

Diana Böttger: Aktivität im Gamma-Frequenzbereich des EEG: Einfluss demographischer Faktoren und kognitiver Korrelate.
Leipzig: Max Planck Institute for Human Cognitive and Brain Sciences, 2007 (MPI Series in Human Cognitive and Brain Sciences; 84)

Aktivität im Gamma-Frequenzbereich des EEG:

Einfluss demographischer Faktoren und kognitive Korrelate

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades

Dr. med.

an der Medizinischen Fakultät

der Universität Leipzig

Eingereicht von:

Diana Böttger

Geboren am 25.11.1977 in Leipzig

Angefertigt am:

Max-Planck-Institut für Kognitions- und Neurowissenschaften Leipzig

Betreuer:

Prof. Dr. D. Yves von Cramon und Prof. Dr. Christoph S. Herrmann

Datum des Verteidigungsbeschlusses der Medizinischen Fakultät: 24.11.2005

Inhaltsverzeichnis

1	Bibliographische Beschreibung	1
2	Danksagung	3
3	Motivation	5
4	Einleitung	7
4.1	Das Elektroenzephalogramm	7
4.2	Ereigniskorrelierte Potentiale und ihre Komponenten	10
4.3	Frequenzspektren des EEG	13
4.4	Alpha-Aktivität	13
4.5	Gamma-Aktivität	14
4.5.1	Klassifikation der Gamma-Aktivität	14
4.5.2	Funktionelle Relevanz der Gamma-Aktivität	15
4.6	Altersabhängigkeit elektrophysiologischer Parameter	21
5	Zielstellung der Arbeit	23
6	Material und Methoden der Vorstudie	25
6.1	Versuchsteilnehmer	25
6.2	Stimulationsmaterial und Aufgabenstellung	25
6.3	Datenerfassung	26
6.4	Datenanalyse	27
6.5	Statistik	29

7	Ergebnisse der Vorstudie	31
7.1	Reaktionszeiten und Fehlerraten	31
7.2	Ereigniskorrelierte Potentiale	32
7.3	Alpha-Aktivität	35
7.4	Gamma-Aktivität	36
7.5	Lateralitätseffekte	37
8	Material und Methoden der Hauptstudie	37
8.1	Versuchsteilnehmer	37
8.2	Stimulationsmaterial	38
8.3	Versuchsdurchführung	39
8.4	Datenerfassung und Datenanalyse	40
8.5	Statistik	40
9	Ergebnisse der Hauptstudie	43
9.1	Auswertung der Fragebögen	43
9.2	Reaktionszeiten und Fehler	44
9.3	Ereigniskorrelierte Potentiale	48
9.4	Alpha-Aktivität	57
9.5	Gamma-Aktivität	60
10	Diskussion	69
10.1	Reaktionszeiten und Fehlerraten	69
10.2	EKP	71
10.3	Alpha-Aktivität	77

10.4 Gamma-Aktivität	78
11 Zusammenfassung	85
11.1 Einfluss demographischer Faktoren	85
11.2 Topographie	86
11.3 Kognitive Korrelate	86
11.4 Einfluss des Schwierigkeitsgrades der Aufgabenstellung	87
11.5 Schlussfolgerung	87
12 Glossar	89
A Anhang 1 - Fragebogen zum Experiment	91
B Anhang 2 - Versuchsanleitung	93
C Literaturverzeichnis	95
D Anhang 3	111
E Anhang 4 - Lebenslauf	113

1 Bibliographische Beschreibung

Böttger, Diana

Aktivität im Gamma-Frequenzbereich des EEG: Einfluss demographischer Faktoren und kognitive Korrelate

Universität Leipzig, Dissertation

100 S.¹, 159 Lit.², 3 Tab., 33 Abb.

Referat:

