Bewegung detektieren (Chapman et al. 1991, Tremblay et al. 1996).

Die Neuronen haben zum Großteil rezeptive Felder vom Singlelocustyp. Das bedeutet, dass es im rezeptiven Feld eine zentrale Erregungsregion gibt, die von einem inhibitorischen Ring umgeben ist, um einen besseren Kontrast zu erzielen und so die räumlich Auflösung des Stimulus genauer zu bestimmen. Die rezeptiven Felder sind voneinander abgrenzbar und werden von distal nach proximal größer (Iwamura et al. 2002; Gardner und Kandel 2000). Nach der Brodmanneinteilung hat diese Area eine prominente Lamina III und eine prominente Lamina IV.

Die meisten Informationen, die die Area 3b erreichen stammen vom kontralateralen NVPL des Thalamus (Padberg und Krubitzer 2006). Weiterhin erhält die Area 3b auch Input durch die Areae 1 und 2. Die Neuronen der

Area 3b selbst ziehen zu den Areae 1, 2, 3a und zum SII-Kortex. Die Besonderheit dieses Hirnareals ist, dass es sehr starke Vernetzungen mit anderen sensorischen Zentren zeigt, sowohl ipsilateral, als auch kontralateral.

Details der Verarbeitung taktiler Reize innerhalb des SI-Kortex sind noch unklar. Genau bewiesen ist weder die Hypothese der Verarbeitung der Reize in den Unterregionen von SI in Parallelschaltung, noch die Hypothese der Reihenschaltung. In diesem Zusammenhang versteht man unter einer Parallelschaltung die gleichzeitige Aktivierung von Arealen des primären somatosensorischen Kortex durch den Thalamus. Falls dabei einzelne Areale durch Schädigung ausfallen, so ist die Verarbeitung möglicherweise beeinträchtigt, jedoch sollte sie in nachgeschalteten Arealen weiterhin möglich sein. Das bedeutet die Aktivierung in den verschiedenen Arealen erfolgt unabhängig voneinander. Anders bei der Reihenschaltung, bei der eine sequentielle Verarbeitung stattfindet. Die Areale sind in Abhängigkeit zueinander geschaltet, was einen Ausfall des Verarbeitungsweges impliziert, sollte ein Areal als Teil des Weges ausfallen. Für die Misslokalisierung bedeutet das, einmal entstanden, wird sie von Verarbeitungsstation zu Verarbeitungsstation weitergegeben. Im Gegensatz dazu könnte bei der Parallelschaltungsvariante auf diese Weise neben der Information, die eine Misslokalisierung beinhaltet, auch eine Information mit der korrekten Ortslokalisierung weiterverarbeitet werden.

Die zunehmende Größe und die ebenfalls zunehmende Komplexität der rezeptiven Felder von kranial nach kaudal im SI-Kortex und die Konvergenz auf ein Neuron sind ein guter Hinweis für eine Reihenschaltung bei der Verarbeitung (Taoka et al. 1998). Dies stützt auch die Tatsache, dass die Areae 3a und b mehr Afferenzen aus dem Thalamus erhalten als alle anderen Areae des SI-Kortex und Efferenzen zu den Areae 1 und 2 bilden (Iwamura et al. 1983). Besonders anschaulich liefert die Studie von Garraghy einen Hinweis auf die Verarbeitung nach Art der Reihenschaltung. Nachdem im Tierversuch die Handregion der Areae 3a und 3b durch Ablation zerstört worden war,

konnte eine entsprechende Inaktivierung des Handareals in der Area 1 nachgewiesen werden (Garraghty et al. 1990).

Argumente dafür, dass die verschiedenen somatosensorischen Kortizes parallel geschaltet sind, ergeben sich zum Beispiel aus der Existenz von Verbindungen dieser Areale zum Thalamus (Gardner et al. 2000). Mittels sensorisch evozierter Potentiale konnte eine Arbeitsgruppe nach peripherer Stimulation simultane Aktivitäten in Areae 1 und 3b zeigen. Diese beiden Areae müssen folglich unabhängig voneinander - wie bei einer Parallelschaltung - vom Thalamus erregt worden sein (Hashimoto et al. 2001).

1.3.2.2.2. SII-Kortex

Der SII-Kortex enthält eine nicht so streng somatotopisch gegliederte Repräsentation der sensorischen Hautareale wie der SI-Kortex. Die Funktion des SII-Kortex und seine Rolle bei der Verarbeitung taktiler Reize sind weitgehend unklar. Er besitzt verschiedene Verbindungen zu den oben beschriebenen kortikalen Arealen. Darüber hinaus bildet er Vernetzungen mit dem limbischen System - einschließlich Amygdala und Hippocampus - welches für das taktile Gedächtnis wichtig ist (Kaas 1993). Besonders zu erwähnen ist, dass SII auch nozizeptive Afferenzen besitzt (Lin und Forss 2002). Der SII-Kortex spielt unter anderem für das Erkennen von Form, Textur und Größe von Objekten eine Rolle. An diese Fähigkeiten sind Lernprozesse gekoppelt, die individuell sehr unterschiedlich sein können und damit möglicherweise die individuelle Gestaltung des SII-Kortex erklären (Disbrow et al. 2000). Der SII-Kortex weist sowohl einzigartige als auch überlappende Verschaltungsmuster auf, welche für die Gedächtnisbildung wichtig sind. Gestützt wird diese Annahme durch Experimente bei Menschen, denen dieser Anteil des Kortex entfernt wurde. Sie litten unter taktiler Agnosie, was bedeutet, dass die Menschen Gegenstände durch Tasten nicht erkennen konnten, obwohl das Tastempfinden intakt war (Caselli 1993).

1.3.2.3. Hand und Finger – Verarbeitung der taktilen Reize

Hände und Finger sind für den Menschen von großer Bedeutung, um motorische Aufgaben zu bewältigen oder taktil die Umwelt wahrzunehmen. Dementsprechend wichtig ist deren Repräsentation im Gehirn. Die Repräsentation im Gehirn ist nicht starr festgelegt, sondern verändert sich in Abhängigkeit des Gebrauchs der Hände. Sie unterscheidet sich daher stark interindividuell zwischen verschiedenen Menschen (Gelnar et al. 1998).

Im SI-Kortex sind Hände und Finger in jeder Area somatotop gegliedert vertreten. Einzelne Finger sind dabei lateral nebeneinander repräsentiert (Penfield 1950, Penfield und Rasmussen 1990). Finger haben unterschiedlich große Repräsentationsgebiete von 15 – 20 mm (Hari und Forss 1999).

Im Vergleich der Area 1 und 2 fällt auf, dass es von Area 1 nach Area 2 zunehmend zu einer Überlappung der Fingerrepräsentation kommt. Diese Tatsache ist für dieses Experiment von Bedeutung, da das Phänomen systematischer Misslokalisationen damit zusammenhängen könnte, dass durch die Überlappung Fehler in der Wahrnehmung der Ursprungsorte der taktilen Stimuli entstehen könnten. Zum besseren Verständnis soll die Bedeutung von Hand- und Fingerrepräsentation in den verschiedenen Areae beleuchtet werden:

- Area 1 und 2

In Untersuchungen von Sato und Young zeigte sich, dass der Daumen am weitesten lateral und der kleine Finger am weitesten medial am Gyrus postcentralis repräsentiert ist. Obwohl die Zentren der Fingergebiete eine klare Reihenfolge im somatosensorischen Kortex aufweisen, nahm die Überlappung von Area 1 nach Area 2 zu. Die kleinste Überlappung war zwischen Daumen und Zeigefinger zu finden, während Mittel-, Ring- und kleiner Finger größere Überlappungen aufwiesen. Die letztgenannten Finger waren auf einem sehr kleinen Gebiet repräsentiert (Sato et al. 2005, Young et al. 2004).

- Area 3a

Es konnte gezeigt werden, dass rezeptive Felder in dieser Region oft mehrere Finger umfassen. Die Organisation der Area ist interindividuell

sehr verschieden. Krubitzer stellt die Hypothese auf, dass das Erscheinungsbild der Area 3a ein Ergebnis der aktuellen Nutzung der Hand darstellt (Krubitzer et al. 2004).

- Area 3b

Padberg konnte zeigen, dass auch in dieser Area die Finger eine von laterale nach mediale Anordnung zeigen. Zusätzlich zeigte sich eine von proximal nach distale Gliederung für die einzelnen Finger. Dabei waren die Fingerspitzen kranial und die Fingergrundgelenke kaudal gerichtet. (Padberg und Krubitzer 2006). In Untersuchungen an Makkaken fand Manger heraus, dass in Area 3b eine sehr starke Überlappung der Finger existiert (Manger et al. 1997).

Für den S2-Kortex ist es besonders bemerkenswert, dass keine strenge Trennung der Repräsentation des Handareals und des Gesichtsareals zu finden ist (Hayashi et al. 1999). Außerdem nimmt die somatotopie Gliederung vom SI-Kortex zum SII-Kortex hin ab, was eine Studie von Young et al. (2004) zeigte. Am größten war die räumlich Trennung der Daumenrepräsentation. Die anderen Finger konnten nicht klar lokalisiert werden (Hamada et al. 2000).

1.4. Lernprozesse

Die Organisation des primären und sekundären sensorischen Kortex ist durch verschiedene Einflussfaktoren nicht nur während der Entwicklungsphase, sondern auch noch später veränderbar (Flor 2000). Wie bereits oben erwähnt, hängt die Repräsentationsfläche eines Körperteils stark von dessen Wichtigkeit im Alltag bzw. von dessen Gebrauch ab. So ist es möglich, dass innerhalb bestimmter Grenzen durch vermehrte oder verminderte Rezeptoraktivität der Haut die Repräsentationsfläche des zugehörigen Hautareals vergrößert wird oder schrumpft.

Man unterscheidet zwischen kurzfristigen und längerfristigen Veränderungen, die mit funktionellen bzw. strukturellen Veränderungen assoziiert sind. Bei Veränderungen, die als kortikale Reorganisation bezeichnet werden, bilden sich also keine neuen Strukturen, sondern vorhandene Strukturen erhalten neue Aufgaben (Calford 2002). Man vermutet, dass es sich bei der kortikalen

Reorganisation um eine funktionelle Reorganisation handelt. Bestehende Strukturen erhalten eine neue Funktion. Kortikale Plastizität wird hier als Ergebnis physiologischer Interaktion und nicht als anatomische Veränderung betrachtet (Calford 2002). So kann eine aktivitätsabhängige Ausdehnung der kortikalen Repräsentation eines Körperteils auf Kosten benachbarter Areale dadurch zustande kommen, dass divergente inhibierte kortikale Neuronenverbindungen, die zugunsten dominierender Verbindungen keine Funktionalität aufweisen, durch veränderten Input in Minutenschnelle wieder aktiviert werden. Dieser Vorgang wird als Demaskierung bezeichnet (Calford 2002, Calford und Tweedale 1991, Jones et al. 1997). Umgekehrt werden Neuronen in den Arealen wieder gehemmt, wenn diese an Funktionalität verlieren. Betrachtet man die Natur dieser Inhibitionsvorgänge, die im Einklang mit der Präzision und Ordnung der kortikalen Repräsentationen steht und für deren rasche Veränderbarkeit verantwortlich ist, erfordert diese eine Quelle ständigen Inputs aus der Peripherie (Calford 2002).

Eine andere Theorie zu Lernprozessen beruht auch auf der Eigenschaft des Kortex neuronale Netzwerke ausbilden zu können (Allard et al. 1991). Neuronale Netzwerke sind Funktionseinheiten, bei denen sich variabel je nach Bedarf Neuronen immer wieder zu neuen Verbänden zusammenschließen. Das bedeutet eine sehr große Flexibilität. Dank dieser Eigenschaft ist es möglich schnell und adäquat auf Reize zu reagieren und sich anzupassen.

Kortikale Plastizität ist jedoch nicht nur die Folge funktioneller Verschaltungsänderung, sondern ebenfalls die Folge anatomischer Veränderung, wie das Auswachsen von Axonkollateralen (Florence et al. 1998, Darian-Smith und Gilbert 1994).

Die verschiedenen Mechanismen kortikaler Reorganisation unterscheiden sich hinsichtlich des Faktors Zeit. Während eine funktionelle Umstrukturierung binnen kürzester Zeit möglich ist, stellen anatomische Veränderungen länger andauernde Prozesse dar.

Speziell im Hinblick auf plastische Veränderungen des somatosensorischen Kortex wurde in mehreren Studien festgestellt, dass die vermehrte oder verminderte sensorische Reizung eine große Rolle spielt. Hashimoto stellte bei

Geigenspielern im Vergleich zu Nichtmusikern eine Vergrößerung der Area 3b und eine vermehrte Überlappung der Repräsentationsgebiete der Finger fest (Elbert et al. 1998, Hashimoto et al. 2004). Zu diesem Ergebnis kam auch eine Studie mit Blinden, die Braille-Schrift lasen. Für die Finger, die gemeinsam die Braille-Schrift abtasten, wurde eine vermehrte kortikale Überlappung der Repräsentationsgebiete festgestellt (Sterr et al. 1998).

Interessant für das vorliegende Experiment ist, ob Lernprozesse, Aufmerksamkeit, und Motivation Faktoren, die möglicherweise die Misslokalisationsverteilungen beeinflussen.

1.5. Fragestellung des Experiments

In der vorliegenden Arbeit sollen die physiologischen Grundlagen für das Phänomen systematischer Misslokalisationen taktiler Reize mittels Wahrnehmungsexperimenten untersucht werden. Dabei werden zwei Hypothesen getestet. Die erste Hypothese geht davon aus, dass systematische Misslokalisationen bei der Verabreichung schwelennaher taktiler Reize auf der Ebene der Hautrezeptoren entstehen. Die alternative Hypothese nimmt hingegen an, dass sich systematische Misslokalisationsphänomene auf die Eigenschaften kortikaler Verschaltungen zurückführen lassen. Im Folgenden werden die beiden Hypothesen erläutert und Voraussagen abgeleitet.

- **Periphere Entstehung systematischer Misslokalisationen:**

Die periphere Entstehung systematischer Misslokalisationen basiert auf der Beobachtung, dass die in der Haut liegenden taktilen Rezeptoren unterschiedliche Empfindlichkeiten aufweisen, und dass sie unterschiedlich große rezeptive Felder besitzen. Bei gut wahrnehmbaren Reizen wird möglicherweise die ganze Palette somatosensorischer Rezeptoren aktiviert. Für die Lokalisation der Reize könnten dabei die Nicht-Vater-Paccini-Rezeptoren mit ihren kleinen rezeptiven Feldern und folglich ihrer großen räumlichen Auflösung in Frage kommen. Allerdings weisen diese Rezeptoren eine hohe Schwelle auf. Zudem arbeiten sie am besten bei Reizfrequenzen unter 10 bis 20 Hz. Wird nun die Reizintensität auf den

Bereich der Lokalisations- bzw. Wahrnehmungsschwelle abgesenkt, so werden die höherschweligen Rezeptoren nicht mehr erregt. Zu guter Letzt werden Informationen nur noch von den empfindlichsten Rezeptoren aufgenommen, den Vater-Paccinischen-Körperchen. Die Paccinischen-Körperchen sind die empfindlichsten Rezeptoren, insbesondere im Frequenzbereich zwischen 100 und 200 Hz, und können mit den geringsten Aktivitäten aktiviert werden. Allerdings besitzen sie gleichzeitig relativ große rezeptive Felder, was eine präzise Ortskodierung schwierig macht und zu einer ungenauen Lokalisation der Reize führt. Es ist davon auszugehen, dass diese ungenaue Lokalisation zu Fehlern führt, die genau dem Muster systematischer Misslokalisationen entsprechen, mit einer bevorzugten Nennung von falsch lokalisierten Reizorten in der Nachbarschaft der tatsächlich stimulierten Hautregion.

- **Zentrale Entstehung systematischer Misslokalisationen:**

Als alternative Hypothese kommt eine zentrale Entstehung der Misslokalisationen in Frage. Wie Untersuchungen zur kortikalen Organisation des primären somatosensorischen Kortex zeigen, ist die Repräsentation einzelner Finger zumindest in einzelnen Subgebieten von SI nicht klar abgegrenzt. Zahlreiche Studien bestätigen, dass es im primären und sekundären somatosensorischen Kortex eine Überlappung der Repräsentationsgebiete der Finger gibt (Biermann et al. 1998, Churchill et al. 1998, Disbrow et al. 2000, Gelnar et al. 1998). Man könnte nun mutmaßen, dass gut lokalisierbare Reize mittels lateraler Inhibition eine Kontrastverstärkung in den kortikalen Repräsentationsgebieten bewirken, und somit eine eng umschriebene kortikale Aktivierung bewirken. Im Gegensatz dazu fällt bei schwachen Intensitäten die laterale Inhibition geringer aus, und es kommt zu einer Verbreiterung der Aktivierung in den Repräsentationsarealen mit einer entsprechenden Zunahme von Lokalisationsfehlern (Friedmann et al. 2008). Dieser Mechanismus hätte den Vorteil, dass taktile Reize mit geringen Intensitäten aufgrund der herabgesetzten lateralen Inhibition immer noch eine ausreichende kortikale

Aktivierung auslösen, die eine Wahrnehmung erlaubt, allerdings auf Kosten einer genauen Lokalisation.

Ziel der vorliegenden Studie ist es, die Basis systematischer Fehllokalisierung zu finden. Die Untersuchung wird anhand von taktilen Vibrationsreizen durchgeführt.

Die Durchführung des Misslokalisierungsexperiments mit Vibrationsreizen erlaubt es, Misslokalisationsprofile für einzelne Rezeptorentypen, die sich durch unterschiedliche Frequenzspezifitäten auszeichnen, zu bestimmen. So führt eine Reizung mit Frequenzen von 100 Hz dazu, dass überwiegend die Paccinischen-Körperchen aktiviert werden. Ein eventuelles Auftreten eines systematischen Misslokalisationsprofils bei dieser Stimulation würde dann für eine Beteiligung der Paccinischen-Körperchen sprechen und damit eine periphere Entstehung des systematischen Misslokalisationsprofils nahelegen.

In den Untersuchungen werden dabei die fehllokalisierten Reize, die aufgrund der schwachen Intensität fälschlicherweise an Fingern lokalisiert werden, die nicht mit dem stimulierten Finger übereinstimmen, untersucht. Im Gegensatz zu vorausgegangen Studien werden nicht alle fünf Finger stimuliert, sondern lediglich drei Finger (Zeige-, Mittel- und Ringfinger), um mit der Dauer des Experiments nicht die Probanden zu überfordern. Insgesamt besteht die Untersuchung aus zwei verschiedenen Versuchsteilen:

Im ersten Versuchsteil werden die Misslokalisationsprofile für 3 verschiedene Frequenzen von 10, 20 und 100 Hz bestimmt. Die Stimulationsfrequenz von 100 Hz entspricht dabei der optimalen Arbeitsfrequenz der Vater-Paccini-Körperchen. Zusätzlich wurden noch 10 und 20 Hz ausgewählt. Bei diesen Frequenzen sind die anderen Hautrezeptoren am empfindlichsten. Falls die Hypothese der peripheren Entstehung der Misslokalisation zutreffen sollte, sollte ein systematisches Misslokalisationsprofil bevorzugt für die Stimulation mit 100 Hz auftreten, der idealen Arbeitsfrequenz der Vater-Paccini-Körperchen.

Im zweiten Versuchsteil wird an allen drei Fingern ein Maskierungsreiz dargeboten, während gleichzeitig schwache gepulste Stimuli verabreicht

werden. Die Maskierung besteht aus einer dauerhaften Vibration mit einer Frequenz von 100 Hz. Mit dieser Vorgehensweise werden selektiv die Vater-Paccini-Körperchen unempfindlicher gemacht. Sollte eine periphere Entstehung des Misslokalisationsphänomens zutreffen und sollte dies durch die Vater-Paccinischen-Körperchen vermittelt werden, so sollte deren Maskierung zu einem Verschwinden des systematischen Misslokalisationsprofils führen. Nach dem Weber-Fechnerschen-Gesetz können Rezeptoren bei der Darbietung starker Reize feine Unterschiede nicht mehr detektieren. Bei Maskierung der Vater-Paccinischen-Körperchen sollte die Lokalisation der gepulsten Reize daher durch die Nicht-Vater-Paccini-Rezeptoren erfolgen, die optimale Arbeitsfrequenzen im Bereich von 10 Hz aufweisen.

2. Material und Methoden

2.1. Versuchspersonen

An der Studie zur Wahrnehmung schwellennaher taktiler Vibrationsreize nahmen 13 Personen, 6 Frauen und 7 Männer teil. Sie waren zwischen 20 und 30 Jahren alt. Das Durchschnittsalter und die Standardabweichung betragen $26 \pm 2,5$ Jahre. Alle Versuchspersonen waren Rechtshänder, was anhand des Edinburgh Inventory (Oldfield, 1971) festgestellt wurde. Der Test erfragt, mit welcher Hand verschiedene manuelle Aufgaben, wie zum Beispiel das Schneiden mit einer Schere, Schreiben oder das Anzünden eines Streichholzes, ausgeführt werden. Anhand der Präferenz für die eine oder die andere Hand wurde entsprechend den Antwortkategorien, nur rechts (0 - 2), eher rechts (0 - 1), beide Hände (1 - 1), eher links (1 - 0), nur links (2 - 0), der Edinburgh-Score ermittelt. Für die Teilnehmer der vorliegenden Untersuchung lag dieser zwischen 0,578 und 1.

Einschlusskriterien für die Probanden waren das Alter und die Rechtshändigkeit. Probanden wurden von der Untersuchung ausgeschlossen, falls sie unter einer neurologischen Erkrankung (Morbus Alzheimer, Zustand nach Schlaganfall, Demenz, Multiple Sklerose) oder psychiatrischen Störungen litten (z.B. Schizophrenie). Ein weiteres Ausschlusskriterium war ein diagnostizierter Diabetes.

Die Studie wurde vom lokalen Ethikkomitee der Medizinischen Fakultät Tübingen geprüft und genehmigt. Alle Probanden nahmen freiwillig an der Studie teil. Nach einer schriftlichen Aufklärung über die Studie anhand eines Informationsblattes und einer ausführlichen mündlichen Aufklärung, bei der alle eventuell bestehenden Fragen ausgeräumt wurden, willigten die Probanden mit einer schriftlichen Einverständniserklärung in die Teilnahme an der Studie ein. Alle Probanden erhielten eine Aufwandsentschädigung von 20 Euro für ihr Mitwirken an der Untersuchung.

2.2. Versuchsaufbau

2.2.1. Apparat

Zur Applikation der schwellennahen taktilen Vibrationsreize wurde ein piezoelektrischer Simulator verwendet. Der Apparat bestand aus einer Stimulationseinrichtung und aus Antworttastern.

Die Stimulationseinheit (Abb. 11) bestand wiederum aus drei Reizgebern mit denen der Zeige-, Mittel- und Ringfinger taktil stimuliert wurden. Dazu wurden die Finger der linken Hand mit der Palmarseite auf die Reizgeber gelegt und fixiert. Anschließend wurde die linke Hand bequem auf einem Kissen positioniert und mit einer Decke bedeckt.

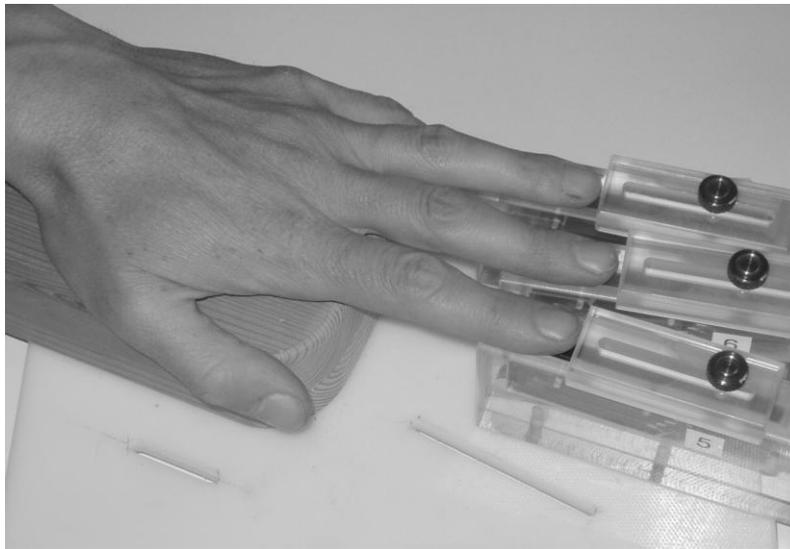


Abbildung 11: Stimationsapparatur

Die Reizgeber (Abb. 12) für die einzelnen Finger basierten auf einem Displayelement zur Darstellung einer Bildschirmzeile in Brailleschrift für blinde Computernutzer (metec AG, Stuttgart, Deutschland). Ein Brailleelement bestand aus 8 Stiften, die in 2 Spalten und 4 Reihen angeordnet sind. Die einzelnen Stifte konnten über einen Computer individuell durch die Aktivierung von Piezokristallen angesteuert werden und taktile Muster zur Darstellung alphanumerischer Zeichen bilden. In der vorliegenden Untersuchung wurden allerdings nur 6 der 8 Stifte verwendet, die in einer 2 x 3 Matrix angeordnet waren. Die Stifte stimulierten die aufliegenden Finger mit Vibrations- und Pulsreizen.