Neurophysiologische Studien weisen Aktivitäten im Gamma-Frequenzbereich des Elektroenzephalogramms (EEG) eine fundamentale Bedeutung für eine Vielzahl kognitiver Prozesse zu. In der vorliegenden Studie wurde der Einfluss verschiedener demographischer Faktoren auf die Ausprägung der Gamma-Aktivität untersucht. Dabei wurden insgesamt 52 Probanden zwischen 20 und 60 Jahren rekrutiert, die an einem visuellen Reaktionszeitexperiment teilnahmen. Als visuelle Stimuli fungierten Kanizsa-Figuren, die durch illusionäre Konturen gekennzeichnet sind. Während des Experimentes wurde ein 32-Kanal-EEG abgeleitet und die Komponenten der ereigniskorrelierten Potentiale (EKP) sowie Alpha- und Gamma-Aktivitäten bestimmt und statistisch analysiert. Zusätzlich wurden die Reaktionszeiten und Fehlerraten registriert. Höheres Alter war mit einer Verlängerung der Latenzzeiten der EKP-Komponenten, der Reaktionszeiten und einer erhöhten Fehlerrate verbunden. Die Amplitude der N200 stieg, und die Amplitude der P300 sank mit steigendem Alter. Die evozierten Aktivitäten im Alpha- und Gamma-Frequenzbereich zeigten tendenziell eine nicht-lineare Beziehung zum Faktor Alter mit einem Aktivitätsmaximum zwischen 30 und 40 Jahren. Dabei zeigte die frühe evozierte Gamma-Aktivität Analogien zu den exogenen EKP-Komponenten im Sinne einer funktionellen Relevanz für die frühe sensorische Verarbeitung. Die mittlere evozierte Gamma-Aktivität spiegelte komplexere kognitive Prozesse innerhalb des visuellen reizverarbeitenden Systems wider.

¹ Seitenzahlen insgesamt

² Zahl der im Literaturverzeichnis ausgewiesenen Literaturangaben

2 Danksagung

Bedanken möchte ich mich ganz herzlich bei Herrn Prof. Dr. Christoph Herrmann und Herrn Prof. Dr. von Cramon für die ausgezeichnete Betreuung meiner Dissertation von der Ideenfindung über die Umsetzung der Experimente bis hin zur Auswertung der Daten. Ich war in der glücklichen Lage, die exzellenten technischen Bedingungen des Max-Planck-Institutes für Kognitions- und Neurowissenschaften in Leipzig nutzen zu können. Bei der Rekrutierung der Probanden und während der Durchführung der Experimente wurde ich durch Frau Ina Koch tatkräftig unterstützt. Danken möchte ich außerdem Daniel Senkowski, Niko Busch und den wissenschaftlichen Mitarbeitern der Abteilung für Biologische Psychologie an der Otto-von-Guericke-Universität Magdeburg für die angeregte Diskussion der Untersuchungsergebnisse.

Für das genaue Korrekturlesen und kreative Kaffeepausen möchte ich mich bei Julia Tänzer, Erik Lommatzsch und Christoph Böwing bedanken. Ingo Langer und meiner Familie danke ich für die ungebrochene moralische und liebevolle Unterstützung.

3 Motivation

In jüngster Zeit wurden eine Reihe neurophysiologischer Studien durchgeführt, die die Bedeutung hochfrequenter Aktivitäten des Elektroenzephalogramms (EEG) für verschiedenste kognitive Leistungen des Gehirns wie dem Gedächtnis, der Aufmerksamkeit oder der Sprachverarbeitung belegen konnten (Pulvermüller et al., 1995; Müller, 2000; Herrmann and Mecklinger, 2001; Herrmann and Knight, 2001). Dabei wurden in der Mehrzahl dieser Untersuchungen Probanden des jungen Erwachsenenalters rekrutiert. Neurologische und psychiatrische Patienten, bei denen diese kognitiven Prozesse des Gehirns beeinträchtigt sind, weisen jedoch ein breites Altersspektrum auf. Deshalb ist es für die Planung zukünftiger klinischer Studien notwendig, eine mögliche Altersabhängigkeit hochfrequenter Aktivitäten des EEG zu untersuchen.