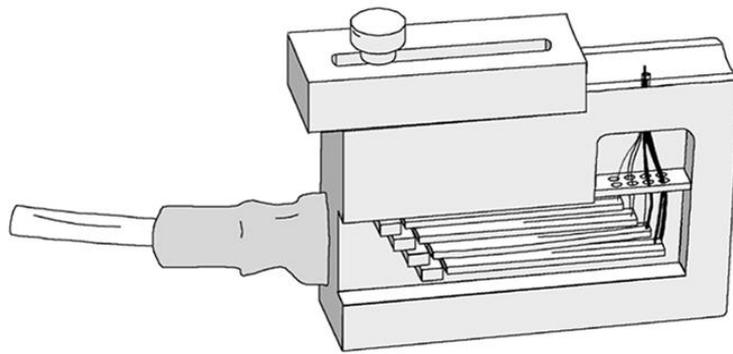


Abbildung 12: Reizgeber

Die Antworteinheit, die mit der rechten Hand bedient wurde und über die die Probanden mitteilen konnten, an welchem Finger sie den Reiz gespürt hatten, besteht aus drei Tastern und einem Computerbildschirm. Um systematische Antworttendenzen zu minimieren, wurde die Zuordnung der Taster zur Wahrnehmung an einzelnen Fingern in jedem Reizdurchgang zufällig definiert. Auf dem Computerbildschirm waren daher drei Rechtecke abgebildet, die jeweils den Tastern zugeordnet waren. Nach jedem Reizdurchgang wird über den Rechtecken ein Buchstabe entweder ein Z für Zeigefinger, ein M für Mittelfinger bzw. ein R für Ringfinger eingeblendet.

2.2.2. Ergebnisdokumentation

Die Versuchspersonen wurden aufgefordert nach jeder Stimulation durch Tastendruck mit ihrer rechten Hand anzugeben, an welchem Finger der linken Hand sie den Reiz verspürt hatten. Wenn sie den Reiz nicht gespürt hatten, bzw. unsicher waren, wo sie den Reiz gespürt hatten, sollten sie den Reizort erraten (forced decision). Zum Drücken der Antworttaste hatten die Versuchspersonen 3 Sekunden Zeit. Nach Eingabe der Antwort oder nach Ablauf der vorgegebenen Antwortzeit erfolgte der nächste Reiz nach 1,0 bis 1,5 Sekunden und der vorige wurde als „nicht beantwortet“ gewertet, wenn keine Antwort gegeben wurde. Die Ergebnisse wurden zur späteren Datenanalyse auf einem Computer gespeichert.

2.3. Versuchsdurchführung

Für jeden Probanden bestand das Experiment aus einer Sitzung, die ungefähr zwei Stunden dauerte. Die Sitzung bestand aus drei Teilen, einer Einführung und zwei Untersuchungsblöcken.

2.3.1. Versuchseinführung

Die Einführung nahm etwa eine halbe Stunde in Anspruch. Zum Anfang wurden eventuelle Fragen zum Experiment erläutert und jedem Probanden erklärt, dass die Teilnahme an der Studie freiwillig ist und jederzeit ohne Nachteile für ihn abgebrochen werden kann. Anschließend wurden den Probanden die Einverständniserklärung und der Händigkeitstest (Edinburgh Handedness Inventory, Oldfield 1971) zum Ausfüllen vorgelegt.

Nach einer mündlichen Einführung in den Versuchsablauf wurden dem Probanden die Aufgaben des Experiments erklärt. Zur Vorbereitung der Reizapplikation legte die Versuchsperson ihre linke Hand mit den Fingerkuppen des Zeigefingers, des Mittelfingers und des Ringfingers auf die Stimulationseinheiten des piezoelektrischen Simulators, so dass die Fingerspitzen mit dem Piezostimulator optimal stimuliert werden konnten. Die Stimulationseinheiten waren dabei beweglich montiert, so dass eine Anpassung der Stimulatorposition an unterschiedliche Handgrößen und -formen möglich war. Die Platzierung der Einheiten wurde durch eine sensorische Prüfung der Empfindlichkeit der Fingerkuppen überprüft. Anschließend wurde die linke Hand mit den Stimulationseinheiten auf einem Kissen platziert und mit einer Decke zugedeckt, um ein Auskühlen der Hand zu vermeiden, und um Geräusche der Stimulationseinheiten zu dämpfen. Um sicherzustellen, dass der Proband seine Aufgaben verstanden hatte, wurde ein Testlauf des Programms durchgeführt, der aus maximal 50 Reizdarbietungen bestand. Zum Schluss der Einführung wurde dem Probanden ein Kopfhörer aufgesetzt, über den dem Probanden zur akustischen Maskierung der Stimulationsgeräusche des Piezostimulators ein dauerhaftes Rauschen dargeboten wurde. Die Lautstärke des Rauschens wurde so eingestellt, dass die lautesten Vibrationsreize nicht mehr detektiert werden konnten.

2.3.2. Erstes Experiment

In aufeinander folgenden Reizdurchgängen wurden die drei Finger mit drei verschiedenen Frequenzen gereizt. Diese lagen bei 10, 20 und 100 Hz. Jeder Reiz dauerte 200 ms. Nach der Reizdarbietung sollten die Versuchspersonen angeben, wo sie den Reiz gespürt hatten. Es dauerte 300 ms bis die Aufforderung kam, über einen Tastendruck anzugeben, an welchem Finger der Reiz wahrgenommen wurde.

Neben den Vibrationsreizen verschiedener Frequenzen gab es Leerreize, in denen der Stimulator aktiviert wurde, ohne dass die Haut gereizt wurde. Mit den Leerreizen sollte herausgefunden werden, ob die Probanden systematische Antworttendenzen zeigen und wie sich diese auf die Lokalisationsprofile auswirken. Das Lokalisationsprofil für Leerreize ist die Kontrollbedingung, mit der die Lokalisationsprofile bei Stimulation mit unterschiedlichen Frequenzen verglichen werden können. Bei den Leerreizen vibrierten die Stimulationseinheiten auch mit den Frequenzen 10, 20 und 100 Hz, der Hub der Stifte war jedoch derart beschränkt, dass kein Hautkontakt bestand.

Die Intensität, mit der jeder Finger bei der jeweiligen Frequenz stimuliert wurde, wurde vom Computerprogramm adaptiv an die Wahrnehmungsschwelle angenähert. Das bedeutet, dass die Reize solange mit abnehmender Intensität präsentiert wurden, bis eine Fehllokalisierung erfolgte. Nach einer solchen Fehllokalisierung wurde die Intensität stufenweise wieder erhöht, bis der Proband die Vibrationsreize wieder korrekt lokalisieren konnte.

Bei Ermüdung und Konzentrationsproblemen konnte der Proband jederzeit eine Pause einlegen, die maximal 5 Minuten dauerte. Außerdem wurde das Experiment immer dann unterbrochen, wenn mehrere Reize hintereinander nicht beantwortet wurden. Dieses Vorgehen sollte eine möglichst hohe Zahl an verwertbaren Daten sicherstellen.

Das erste Experiment dauerte ungefähr eine Stunde. Es wurde vom Versuchsleiter für abgeschlossen erklärt, wenn an jedem der drei Finger bei jeder Frequenz mindestens 40 richtig beantwortete Reize und an jeder falschen Antwortmöglichkeit mindestens 20 falsch beantwortete Reize erreicht waren. Um diese Bedingungen für jeden Finger bei jeder Frequenz zu erreichen, ist

das Computerprogramm so gestaltet, dass es in seiner Zufallsauswahl der Reihenfolge die Finger, die noch nicht genügend Antworten aufweisen, bevorzugt und häufiger mit den entsprechenden Parametern stimuliert als Finger, die die Abbruchbedingungen bereits erfüllen. War keine der Bedingungen erfüllt, so wurde abgebrochen, wenn mindestens 1200 Reize erreicht waren oder die reine Experimentierzeit mehr als 45 Minuten betrug.

2.3.3. Zweites Experiment

Beim zweiten Experiment wurde allen drei Fingern ein andauernder Vibrationsreiz von 100 Hz dargeboten (Abb. 13), mit dem die Vater-Paccini-Rezeptoren massiv stimuliert wurden, und damit nach dem Weber-Fechnerschen-Gesetz nicht mehr in der Lage waren feine Unterschiede zu detektieren. Zusätzlich zu dem Vibrationsreiz wurden den Fingern Rechteckspulse mit einer Dauer von 50 ms präsentiert. Ebenso wie im ersten Experiment wurden zur Erfassung systematischer Antworttendenzen auch hier Leerreize verwendet. Ebenso wurde die Intensität der Reize adaptiv gestaltet und dem Proband die Möglichkeit zum Pausieren gegeben.

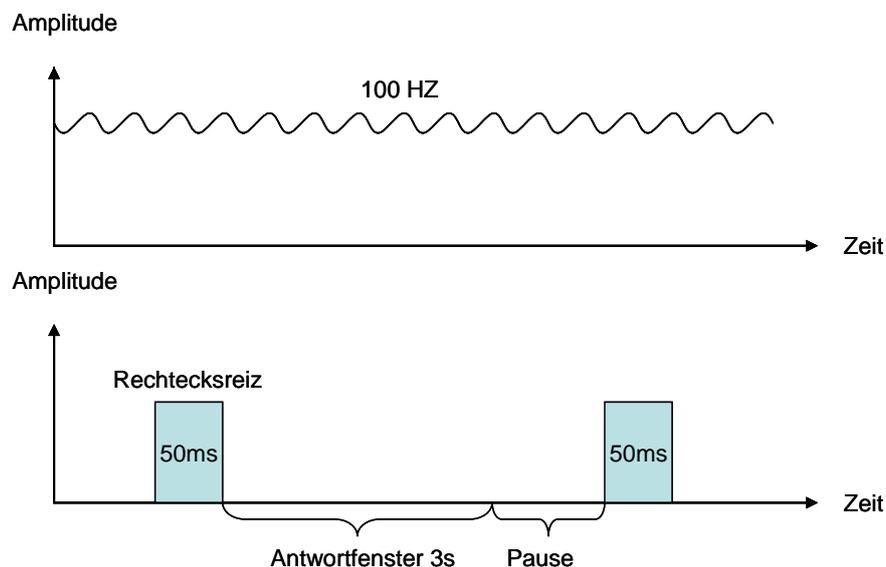


Abbildung 13: Reizmuster

Dieser Teil des Experiments dauerte circa eine halbe Stunde. Er galt als beendet, wenn an Zeige-, Mittel- und Ringfinger mindestens 40 richtig

beantwortete Reize vorlagen und zusätzlich 20 Fehllokalisationen pro falsche Antwortmöglichkeit erreicht waren. Ähnlich wie im ersten Experiment adaptiert das Computerprogramm die Zufallsauswahl der Stimulationsorte, wenn manche Finger die Versuchsbedingungen bereits erfüllen. War dies nicht möglich, so wurde das Experiment nach 20 Minuten oder 600 Vibrationsreizen als beendet erklärt.

2.4. Auswertung

Die Auswertung der Daten erfolgt in Anlehnung an Schweizer et. al 2000 und nach dem Vorgehen von Braun et. al 2005.

2.4.1. Normalisierung

Da die Stimulationen der verschiedenen Finger durch einen Zufallsalgorithmus erfolgen, ist die Anzahl der für die jeweiligen Finger erhaltenen Antworten für alle Finger unterschiedlich und kann daher nicht direkt miteinander verglichen werden. In einem ersten Schritt der Auswertung wird die Häufigkeit der Misslokalisationen für jeden Finger normalisiert.

Die Normalisierung erfolgt für jeden Probanden derart, dass die Anzahl der Misslokalisationen für jeden stimulierten Finger und bei jeder Frequenz gleich ist (siehe Tabelle 1), und die Gesamtanzahl der Misslokalisationen beibehalten wird. Die normalisierte Anzahl an Misslokalisationen $\tilde{f}(i | k | m)$ für einen Reiz bei der Frequenz m an Finger k , der einem Finger i zugeordnet ist, erhält man durch Gewichtung der absoluten Anzahl an Misslokalisationen $f(i | k | m)$ nach

$$\tilde{f}(i | k | m) = \frac{1}{9} \frac{f(i | k | m) F_{tot}}{F(k | m)} \quad (1)$$

, wobei $F(k | m) = \sum_{i \neq k, i=1}^3 f(i | k | m)$ die Anzahl der Misslokalisationen für einen

Stimulus der Frequenz m an Finger k und $F_{tot} = \sum_{m=1}^3 \sum_{k=1}^3 \sum_{i \neq k, i=1}^3 f(i | k | m)$ die Anzahl

aller Misslokalisationen bei allen Frequenzen über alle Finger ist.

Tabelle 1: Beispiel für Normalisierung der Misslokalisierungen in Experiment 1 anhand einer Versuchsperson

$f(i k m)$ Stimulation				Antwort i			
				D2	D3	D4	Summe
m	10Hz	k	D2		19	16	35
			D3	14		15	29
			D4	20	17		37
	20 Hz	k	D2		16	15	31
			D3	19		17	36
			D4	24	14		38
	100 Hz	k	D2		18	23	41
			D3	18		19	37
			D4	16	19		35
Summe							319

$\tilde{f}(i k m)$ Stimulation				Antwort i			
				D2	D3	D4	Summe
m	10Hz	k	D2		19,2	16,2	35,4
			D3	17,1		18,3	35,4
			D4	19,2	16,2		35,4
	20 Hz	k	D2		18,3	17,1	35,4
			D3	18,7		16,7	35,4
			D4	22,4	13		35,4
	100 Hz	k	D2		16,6	18,8	35,4
			D3	17,1		18,3	35,4
			D4	18,3	17,1		35,4
Summe							319

Die Normalisierung für Experiment 2 erfolgte analog zu Experiment 1, jedoch ohne den Parameter Stimulationsfrequenz. Die normalisierte Anzahl an Misslokalisierungen $\tilde{f}(i|k)$ für einen Reiz an Finger k, der einem Finger i zugeordnet ist, erhält man durch Gewichtung der absoluten Anzahl an Misslokalisierungen $f(i|k)$ nach

$$\tilde{f}(i|k) = \frac{1}{3} \frac{f(i|k)F_{tot}}{F(k)} \quad (2)$$

, wobei $F(k) = \sum_{i \neq k, i=1}^3 f(i|k)$ die Anzahl der Misslokalisierungen für einen Stimulus

der Frequenz m an Finger k und $F_{tot} = \sum_{k=1}^3 \sum_{i \neq k, i=1}^3 f(i|k)$ die Anzahl aller

Misslokalisierungen über alle Finger ist.

Tabelle 2: Beispiel für Normalisierung der Misslokalisationen in Experiment 2 anhand einer Versuchsperson

$f(i k)$ Stimulation		Antwort i			
		D2	D3	D4	Summe
k	D2		45	20	65
	D3	25		24	49
	D4	22	35		57
Summe					171

$\tilde{f}(i k)$ Stimulation		Antwort i			
		D2	D3	D4	Summe
k	D2		39,5	17,5	57
	D3	29,1		27,9	57
	D4	22	35		57
Summe					171

2.4.2. Misslokalisationsprofil

Die Misslokalisationen werden abhängig vom Nachbarschaftsgrad zum stimulierten Finger aufsummiert. Wird beispielsweise der Zeigefinger (D2) stimuliert, so wird der Mittelfinger (D3) als der erste Nachbar und der Ringfinger (D4) als der zweite Nachbar definiert. In Tabelle 3 sind die Nachbarschaftsbeziehungen dargestellt.

Tabelle 3: Definition der Nachbarschaftsbeziehungen

Stimulationsort	Antwort		
	D2	D3	D4
D2		erster Nachbar	zweiter Nachbar
D3	erster Nachbar		erster Nachbar
D4	zweiter Nachbar	erster Nachbar	

Es entsteht eine Verteilung φ_j der Misslokalisationen, wobei der Index j den Nachbarschaftsgrad bezeichnet, die diese vier erste und zwei zweite Nachbarn beinhaltet.

In den zwei folgenden Analysen wird geprüft, ob sich das gewonnene Misslokalisationsprofil von einer durch bloßes Raten entstandenen Verteilung unterscheidet. Dazu werden zunächst die Antwortprofile über alle Probanden

aufsummiert. Der Vergleich erfolgt mittels eines G-Tests (Sokal und Rohlf 1981).

In einer ersten Analyse wird das Misslokalisationsprofil mit einer gleich verteilten Misslokalisationsfrequenz verglichen, die mit

$$f_{d2} = f_{d3} = f_{d4} = \frac{1}{3} \sum_{i=1}^3 \tilde{f}(i) \quad (3)$$

gegeben ist. Das heißt, die Wahrscheinlichkeit, dass ein nicht stimulierter Finger genannt wurde, ist für jeden nicht stimulierten Finger identisch und wird im Folgenden als Zufallsverteilung bezeichnet. Da wie oben aus Tabelle 3 hervorgeht, es doppelt so viele erste, wie zweite Nachbarn gibt, berechnet sich die Zufallsverteilung nach

$$\hat{\phi}_{\text{Zufall,ersterNachbar}} = \frac{1}{2} f_{d2} + f_{d3} + \frac{1}{2} f_{d4} \quad (4),$$

$$\hat{\phi}_{\text{Zufall,zweiterNachbar}} = \frac{1}{2} f_{d2} + \frac{1}{2} f_{d4} \quad (5).$$

In einer zweiten Analyse wird das Misslokalisationsprofil mit dem Profil der systematischen Antworttendenzen aus den Leerreizen verglichen. Damit soll ausgeschlossen werden, dass das Misslokalisationsprofil lediglich dadurch zustande kommt, dass die Probanden Präferenzen für bestimmte Finger aufweisen und so systematisch von einer gleich verteilten Zufallswahrscheinlichkeit abweichen. Das sogenannte Leerreizprofil entsteht aus den Antworten der Probanden, wenn gar kein Finger stimuliert wurde. Aus den erneut normalisierten Leerreizen entsteht so ein Leerreizprofil

$$\hat{\phi}_{\text{Leerreiz,ersterNachbar}} = \frac{1}{2} f_{d2} + f_{d3} + \frac{1}{2} f_{d4} \quad (6)$$

$$\hat{\phi}_{\text{Leerreiz,zweiterNachbar}} = \frac{1}{2} f_{d2} + \frac{1}{2} f_{d4} \quad (7)$$

In beiden Fällen ist die Gesamtheit der Misslokalisierungen gleich der Summe der Misslokalisierungen:

$$\sum_{j=1}^2 \varphi_j = \sum_{j=1}^2 \hat{\phi}_{\text{Zufall},j} = \sum_{j=1}^2 \hat{\phi}_{\text{Leerreiz},j} \quad (8)$$

Mit einem G-Test erfolgt abschließend die Auswertung, ob das tatsächliche Misslokalisationsprofil φ von den hypothetischen Verteilungen durch Zufall $\hat{\varphi}_{\text{Zufall}}$ oder Leerreize $\hat{\varphi}_{\text{Leerreiz}}$ abweicht.

3. Ergebnisse

Den Probanden wurden in Experiment 1 die in Tabelle 4 und in Experiment 2 die in Tabelle 5 aufgeführten Stimuli präsentiert. Zwischen 35,6% und 41,7% der Stimuli wurden einem falschen Finger zugeordnet und als Misslokalisationen weiter ausgewertet.

Tabelle 4: Reize und Misslokalisationen Experiment 1

	Reize (Mittelwert +- Standardabweichung)	Misslokalisationen (Mittelwert +- Standardabweichung)	Fehlerrate
10Hz	343,5 +- 19,8	122,4 +- 13,7	35,6%
20Hz	335,0 +- 34,8	121,3 +- 17,4	36,2%
100Hz	330,6 +- 37,6	118,8 +- 19,1	35,9%
Leerreize	204,2 +- 17,2		

Tabelle 5: Reize und Misslokalisationen Experiment 2

	Reize (Mittelwert +- Standardabweichung)	Misslokalisationen (Mittelwert +- Standardabweichung)	Fehlerrate
Puls-Schema	397,8 +- 26,7	165,7 +- 19,2	41,7%
Leerreize	45 +- 7,9		

3.1 Ergebnisse Experiment 1

Aus vorangegangenen Studien ist bekannt, dass es für die Misslokalisation von Reizen, die an einem Finger einer Hand verabreicht werden, ein typisches Verteilungsmuster gibt. Am häufigsten wird der Stimulus fälschlicherweise auf dem zum stimulierten Finger ersten Nachbarn lokalisiert. Bei reinem Zufall mit gleich verteilter Auswahlwahrscheinlichkeit wird der erste Nachbar doppelt so häufig genannt wie der zweite Nachbar, da es in den vorliegenden Experimenten doppelt so viele erste wie zweite Nachbarn gibt (Tabelle 1). Das Verteilungsmuster der Leerreize entspricht etwa dieser Annahme. Abweichungen von diesem Muster können dadurch erklärt werden, dass Versuchspersonen unterschiedliche Präferenzen für die Nennung einzelner Finger haben und eine Antworttendenz zu einem bestimmten Finger aufweisen.

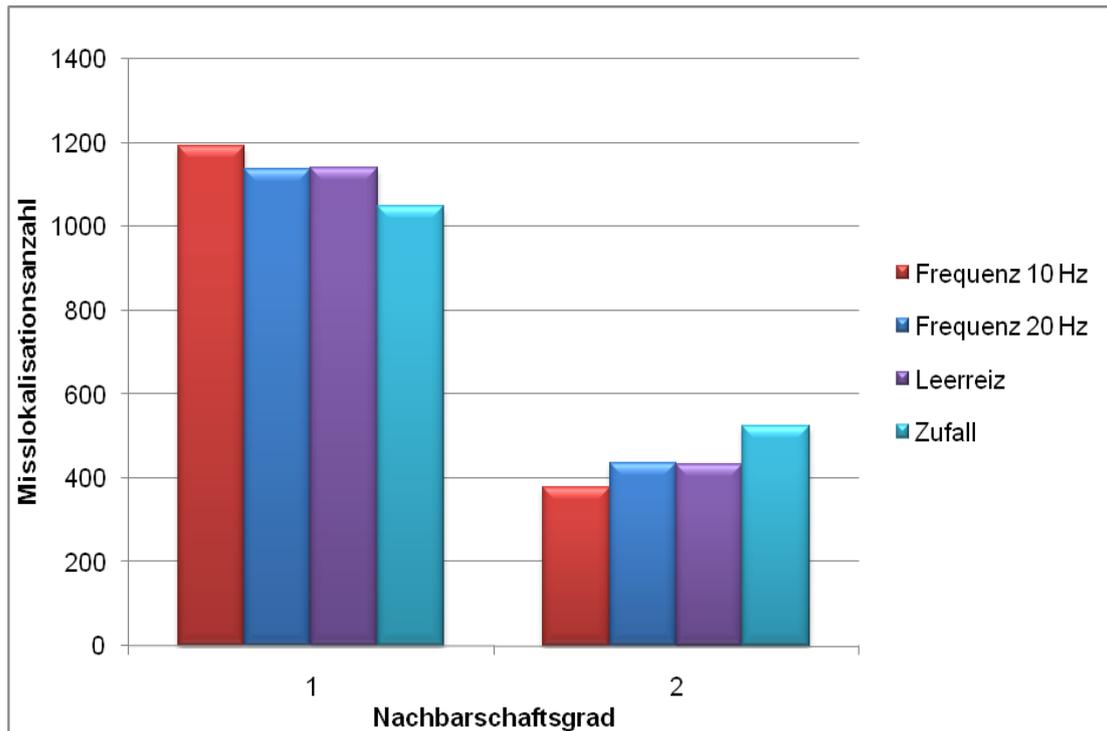


Abbildung 14: Misslokalisationsmuster bei 10 Hz und 20 Hz Stimulation, Verteilung der Leerreize und Zufallsverteilung

Die statistische Analyse des Misslokalisationsprofils der 20 Hz Reize erfolgte mittels eines G-Tests (Sokal und Rohlf 1981). Das Misslokalisationsprofil bei 20 Hz unterscheidet sich hochsignifikant, sowohl von der Verteilung der Leerreize, als auch von der gleich verteilten Zufallsverteilung.

- Frequenz 10 Hz: $p_{\text{Leerreize}}=0,0039$; $p_{\text{Zufall}}=7,7417E^{-17}$

In Abhängigkeit der Stimulationsfrequenz traten Unterschiede im Muster der Misslokalisierung auf. Auch bei einer Frequenz von 20 Hz unterscheidet sich das Misslokalisationsmuster hochsignifikant von dem Verteilungsmuster, welches durch Zufall auftritt, könnte jedoch auch durch Darbietung von Leerreizen entstanden sein, da kein statistisch signifikanter Unterschied vorliegt.