In einer Vorstudie dieser Arbeit wurden EEG-Daten zweier Altersgruppen verglichen und ein signifikanter Unterschied der Ausprägung der frühen evozierten Gamma-Aktivität (30-70 Hz) nachgewiesen (Böttger et al., 2002). In der vorliegenden Arbeit sollten EEG-Daten von vier verschiedenen Altersgruppen systematisch analysiert werden, um die Resultate der Vorstudie für ein erweitertes Altersspektrum zu verifizieren.

4 Einleitung

4.1 Das Elektroenzephalogramm

Das Elektroenzephalogramm (EEG) ist das Resultat einer elektrophysiologischen Untersuchungsmethode, die Spannungsschwankungen auf der Kopfoberfläche registriert, die aufgrund von hirn-elektrischer Aktivität entstehen. Die mit dieser Methode registrierbaren Feldpotentiale entsprechen der Summenaktivität von Neuronenverbänden in corticalen und subcorticalen Schichten (Zschocke, 1995). Diese Verbände müssen aus einer hinreichend großen Population zeitlich synchron aktiver Neurone zusammengesetzt sein, um eine im EEG detektierbare Aktivität zu erzeugen. Von Bedeutung ist hierbei auch die Ausrichtung der Nervenzellen und ihrer Dendriten. Insbesondere die Pyramidenzellen erzeugen durch eine Überlagerung postsynaptischer Potentiale offene Felder, die im EEG messbar werden (Abbildung 1a).

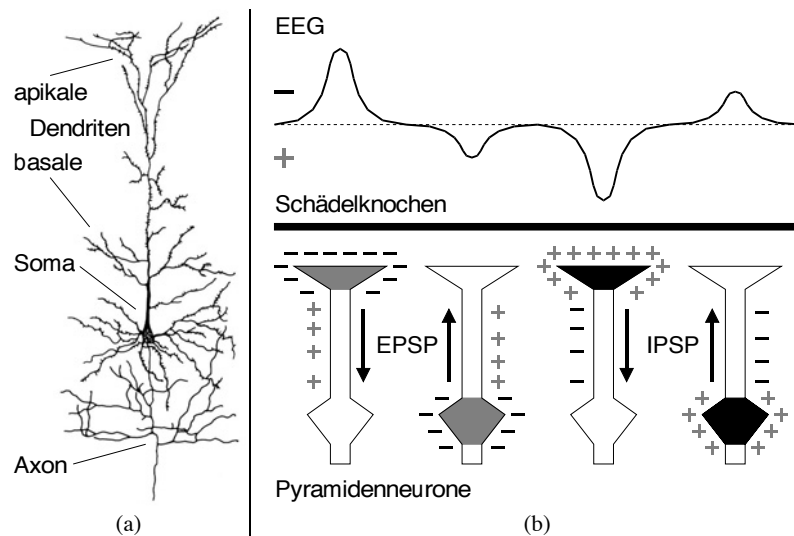


Abbildung 1: Entstehungsmechanismen des EEG (a) Cortikale Pyramidenzelle (Cajal-Präparation). (b) Untere Bildhälfte: Die vier schematisch dargestellten Pyramidenzellen zeigen Stromdipole, wie sie durch die Überlagerung von gleichgerichteten postsynaptischen Potentialen an den Dendriten entstehen. Obere Bildhälfte: Hier ist die relative Stärke sowie die Polarität der an der Kopfoberfläche messbaren Potentialdifferenzen dargestellt [modifiziert nach Zschocke (1995)].

Diese Zellen ziehen sich senkrecht durch den Cortex nach oben und verzweigen sich an der Hirnoberfläche (Trepel, 1999). An den Dendriten der Pyramidenzellen befinden sich zahlreiche synaptische Kontaktstellen mit Axonen anderer Nervenzellen (Abbildung 1a). Hier enden viele Afferenzen aus unspezifischen thalamischen Kernen, Kommissuren und Assoziationsfasern. Die an diesen Kontaktstellen erzeugten postsynaptischen Potentiale spielen eine fundamentale Rolle in der Generierung der Feldpotentiale, die man im EEG nachweisen kann (Creutzfeldt and Kuhnt, 1967). Man unterscheidet erregende (EPSP) und inhibitorische (IPSP) postsynaptische Potentiale.

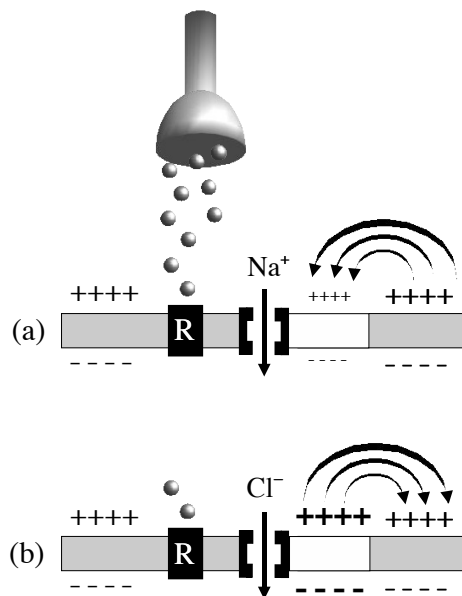


Abbildung 2: Entstehungsmechanismus eines postsynaptischen Potentials. (a) exzitatorische Afferenz (EPSP) (b) inhibitorische Afferenz (IPSP); R (Rezeptor).

Im Falle der EPSP wird durch das eintreffende Aktionspotential und die so erzeugte Transmitterausschüttung die Öffnungswahrscheinlichkeit für Natriumkanäle erhöht. Dadurch gelangen positiv geladene Ladungsträger von der positiven Außenseite der subsynaptischen Membran in das negativ geladene Zellinnere (Abbildung 2a). Resultat ist eine vorübergehende Erniedrigung des Ruhemembranpotentials. Im Gegensatz dazu wird bei einem IPSP das Ruhemembranpotential

kurzzeitig erhöht. Ursache dafür ist die Bewegung negativ geladener Chloridionen in das Zellinnere oder der Austritt von positiv geladenen Ionen aus der Zelle (Abbildung 2b). Die durch EPSP und IPSP erzeugten Potentialdifferenzen zwischen der postsynaptischen Membran und weiter entfernten Teilen der neuronalen Membran erzeugen einen elektrischen Stromfluß, der das Korrelat der im EEG ableitbaren Feldpotentiale darstellt (Abbildung 1b).

Da die Feldpotentiale auf dem Weg zur Schädeloberfläche durch anatomische Strukturen wie Dura und Schädelkalotte einer gewissen räumlichen Diffusion unterworfen sind, ist das räumliche Auflösungsvermögen des EEG begrenzt. Bei der Analyse von EEG-Daten ist außerdem die Tatsache in Betracht zu ziehen, dass mit dieser Methode die Aktivität des dreidimensionalen Gebildes Gehirn nur zweidimensional abgebildet werden kann. Der entscheidende Vorteil der Elektroenzephalographie liegt in ihrem hohen zeitlichen Auflösungsvermögen im Millisekundenbereich. Dies ermöglicht es, präzise Untersuchungen neurophysiologischer Vorgänge und kognitiver Prozesse durchzuführen. Ein weiterer Vorzug liegt in der Nichtinvasivität der Methode. Um trotz interindividueller Unterschiede der Schädelanatomie eine Vergleichbarkeit des EEG zu gewährleisten, wurde ein international einheitliches System der Elektrodenpositionierung entwickelt, welches sich an den vier anatomischen Landmarken Nasion, Inion und zweier präaurikulärer Punkte orientiert (Abbildung 3). Zur Bestimmung der Elektrodenposition werden die Strecken zwischen diesen Landmarken in 10%- bzw. 20%-Schritten unterteilt.