- Frequenz 20 Hz: $p_{\text{Leerreize}}=0,1523$; $p_{\text{Zufall}}=1,1849E^{-6}$

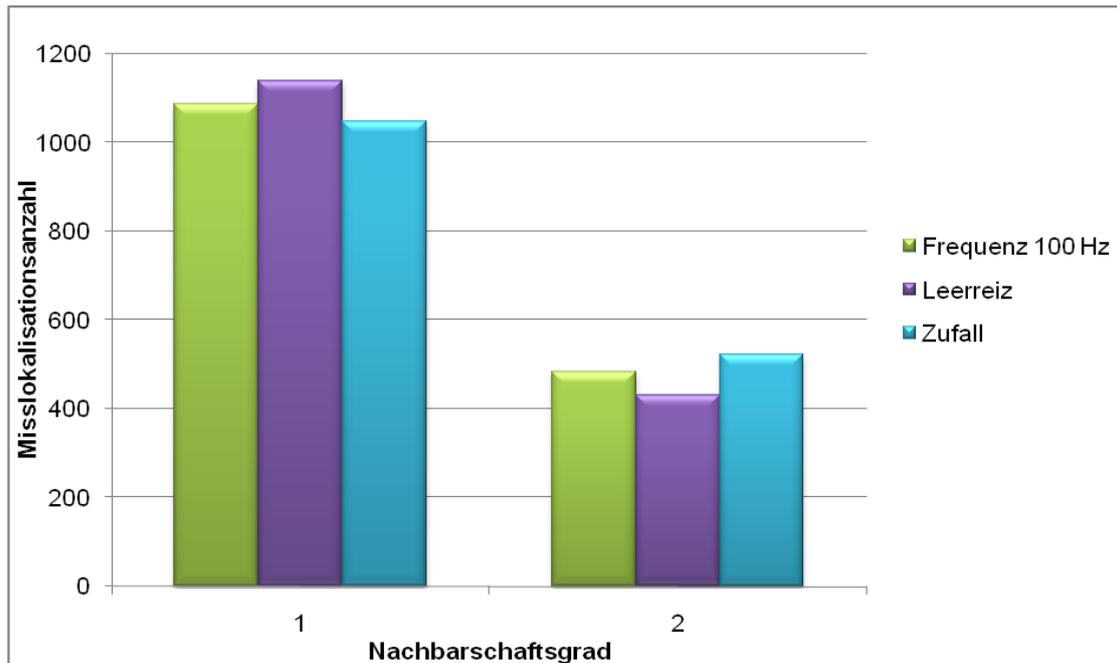


Abbildung 15: Misslokalisationsmuster bei 100 Hz, Verteilung der Leerreize und Zufallsverteilung

Der G-Test für die Frequenz 100 Hz fällt hingegen anders aus. Die Misslokalisationsverteilung unterscheidet sich signifikant von den Stimuli und den Verteilungen der Leerreize bzw. der Zufallsverteilung:

- Frequenz 100 Hz $p_{\text{Leer}}=0,0001$; $p_{\text{Raten}}=0,0108$

Allerdings liegt das Verteilungsmuster der Misslokalisierungen bei einer Reizfrequenz von 100 Hz zwischen dem für Leerreize und der Zufallsverteilung (Abb. 15). Das bedeutet, dass das für 10 Hz aufgezeigte typische Misslokalisationsprofil (Abb. 14) genau nicht vorliegt, sondern verloren geht.

4.2 Ergebnisse Experiment 2

Im zweiten Versuchsteil wurde die Annahme überprüft, ob das Misslokalisationsprofil ein durch die Vater-Paccini-Körperchen verursachtes peripheres Phänomen ist. Einzelne Finger wurden zur Bestimmung des Misslokalisationsprofils in Form von Rechtecksreizen gereizt. Mittels der Dauerstimulation an allen drei Fingern bei 100 Hertz wurden die Paccinischen Körperchen maskiert und quasi ausgeschaltet und somit eine Verteilung, die

der dem Misslokalisationsprofil der Leerreize bzw. der Zufallsverteilung entspricht, erwartet.

Dennoch wurde der erste Nachbar des stimulierten Fingers, wie in Abb. 16 dargestellt, über Zufallsverteilung und Antworttendenz der Leerreize hinaus wesentlich häufiger genannt als der zweite Nachbar. Es ergab sich wieder das typische Misslokalisationsprofil.

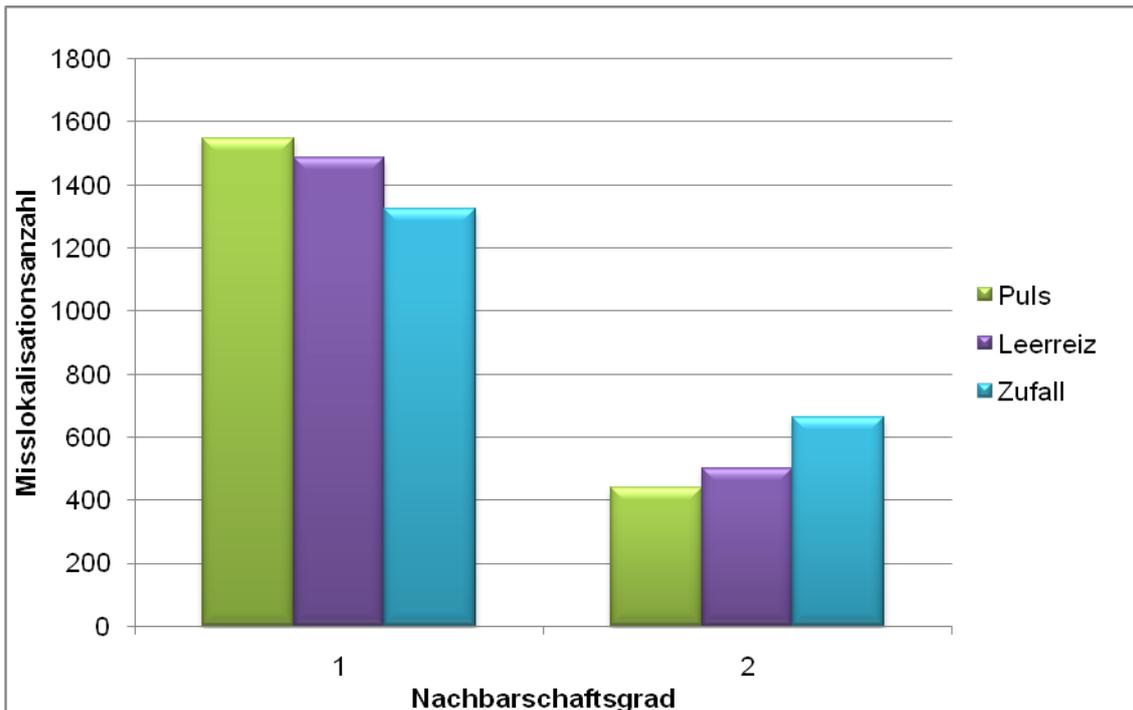


Abbildung 16: Misslokalisationsmuster bei Dauerstimulation, Verteilung der Leerreize und Zufallsverteilung

Auch für den zweiten Versuchsteil wurde der G-Test verwendet und zeigte, dass hier die Unterschiede zwischen Applikation der gepulsten Stimulation, der Leerreize und der Zufallsverteilung signifikant auftraten.

- gepulste Stimulation $p_{\text{Leerreiz}}=0,0016$; $p_{\text{Zufall}}=4,40424E^{-28}$

4. Diskussion

In der vorliegenden Arbeit wurde mittels psychophysischer Experimente untersucht, inwiefern das Phänomen der systematischen Fehllokalisierung schwellennaher taktiler Reize auf ungenaue bzw. fehlerhafte Verarbeitung auf der Ebene der Hautrezeptoren oder auf der Ebene zentraler Verarbeitung zurückzuführen ist. Die Ergebnisse der vorliegenden Studie sprechen gegen eine Entstehung der Misslokalisationen auf Rezeptorebene und legen eine Beteiligung zentraler Verarbeitungsprozesse nahe. Im Folgenden werden einzelne Aspekte hinsichtlich Versuchsdurchführung und Interpretation der Ergebnisse eingehend diskutiert. Darüber hinaus wird die Vorgehensweise begründet und Effekte, die möglicherweise die Versuchsergebnisse beeinflusst haben könnten, ausgeführt.

4.1. Einflussfaktoren auf die Ergebnisse

4.1.1. Methodik

Um sicherzustellen, dass die Reizdarbietung von Reizdurchgang zu Reizdurchgang gleich erfolgte, wurde eine automatische Prozedur verwendet. Werden die Finger des Probanden manuell vom Versuchsleiter gereizt, besteht die Gefahr, dass die taktilen Stimuli nicht alle mit gleicher Intensität, geschweige denn mit einer Frequenz von 100 Hz, appliziert werden.

Da die Darbietung der Vibrationsreize mit einem Piezostimulator mit Geräuschen verbunden war, sollte sichergegangen werden, dass sich die Probanden keinerlei Informationen über den Reizort aufgrund akustischer Unterschiede der Reize verschaffen. Dazu wurden die durch den piezoelektrischen Simulator entstehenden Geräusche mit einem Maskierungsrauschen, das dem Probanden über einen Kopfhörer präsentiert wurde, überdeckt.

Die einzelnen Finger wurden in zufälliger Reihenfolge gereizt. Die Randomisierung der Reizbedingungen erfolgte durch das Steuerprogramm, das die Reizpräsentation kontrollierte. Um ein mögliches Wiederholungsmuster der Reizapplikationen in Bezug auf die Frequenz und den Finger zu verhindern, wurden diese nicht durch den Versuchsleiter ausgesucht, sondern durch den

Zufallsgenerator des eigens für dieses Experiment programmierten Computerprogramms, das die Frequenz und den Reizort festlegte.

Auch die Bildschirmanzeige, die in jedem Reizdurchgang der Versuchsperson die Belegung der Antworttasten anzeigte, wurde durch einen Zufallsgenerator gesteuert. Dadurch wurde eine bestimmte Antworttendenz, wie zum Beispiel eine bevorzugte Nennung der mittleren Finger, kontrolliert und vermieden. Die Antwortmöglichkeiten Zeige-, Ring- und Mittelfinger wurden zufällig auf die linke, die rechte und die mittlere Antworttaste verteilt.

Interindividuelle Unterschiede der Wahrnehmungsschwelle wurden durch eine adaptive Funktion des Computerprogramms kontrolliert. Die Intensität, mit der stimuliert wurde, wurde vom Computerprogramm adaptiv an die Wahrnehmungsschwelle angenähert. Die Reize wurden solange mit abnehmender Intensität präsentiert, bis eine Misslokalisierung auftrat. Nach einer solchen wurde die Intensität stufenweise erhöht, bis erneut eine korrekte Lokalisation der taktilen Stimuli erfolgte. Sollte die Stimulationsintensität zu hoch gewählt worden sein, ist die Wahrnehmungsschwelle überschritten und das zu untersuchende Phänomen der Misslokalisierung tritt nicht mehr auf. Daher ist es hilfreich die Intensität ständig an die Wahrnehmungsschwelle anzupassen, da sonst die erhaltenen Misslokalisationsprofile partiell verfälscht werden könnten. Durch diese Maßnahmen wurde der Einfluss systematischer Fehlerquellen minimiert.

4.1.2. Kortikale Plastizität

An dieser Stelle sollen vor dem Hintergrund der kortikalen Plastizität Einflussfaktoren auf die Studienergebnisse erläutert werden. Die funktionelle Gliederung des somatosensorischen Kortex ist durch verschiedene Manipulationen zu beeinflussen. Faktoren, die dabei eine Rolle spielen sind:

- Aufmerksamkeit
- Motivation
- Häufigkeit der taktilen Stimuli
- Trainingseffekte

Die Bedeutung von Aufmerksamkeit und Motivation für die Ausbildung neuroplastischer Veränderungen wurde in mehreren Studien herausgestellt. Die kortikale Repräsentation wurde deutlich größer, wenn die taktile Stimulation in Verbindung mit einer Aufgabe stattfand (Recanzone et al. 1992). Recanzone zeigte in seinem Versuch mit Affen, dass die kortikale Repräsentation taktile stimulierter Hautareale nach Training größer war, wenn das Training mit einer Aufgabe als Motivation verbunden war, als nach einem Training ohne Aufgabe. Zu ähnlichen Ergebnissen kam auch Motter, der Untersuchungen am visuellen Kortex durchführte (Motter 1993). Speziell für den somatosensorischen Kortex gab es eine Untersuchung, bei der entweder eine Aufgabe zur räumlichen Vorstellung zu lösen war, oder die Aufmerksamkeit durch eine Schmerzapplikation auf die Hand gerichtet wurde. Die kortikale Aktivierung war wesentlich größer mit den Aufmerksamkeitsmöglichkeiten, als eine alleinige taktile Stimulation (Buchner et al. 2000).

Nimmt die Häufigkeit der taktilen Stimuli zu, so wächst das Repräsentationsgebiet des betreffenden Hautareals im Kortex. Dieses wurde von Allard in einer Studie gezeigt (Allard et al. 1991), in der Mittel- und Ringfinger bei Affen zusammengenäht wurden und somit eine so genannte Syndaktylie hergestellt. Nach einiger Zeit wurde eine Veränderung der kortikalen Organisation festgestellt. Das Repräsentationsgebiet der beiden Finger war nun auch verschmolzen. Das Repräsentationsgebiet der beiden zusammengenähten Finger glich in der Organisation dem eines einzelnen Fingers (Allard et al. 1991). Genau umgekehrt wurde bei Menschen, die von Geburt an eine Syndaktylie aufwiesen und eine ungeordnete somatosensorische Repräsentation der Finger im primären somatosensorischen Kortex aufwiesen, nach einer Trennung der Finger festgestellt, dass bei späteren Nachuntersuchungen sich eine normale somatotopische Organisation gebildet hatte (Mogilner et al. 1993). Da auch schnelle Veränderungen nachgewiesen worden sind, könnte das auch hier eine Rolle spielen.

Von größerer Bedeutung für diese Arbeit sind die Trainingseffekte. Lernprozesse sind in verschiedenen Arbeiten als sehr wichtiger Faktor für die kortikale Plastizität herausgestellt worden (Ahissar und Hochstein 1993, Weinberger 1995, Goldstone 1998). In diesen Untersuchungen wurde die These aufgestellt, dass Aufmerksamkeit und Motivation eine Voraussetzung für kortikale Plastizität durch Training seien. Entgegen dem wurde in Studien von Braun (Braun et al. 2000) und Godde (Godde et al. 2000) kortikale Plastizität allein durch Training nachgewiesen, ohne das Beisein von Einflussfaktoren wie Aufmerksamkeit und Motivation.

Im vorliegenden Experiment waren die Probanden ungefähr eineinhalb Stunden mit derselben Aufgabe betraut, die taktilen Stimuli zu beantworten. Damit ist im Laufe des Experiments ein gewisser Trainingseffekt der gestellten Aufgabe zu verzeichnen. Um einem etwaigen Trainingseffekt, der sich in einer verbesserten Lokalisation der Reize abbilden würde, zu begegnen, wurde eine adaptive Funktion für die Einstellung der Reizintensität verwendet, um auch bei einer Verbesserung der Lokalisationsleistung in Folge des Trainings schwelennah zu reizen.

Nun ist denkbar, dass die andauernde Aufmerksamkeit auf die Fingerspitzen zu einer möglichen Veränderung der Fingerrepräsentation im SI- und SII-Kortex im Sinne einer Überlappung der benachbarten Finger beigetragen hat. Die verschiedenen Frequenzen wurden jedoch zufällig verteilt dargeboten. Ein eventueller Lerneffekt würde sich dann auf alle Frequenzen in gleicher Weise auswirken. Es sollten dann keine frequenzspezifischen Misslokalisierungseffekte nachweisbar sein.

Diese Hypothesen bleiben allerdings Spekulation, da keine Überprüfung der Misslokalisationsprofile vor und nach dem Training stattgefunden hat. Genauso bleibt auch die Hypothese zur kortikalen Plastizität spekulativ, da das hier durchgeführte Wahrnehmungsexperiment rein zur Untersuchung der Rezeptoren konzipiert war und keine Untersuchung der Gehirnaktivität stattgefunden hat. Derartige Untersuchungen könnten jedoch zukünftig durchgeführt werden.

4.2. Misslokalisationen bei schwelennahen taktilen Stimuli

Schwelennahe taktile Stimuli, die an den fünf Fingern einer Hand appliziert werden, führen zu Misslokalisationen, die ein ganz bestimmtes Verteilungsprofil aufweisen. Die Finger, die dem stimulierten Finger direkt benachbart sind, werden dabei bei Lokalisationsfehlern am häufigsten genannt (Braun et al. 2000, Schweizer et al. 2001, Harris et al. 1999, 2001). Das beschriebene Phänomen ließ sich, wie erwartet, auch in dieser Studie, in der lediglich drei Finger stimuliert wurden, replizieren. Sogar wenn die Probanden den taktilen Reiz nicht bewusst wahrgenommen hatten und zuordnen konnten, so hatten sie doch Zugang zu Informationen über den Reizort. Das ergibt sich aus dem typischen Misslokalisationsprofil. Dieses besagt, dass der erste Nachbar eines stimulierten Fingers wesentlich häufiger genannt wird als der zweite Nachbar. Das bedeutet, dass zwar eine Ortsinformation aus dem taktilen Stimulus extrahiert wurde, jedoch keine genaue Zuordnung zu einem Finger erfolgt ist.

Die Fragestellung dieses Experiments war, ob diese Misslokalisationen durch die speziellen Eigenschaften der Vater-Paccini-Körperchen entstehen. Die Vater-Paccinischen-Körperchen werden besonders durch vibratorische Reize im Frequenzbereich von 100 bis 200 Hz erregt. Wenn sie für die Entstehung des systematischen Misslokalisationsprofils von Bedeutung sein sollten, so sollte dies insbesondere bei Stimulation in diesem Frequenzbereich auftreten. Wenn die Misslokalisationen allerdings nicht bei der perfekten Arbeitsfrequenz dem bekannten Muster systematischer Misslokalisation aus den Versuchen von Braun und Schweizer (Braun et al. 2000, Schweizer et al. 2001) folgen, und das Profil eher zufälligem Raten entspricht, dann lässt sich das systematische Misslokalisationsphänomen nicht mit der peripheren Hypothese erklären, die eine Beteiligung der Vater-Paccinischen-Körperchen voraussetzt.

Die Haut verfügt über höherschwellige Rezeptoren mit kleinen rezeptiven Feldern und niederschwellige Rezeptoren mit großen rezeptiven Feldern. Eine Stimulation mit überschwelligen Reizen führt zu einer guten Lokalisation, aufgrund der kleinen rezeptiven Felder. Eine niedere Reizstärke erregt die

Rezeptoren mit großen rezeptiven Feldern, was zu mehr Fehlern in der Ortskodierung führt.

In diesem Zusammenhang spielt die Größe der rezeptiven Felder eine große Rolle, da hierdurch eine Misslokalisierung entstehen könnte. Die einzigen in Frage kommenden Rezeptoren für die Quelle der Misslokalisierung sind die Vater-Paccinischen-Körperchen. Dies liegt an ihrer Eigenschaft, dass sie sehr empfindlich sind, jedoch die mit Abstand größten rezeptiven Felder aller Mechanorezeptoren der Haut besitzen. Es besteht zwar eine hohe Empfindlichkeit, was die Reizschwelle angeht. Aber durch die großen rezeptiven Felder kann der genaue Ursprungsort der taktilen Stimuli nicht korrekt zugeordnet werden, weil ein größeres Hautareal nur durch einen Hautrezeptor repräsentiert wird. Wird einer dieser Rezeptoren aktiviert, so ist klar, dass im betreffenden Areal ein Stimulus appliziert wurde. Eine konkrete Lokalisation, wo im rezeptiven Feld der Stimulus aufgetreten ist, ist nicht möglich.

Im ersten Versuchsteil zeigt sich nun bei einer Stimulation mit 10 Hz genau das erwartete Misslokalisationsprofil. Bei der Stimulation mit 20 Hz tritt kein sehr ausgeprägtes Misslokalisationsprofil auf. Man erhält relativ hohe Übereinstimmung mit den Leerreizen, also ein Misslokalisationsprofil wie es durch Raten entstehen würde.

Wenn man sich nun das Ergebnis der 100 Hz Stimulation ansieht, stellt man fest, dass entgegen der Erwartung, dass bei der idealen Arbeitsfrequenz der Vater-Paccini-Körperchen das Profil der Misslokalisierung besonders ausgeprägt ist, keine systematischen Misslokalisierungen auftreten. Das Ergebnis geht sogar in die entgegengesetzte Richtung. Die auftretenden Misslokalisierungen folgen nicht dem typischen Verteilungsmuster. Man erhält eine Verteilung, die mit hoher Signifikanz der statischen Zufallswahrscheinlichkeit für die Fingerverteilung beim Raten entspricht.

Die Ergebnisse des ersten Versuchsteils, bei dem mit drei verschiedenen Frequenzen stimuliert wurde, legen nun nahe, dass die Vater-Paccini-Körperchen nicht als Entstehungsort der Misslokalisierungen in Frage kommen,

weil gerade bei ihrer idealen Arbeitsfrequenz von 100 Hz (siehe Abb. 2) das typische Antwortprofil nicht mehr so ausgeprägt erschien, wie bei den beiden anderen Versuchsfrequenzen. Wären die Vater-Paccini-Körperchen verantwortlich, so müsste besonders bei 100 Hz das typische Misslokalisationsprofil erscheinen.

Eine Bestätigung, dass die Hypothese der durch die Vater-Paccini-Körperchen hervorgerufenen systematischen Misslokalisation zu verwerfen ist, wurde durch den zweiten Versuchteil erbracht. Durch die Dauerstimulation mit 100 Hz wurde eine Maskierung der Vater-Paccini-Körperchen erreicht. Sie tragen damit nicht zur Lokalisation der in den Maskierungsreiz eingestreuten Pulse bei. Trotz dieser Maßnahme traten entgegen aller Erwartungen die Misslokalisierungen bei schwelennahen taktilen Stimuli mit dem typischen Profil auf. Daraus lässt sich ableiten, dass an der Ausbildung des systematischen Misslokalisationsprofils die Vater-Paccinischen-Körperchen nicht ursächlich beteiligt sind.

Zusammenfassend kann man sagen, dass die Ergebnisse beider Versuchsteile die Hypothese, dass die Vater-Paccini-Körperchen für den Effekt der Misslokalisation verantwortlich sind, nicht bestätigen. Mit einer sehr hohen Signifikanz konnte gezeigt werden, dass es sich bei der systematischen Misslokalisation schwelennaher taktiler Reize um ein zentrales Phänomen handeln muss. Die Misslokalisierungen traten im optimalen Arbeitsbereich von 100 Hz der Vater-Paccini-Körperchen nicht auf (Experiment 1) und sind außerdem trotz einer Maskierung der Vater-Paccini-Körperchen sehr ausgeprägt beobachtet worden (Experiment 2).

Auch wenn die aktuelle Studie keine Aussage darüber zulässt, wo innerhalb des Zentralnervensystems die systematischen Misslokalisierungen entstehen, so kann spekuliert werden, dass die Repräsentationen in den primären sensorischen Kortexarealen, insbesondere für Reize schwacher Intensität, starke Überlappungen möglicherweise aufgrund fehlender lateraler Inhibition aufweisen. Wie seit langem bekannt, sind benachbarte Finger im SI-Kortex lateral nebeneinander repräsentiert (Penfield 1950). Wie zudem gezeigt werden

konnte, löst eine unterschwellige Stimulation eine unterschwellige Aktivierung sowohl in den korrespondierenden als auch benachbarten Regionen des primären somatosensorischen Kortex aus (Moore und Nelson 1998), was als Hinweis für eine wenig fokussierte Repräsentation schwellennaher Reize gewertet werden könnte.

Auch die bereits bekannte Tatsache, dass im somatosensorischen Kortex Überlappungen der Fingerrepräsentation besteht (Biermann et al. 1998, Churchill et al. 1998, Disbrow et al. 2000, Gelnar et al. 1998), steht im Einklang mit der Hypothese einer kortikalen Entstehung des Phänomens systematischer Misslokalisationen schwellennaher Reize. Auf der Ebene des somatosensorischen Kortex bieten sich dort mehrere Entstehungsorte, die für die Entstehung des Misslokalisationsphänomens verantwortlich sein könnten. Sowohl in den Area 1 und 2 des SI-Kortex (Iwamura et al. 1994, Young et al. 2004), als auch in der Ebene 3b (Baumgartner et al. 1993, Kurth et al. 1998, Manger et al. 1997) wurden Überlappungsgebiete für die Repräsentation der Finger gefunden. Die Überlappungen in der Area 3b waren jedoch kleiner (Krubitzer et al. 2004). Wo genau hier nun Misslokalisationen entstehen, ob sie im einen oder im anderen Gebiet entstehen oder ein Produkt aller Überlappungsbereiche sind, bleibt noch zu klären.

Wie die Überlappung in somatosensorischen Kortex zustande kommt, könnte durch Studienergebnisse vom Iwamura erklärt werden. Dabei wurde gezeigt, dass die rezeptiven Felder einzelner Neuronen mehrere Finger beinhalten (Iwamura et al. 2001). Kommt es nun zur Stimulation der Neuronen so kann keine genaue Lokalisation vorgenommen werden, sondern die Aktivierung umfasst das gesamte rezeptive Feld, welches mehrere Finger beinhalten kann.

Nachdem die Ergebnisse des vorliegenden Experiments eine zentrale Entstehung der Misslokalisation nahelegen, stellt sich die Frage, auf welcher zentralen Ebene und durch welchen Mechanismus sie entsteht. Sicherlich könnten diese Fragestellungen Gegenstand zukünftiger Forschung sein.

4.3. Ausblick

Mit den hier vorgestellten Experimenten wird nachgewiesen, dass die systematischen Fehllokalisationen bei Stimulation mit schwachen taktilen Reizen im zentralen Nervensystem entstehen. Durch diesen Erkenntnisgewinn über den Entstehungsort der Misslokalisationen eröffnen sich neue Fragestellungen. Die Untersuchung konnte zeigen, dass nicht die Vater-Paccini-Körperchen mit ihren großen rezeptiven Feldern für die Misslokalisation verantwortlich sind. Damit muss es sich bei dem Phänomen der systematischen Fehllokalisation zwar um ein zentrales Phänomen handeln, aber es bleibt offen, wo auf zentraler Ebene die Misslokalisation entsteht. Außerdem ist der Entstehungsmechanismus der Misslokalisation unklar.

Misslokalisationen könnten zum Beispiel auf kortikaler Ebene entstehen. Es gibt Untersuchungen, bei denen eine Manipulation der taktilen Stimuli zu einer veränderten Repräsentation auf der kortikalen Ebene geführt hat, jedoch nicht auf subkortikaler Ebene (Diamond et al. 1994, Florence et al. 1998). Diese Veränderung werden in den Untersuchungen als veränderter synaptischer Input der Lamina IV (siehe 1.3.1.) des Kortex beschrieben.

Betrachtet man die Repräsentation der Finger in den verschiedenen sensorischen Kortexarealen (siehe 1.3.2.3.) kann man Hinweise finden, auf welcher zentralen Stufe die Misslokalisationen entstehen könnten. In der Area 3b sind die rezeptiven Felder der Hand auf einen sehr kleinen Teil des Fingers beschränkt (Krubitzer et al. 2004). Damit ist eine relativ genaue Ortskodierung taktiler Stimuli möglich und diese Area als Ursprungsort eher unwahrscheinlich. Area 1 und 2 dagegen würden als Entstehungsort sehr wohl in Frage kommen. In verschiedenen Studien von Iwamura und Young (Iwamura et. al 1994, Young et. al 2004) wurde gezeigt, dass es hier rezeptive Felder gibt, die sich über mehrere Finger erstrecken. Hinzu kommt die Tatsache, dass ab der Area 3b die Somatotopie weniger wird und gleichzeitig die Überlappung der Finger zunimmt (Young et. al 2004).

Auch wenn die aktuelle Arbeit die Entstehung des Phänomens der systematischen Misslokalisierung nicht eindeutig bestimmen konnte, so konnte mit Hilfe eines psychophysischen Ansatzes in zwei unabhängigen Experimenten eine Entstehung des Effektes auf Rezeptorebene ausgeschlossen werden. Eine genauere Eingrenzung der Entstehung des Phänomens bedarf weitergehender physiologischer Untersuchungen beziehungsweise Experimente mit funktionell bildgebenden Verfahren.

5. Zusammenfassung

Psychophysische Untersuchungen haben in den letzten Jahren gezeigt, dass schwellennahe taktile Reizung mit Intensitäten nahe der Wahrnehmungsschwelle nur zu einem Prozentsatz richtig lokalisiert werden können. Die fehllokalisierten Reize, auch Misslokalisationen genannt, weisen kein zufälliges Antwortmuster auf die anderen Finger auf, sondern werden bevorzugt an den benachbarten Fingern lokalisiert.

Es existieren 2 Hypothesen zur Entstehung dieser systematischen Misslokalisationen. Die periphere Entstehung des Misslokalisationsphänomens basiert auf der Beobachtung, dass die in der Haut liegenden taktilen Rezeptoren unterschiedliche Empfindlichkeiten aufweisen und unterschiedlich große rezeptive Felder besitzen. Die empfindlichsten Rezeptoren sind die Vater-Paccini-Körperchen. Sie haben sehr große rezeptive Felder und könnten damit für das Entstehen von Misslokalisationen bei Reizung mit geringen Intensitäten verantwortlich sein. Eine alternative Hypothese (zentrale Hypothese) nimmt an, dass die systematischen Misslokalisationen die Folge von überlappenden subkortikalen oder kortikalen Fingerrepräsentationen sein könnten, die insbesondere bei Reizung mit schwachen Intensitäten verstärkt auftreten.

Die vorliegende Arbeit versucht mittels eines psychophysischen Ansatzes herauszufinden, ob die beobachtbaren systematischen Misslokalisationen bei schwellennaher Reizung peripher auf Ebene der Hautrezeptoren entstehen, oder ob sie ein zentrales Phänomen darstellen. In dem Experiment sollten 13 Probanden schwellennahe taktile Vibrationsreize an 3 Fingern lokalisieren. Dabei wurde unter Ausnutzung der unterschiedlichen Frequenzcharakteristik der verschiedenen Hautrezeptoren in 2 Telexperimenten untersucht, ob eine Beteiligung der Vater-Paccinischen-Körperchen an der Entstehung systematischer Misslokalisationen in Frage kommt.

Die Ergebnisse beider Versuchsteile schließen eine Mitwirkung der Vater-Paccini-Körperchen an der Entstehung systematischer Misslokalisation aus. Die Befunde legen daher nahe, dass das Misslokalisationsphänomen eine Folge zentraler Verarbeitung schwellennaher Reize ist.

6. Abkürzungen

D2 - 4	Digitus (Finger) 2 - 4
fMRI	functional Magnetic Resonance Imaging (Funktionelle Magnetresonanz-Untersuchungen)
Hz	Hertz
L	Links
MRI	Magnetic Resonance Imaging
NVP	Nucleus ventralis posterior
NVPI	Nucleus ventralis posterior inferior
NVPL	Nucleus ventralis posterior lateralis
NVPM	Nucleus ventralis posterior medialis
SA	Slowly adapting
SEP	Sensorisch Evozierte Potentiale
SI	Primärer somatosensorischer Kortex
SII	Sekundärer somatosensorischer Kortex
R	Rechts
RA	Rapidly adapting
ZNS	Zentrales Nervensystem

7. Abbildungen

Abbildung 1:	Aufbau der Haut und Lage der Rezeptoren (Schmidt und Thews 1997).....	4
Abbildung 2:	Empfindlichkeit der verschiedenen Rezeptoren (Gescheider et. al 2004)	6
Abbildung 3:	kortikales Aktivierungsmuster bei verschieden starker lateraler Inhibition	9
Abbildung 4:	laterale Inhibition (Linder 1998, Seite 200)	10
Abbildung 5:	Sensorischer und motorischer Homunculus (www.erzwiss.uni-hamburg.de 2000).....	11
Abbildung 6:	Großhirnlappen (Wikipedia 2009).....	13
Abbildung 7:	Brodman Areale (www.appliedneuroscience.com 2009)	14
Abbildung 8:	Laminierung des Isokortex (Wikipedia 2009).....	17
Abbildung 9:	Kolumnen des Kortex (Gardner et al. 2000)	20
Abbildung 10:	Lage und Aufbau des somatosensorischen Kortex im Großhirn (Kandel und Schwartz 2000)	23
Abbildung 11:	Stimulationsapparatur.....	36
Abbildung 12:	Reizgeber	37
Abbildung 13:	Reizmuster	40
Abbildung 14:	Misslokalisationsmuster bei 10 Hz und 20 Hz Stimulation, Verteilung der Leerreize und Zufallsverteilung	47
Abbildung 15:	Misslokalisationsmuster bei 100 Hz, Verteilung der Leerreize und Zufallsverteilung	48
Abbildung 16:	Misslokalisationsmuster bei Dauerstimulation, Verteilung der Leerreize und Zufallsverteilung	49

8. Tabellen

Tabelle 1:	Beispiel für Normalisierung der Misslokalisationen in Experiment 1 anhand einer Versuchsperson.....	42
Tabelle 2:	Beispiel für Normalisierung der Misslokalisationen in Experiment 2 anhand einer Versuchsperson.....	43
Tabelle 3:	Definition der Nachbarschaftsbeziehungen	43
Tabelle 4:	Reize und Misslokalisationen Experiment 1	46
Tabelle 5:	Reize und Misslokalisationen Experiment 2	46

9. Literaturverzeichnis

Ahissar M, Hochstein S: Attentional control of early perceptual learning. Proc Natl Acad Sc USA 1993 Jun 15; 90 (12): 5718-5722

Allard T, Clark SA, Jenkins WM, Merzenich MM: Reorganization of somatosensory area 3b representations in adult owl monkeys after digital syndactyly. J Neurophysiol 1991 Sep; 66 (3): 1048-1058

Baumgartner C, Doppelbauer A, Deecke L, Barth DS, Zeitlhofer J, Lindinger G, Sutherling WW: Neuromagnetic investigation of somatotopy of human hand somatosensory cortex. Exp Brain Res 1991; 87 (3): 641-648

Biermann K, Schmitz F, Witte OW, Konczak J, Freund HJ: Interaction of finger representation in the human first somatosensory cortex: a neuromagnetic study. Neurosci Lett 1998 Jul; 251 (1): 13-16

Blankenburg F, Ruben J, Meyer R, Schwiemann J, Villringer A: Evidence for a rostral-to-caudal somatotopic organization in human primary somatosensory cortex with mirror-reversal in areas 3b and 1. Cereb Cortex. 2003 Sep; 13 (9): 987-993

Bolanowski SJ Jr, Gescheider GA, Verrillo RT, Checkosky CM: Four channels mediate the mechanical aspects of touch. J Acoust Soc Am. 1988 Nov; 84 (5): 1680-1694

Braun C, Schweizer R, Elbert T, Birbaumer N, Taub E: Differential Activation in Somatosensory Cortex for Different Discrimination Tasks. J Neurosci 2000 Jan; 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 162 (1): 366–373

Brodmann K: Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde dargestellt in ihren Prinzipien auf Grund des Zellbaues. Barth, Leipzig 1909

Buchner H, Richrath P, Grunholz J, Noppeney U, Waberski TD, Gobelé R, Willmes K, Treede RD: Differential effects of pain and spatial attention on digit representation in the human primary somatosensory cortex. Neuroreport 2000 Apr 27; 11 (6): 1289-1293

Burton H, Fabri M: Ipsilateral intracortical connections of physiologically defined cutaneous representations in areas 3b and 1 of macaque monkeys: projections in the vicinity of the central sulcus. J Comp Neurol 1995 May; 355 (4): 508-538

Calford MB: Dynamic representational plasticity in sensory cortex. Neuroscience 2002; 111 (4): 709-738

Calford MB, Tweedale R: Acute changes in cutaneous receptive fields in primary somatosensory cortex after digit denervation in adult flying fox. *Journal of Neurophysiology* 1991; 65 (2): 178-187

Caselli RJ: Ventrolateral and dorsomedial somatosensory association cortex damage produces distinct somesthetic syndromes in humans. *Neurology* 1993 Apr; 43 (4): 762-771

Chapman CE, Ageranioti-Bélanger SA: Discharge properties of neurones in the hand area of primary somatosensory cortex in monkeys in relation to the performance of an active tactile discrimination task. I. Areas 3b and 1. *Exp Brain Res.* 1991; 87 (2): 319-339

Chen LM, Friedman RM, Ramsden BM, LaMotte RH, Roe AW: Fine-Scale Organization of SI (Area 3b) in the Squirrel Monkey Revealed With Intrinsic Optical Imaging. *J Neurophysiol* 2001 Dec; 86 (6): 3011-3029

Churchill JD, Muja N, Myers WA, Besheer J, Garraghty PE: Somatotopic consolidation: a third phase of reorganization after peripheral nerve injury in adult squirrel monkeys. *Exp Brain Res.* 1998 Jan; 18 (2): 189-196

Diamond ME, Huang W, Ebner FF: Laminar comparison of somatosensory cortical plasticity. *Science* 1994 Sep 23; 265 (5180): 1885-1888

Darian-Smith C, Gilbert CD: Axonal sprouting accompanies functional reorganization in adult cat striate cortex. *Nature* 1994 Apr; 368 (6473): 737-740

Disbrow E, Roberts T, Krubitzer L: Somatotopic organisation of cortical fields in the lateral sulcus of Homo sapiens: evidence for SII and PV. *J Comp Neurology* 2000 Feb; 418 (1): 1-21

Elbert T, Candia V, Altenmüller E, Rau H, Sterr A, Rockstroh B, Pantev C, Taub E: Alteration of digital representations in somatosensory cortex in focal hand dystonia. *Neuroreport.* 1998 Nov; 9 (16): 3571-3575

Flor H: The functional organization of the brain in chronic pain. *Prog Brain Res.* 2000; 129 (1): 313-322

Florence SL, Taub HB, Kaas JH: Large-scale sprouting of cortical connections after peripheral injury in adult macaque monkeys. *Science* 1998 Nov 6; 282 (5391): 1117-1121

Friedman RM, Chen LM, Roe AW: Modality maps within primate somatosensory cortex. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2004 Aug 24; 101 (34): 12724-12729

Friedman RM, Chen LM, Roe AW: Responses of areas 3b and 1 in anesthetized squirrel monkeys to single- and dual-site stimulation of the digits. *J Neurophysiol.* 2008 Dec; 100(6): 3185-96

Garraghty PE, Pons TP, Kaas JH: Ablations of areas 3b (SI proper) and 3a of somatosensory cortex in marmosets deactivate the second and parietal ventral somatosensory cortex. *Somatosens Mot Res* 1990; 7 (2): 125-135

Gelnar PA, Krauss BR, Szeverenyi NM, Apkarian AV: Fingertip representation in the human somatosensory cortex: an fMRI study. *NeuroImage* 1998 May; 7 (4Pt 1): 261-283

Gescheider GA, Bolanowski SJ, Verrillo RT: Some characteristics of tactile channels. *Behav Brain Res.* 2004 Jan; 148 (1-2): 35-40

Gescheider GA, Bolanowski SJ, Pope JV, Verrillo RT: A four-channel analysis of the tactile sensitivity of the fingertip: frequency selectivity, spatial summation, and temporal summation. *Somatosens Mot Res* 2002; 19 (2): 114-124

Geyer S, Schleicher A, Schormann T, Mohlberg H, Bodegård A, Roland PE, Zilles K: Integration of microstructural and functional aspects of human somatosensory areas 3a, 3b, and 1 on the basis of a computerized brain atlas. *Anat Embryol (Berl).* 2001 Oct; 204 (4): 351-366

Grefkes C, Geyer S, Schormann T, Roland P, Zilles K: Human somatosensory area 2: observer-independent cytoarchitectonic mapping, interindividual variability, and population map. *Neuroimage.* 2001 Sep; 14 (3): 617-631

Godde B, Stauffenberg B, Spengler F, Dinse HR: Tactile coactivation-induced changes in spatial discrimination performance. *J Neurosci* 2000 Feb 15; 20 (4): 1597-1604

Goldstone RL: Perceptual learning. *Annu Rev Psychol.* 1998; 49 (1): 585-612

Hamada Y, Nozawa T, Kado H, Suzuki R: Different laterality between the thumb and index finger in human SII activities. *Neuroreport* 2000 Nov; 11 (16): 3603-3606

Hamada Y, Sugino K, Kado H, Suzuki R: Magnetic fields in the human hippocampal area evoked by a somatosensory oddball task. *Hippocampus.* 2004; 14 (4): 426-433

Hari R, Forss N: Magnetoencephalography in the study of human somatosensory cortical processing. *Phil Trans R Soc Lond B Biol Sci* 1999 Jul; 354 (1387): 1145-1154

Harris JA, Petersen RS, Diamond ME: Distribution of tactile learning and its neural basis. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 1999 Jun; 96 (13): 7587-7591

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

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

Hashimoto I, Kimura T, Iguchy Y, Takino R, Sekihara K: Dynamic activation of distinct cytoarchitectonic areas of the human SI cortex after median nerve stimulation. *Neuroreport* 2001 Jul; 12 (9): 1891-1897

Hashimoto I, Suzuki A, Kimura T, Iguchy Y, Tanosaki M, Takino R, Haruta Y, Taira M: Is there training-dependent reorganization of digit representations in area 3b of string players. *Clin Neurophysiol* 2004 Feb; 115 (2): 435-447

Hayashi T, Konishi S, Hasegawa I, Miyashita Y: Short communication: Mapping of somatosensory cortices with functional magnetic resonance imaging in anaesthetized macaque monkeys. *Eur J Neurosci* 1999 Dec; 11(12): 4451-4456

Hlushuk Y, Hari R: Transient suppression of Ipsilateral Primary Somatosensory Cortex during Tactile Finger Stimulation. *J Neurosci* 2006, May; 26 (21): 5819-5824

Hollins M, Bensmaïa SJ, Washburn S: Vibrotactile adaptation impairs discrimination of fine, but not coarse, textures. *Somatosens Mot Res.* 2001; 18 (4): 253-262

Iwamura Y, Tanaka M, Sakamoto M, Hikosaka O: Converging Patterns of Finger Representation and Complex Response Properties of Neurons in Area 1 of the First Somatosensory Cortex of the Conscious Monkey. *Exp Brain Res* 1983; 51 (1): 327-337

Iwamura Y, Tanaka M, Sakamoto M, Hikosaka O: Rostrocaudal gradients in the neuronal receptive field complexity in the finger region of the alert monkey's postcentral gyrus. *Exp Brain Res* 1993; 92 (3): 360-368

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

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

Iwamura Y, Tanaka M, Iriki A, Taoka M, Toda T: Processing of tactile and kinaesthetic signals from bilateral sides of the body in the postcentral gyrus of awake monkeys. *Behav Brain Res* 2002 Sep 20; 135 (1-2): 185-190

Johansson RS, Vallbo AB: Detection of tactile stimuli. Thresholds of afferent units related to psychophysical thresholds in the human hand. *J Physiol* 1979; 297 (1): 405-422

Jones EG, Manger PR, Woods TM: Maintenance of a somatotopic cortical map in the face of diminishing thalamocortical inputs. *Proc Natl Acad Sci USA* 1997 Sep 30; 94 (20): 11003-11007

Jones EG, Pons PT: Thalamic and Brainstem Contributions to Large-scale Plasticity of Primate Somatosensory Cortex. *Science* 1998 Nov; 6 (282): 1121-1126

Kaas JH: The functional organization of somatosensory cortex in primates. *Ann Anat.* 1993 Dec; 175 (6): 509-518

Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM (Hrsg.): Principles of neural science. McGraw-Hill, New York 2000

Krubitzer L, Clarey JC, Tweedale R, Calford MB: Interhemispheric connections of Somatosensory Cortex in the Flying Fox. *J Comp Neurol* 1998 Dec; 402 (4): 538-559

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

Lin YY, Forss N: Functional characterization of human second somatosensory cortex by magnetoencephalography. *Behav Brain Res* 2002 Sep 20; 135 (1-2): 141-145

Linder: Linder Biologie Lehrbuch. 21. Auflage. Schroedel Verlag, Hannover, 1998

Manger PR, Woods TM, Munoz A, Jones EG: Hand/face border as a limiting boundary in the body representation in monkey somatosensory cortex. *J Neurosci* 1997 Aug 15; 17 (16): 6338-6351

Mogilner A, Grossman JA, Ribary U, Joliot M, Volkmann J, Rapaport D, Beasley RW, Llinás RR: Somatosensory cortical plasticity in adult humans revealed by magnetoencephalography. *Proc Natl Acad Sci USA* 1993 Apr 15; 90 (8): 3593-3597

Moore CI, Nelson SB: Spatio-temporal subthreshold receptive fields in the vibrissa representation of rat primary somatosensory cortex. *J Neurophysiol* 1998 Dec; 80 (6): 2882-2892.

Moore C, Stern C, Corkin S, Fischl B, Gray AC, Rosen BR, Dale AM: Segregation of Somatosensory Activity in the Human Rolandic Cortex using fMRI. *J Neurophysiol* 2000 Jul; 84 (1): 558-569

Motter BC: Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli. *J Neurophysiol* 1993 Sep; 70 (3): 909-919

Padberg J, Krubitzer L: Thalamocortical connections of anterior and posterior parietal cortical areas in New World titi monkeys. *J Comp Neurol.* 2006 Jul 20; 497 (3): 416-435

Penfield W: The supplementary motor area in the cerebral cortex of man. *Arch Psychiatr Nervenkr Z Gesamte Neurol Psychiatr.* 1950; 185 (6-7): 670-674

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

Ploner M, Schmitz F, Freund HJ, Schnitzler A: Differential organisation of Touch and Pain in Human Primary Somatosensory Cortex. *J Neurophysiol* 2000 March; 83 (3): 1770-1776

Pons TP, Garraghty PE, Ommaya AK, Kaas JH, Taub E, Mishkin M: Massive cortical reorganization after sensory deafferentation in adult macaques. *Science* 1991 Jun 28; 252 (5014): 1857-1860

Ray PG, Meador KJ, Smith JR, Wheless JW, Sittenfeld M, Clifton GL. Physiology of perception: cortical stimulation and recording in humans. *Neurology* 1999; 52 (5): 1044-1049

Recanzone GH, Merzenich MM, Schreiner CE: Changes in the distributed temporal response properties of SI cortical neurons reflect improvements in performance on a temporally based tactile discrimination task. *J Neurophysiol* 1992 May; 67 (5): 1071-1091

Schleicher A, Palomero-Gallagher N, Morosan P, Eickhoff SB, Kowalski T, de Vos K, Amunts K, Zilles K: Quantitative architectural analysis: a new approach to cortical mapping. *Anatom Embryol (Berl)* 2005 Dec; 210 (5-6): 373-386
Schmidt R, Thews G (Hrsg.): *Physiologie des Menschen.* 27. Aufl. Springer, Berlin, New York 1997: 233-286

Schubert D, Kotter R, Zilles K, Luhmann HJ, Staiger JF: Cell type-specific circuits of cortical layer IV spiny neurons. *J Neurosci* 2003 Apr; 23 (7): 2961-2970

Schweizer R, Maier M, Braun C, Birbaumer N: Distribution of mislocalization at 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 mislocalisation across fingers demonstrates training-induced neuroplastic changes in somatosensory cortex. *Exp Brain Res* 2001 Aug; 139 (4): 435-442

Shoham D, Grinvald A: The Cortical Representation of The Hand in Macaque and Human Area S-I: High Resolution Optical Imaging. *J Neurosci* 2001 Sep 1; 21(17): 6820-6835

Simoës C, Mertens M, Forss N, Jousmäki V, Lütkenhöner B: Functional Overlap of Finger Representations in Human SI and SII Cortices. *J Neurophysiol* 2001 Oct; 86 (4): 1661-1665

Sterr A, Müller MM, Elbert T, Rockstroh B, Pantev C, Taub E: Perceptual correlates of changes in cortical representation of fingers in blind multifinger Braille readers. *J Neurosci*. 1998 Jun; 18 (11): 4417-4423

Taoka M, Toda T, Iwamura Y: Representation of the midline trunk, bilateral arms, and shoulders in the monkey postcentral somatosensory cortex. *Exp Brain Res*. 1998 Dec; 123 (3): 315-322

Tremblay F, Ageranioti-Bélanger SA, Chapman CE: Cortical mechanisms underlying tactile discrimination in the monkey. I. Role of primary somatosensory cortex in passive texture discrimination. *J Neurophysiol*. 1996 Nov; 76 (5): 3382-3403

Trepel M: *Neuroanatomie. Struktur und Funktion*. Urban & Fischer bei Elsevier; 3. Aufl. 2006

Verrillo RT: Effect of contactor area on the vibrotactile threshold. *The Journal of Acoustical Society of America*. 1963 Dec; 35 (12): 1962-1966

Weinberger NM: Dynamic regulation of receptive fields and maps in the adult sensory cortex. *Ann Rev Neurosci* 1995; 18(1): 129-158

Xu J, Wall JT: Functional organisation of tactile inputs from the hand in the cuneate nucleus and its relationship to organization in the somatosensory cortex. *J Comp Neurol* 1999 Aug 30; 411(3): 369-389

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 June 9; 24 (23): 5391-5399

Zilles K, Rehkämper G (Hrsg.): *Funktionelle Neuroanatomie, Lehrbuch und Atlas*. 3. Aufl. Springer, Berlin, New York 1999

10. Danksagung

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

Mein ganz besonderer Dank geht an meinen Doktorvater, Prof. Dr. C. Braun, insbesondere für die Bereitstellung des Themas und ein jeweils blitzschnelles Korrekturlesen der vorgelegten Manuskripte. Er ist mir sowohl während der Datenauswertung, als auch beim späteren Niederschreiben der Studienergebnisse immer und jederzeit mit Rat und Tat zur Seite gestanden.

Ein weiterer besonderer Dank gilt meiner Betreuerin Anja Wühle, der von der ersten Stunde an kein Weg zu weit und keine Erläuterung auch noch so komplexer Fragestellungen zuviel gewesen ist.

Allen Studienteilnehmern bin ich zu großem Dank verpflichtet, ohne die es nie möglich gewesen wäre, diese Studie überhaupt durchzuführen. Jeder einzelne stand gerne zur Verfügung und hat dazu beigetragen, dass eine doch beachtliche Menge an Daten zusammentragen werden konnte.

Insbesondere möchte ich auf diesem offiziellen Weg meinem Ehemann, Andreas Eisele, dem diese Arbeit gewidmet ist, danken. Er hat mich in jeder Hinsicht unterstützt und mich fortlaufend ermuntert, diese Doktorarbeit fertig zu stellen.