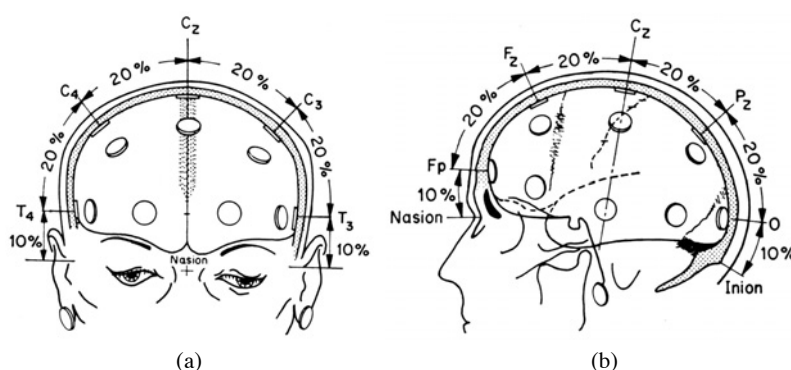


Abbildung 3: Dargestellt ist das sogenannte 10-20 System (Jasper, 1958).

4.2 Ereigniskorrelierte Potentiale und ihre Komponenten

Ereigniskorrelierte Potentiale (EKP) sind elektrophysiologische Skalppotentiale, die unmittelbar vor, während und nach einem sensorischen, motorischen oder psychischen Ereignis im EEG messbar sind (Birbaumer and Schmidt, 1996). EKP sind im kontinuierlichen Spontan-EEG nicht messbar, da ihre Amplitude (zwischen 1 und 30 μV) zu klein ist und sie damit von der Hintergrundaktivität des EEGs (50 μV) überlagert werden. Mit Hilfe von Mittelungsverfahren ist es möglich, EKP darzustellen. Voraussetzung dafür ist die wiederholte Darbietung eines sensorischen Reizes, welcher ein gleichbleibendes Potential erzeugt. Von den durch die repetitive Stimulation erzeugten Potentialen wird das arithmetische Mittel gebildet. Damit bleibt nur der Anteil des EEGs erhalten, der unmittelbar mit dem sensorischen Stimulationseignis zusammenhängt (Fabiani et al., 2000). EKP werden in Spannungs-Zeit-Diagrammen dargestellt. Die in dieser Darstellung sichtbaren Auslenkungen werden auch als Komponenten bezeichnet. Die Nomenklatur der Komponenten berücksichtigt deren Polarität und Latenzzeit. Die Polarität beschreibt dabei eine negative (N) oder positive (P) Potentialdifferenz zur Referenzelektrode an einem bestimmten Zeitpunkt. Die Latenzzeit ist die Zeit, die bis zum Scheitelpunkt der Komponente vergangen ist. So wird beispielsweise eine charakteristische Negativierung bei 100 ms als „N100“ bezeichnet und eine Positivierung bei 300 ms als „P300“. Ist eine Komponente durch diese Nomenklatur nicht hinreichend beschreibbar, werden Subkomponenten durch den Zusatz lateinischer Buchstaben gebildet, wie zum Beispiel „P300a“ und „P300b“.

Studien haben gezeigt, dass frühe Komponenten der EKP bis zu einer Latenz von 100 ms exogene Prozesse widerspiegeln, da diese in Abhängigkeit von den physikalischen Eigenschaften des Stimulusmaterials wie etwa der Intensität oder der Frequenz variieren. Sie sind damit modalitätsspezifisch. Als Generator der Potentiale bis zu einer Latenz von 10 ms wird der Hirnstamm angesehen. Komponenten mit einer Latenzzeit zwischen 10 und 100 ms hingegen werden von spezifischen primär-sensorischen Projektionsarealen im Neocortex erzeugt. EKP-Komponenten mit Latenzzeiten über 100 ms werden auch als endogene Komponenten bezeichnet, da sie durch kognitive Prozesse in höheren corticalen Verarbeitungsebenen, aber weder von den Eigenschaften der auslösenden physikalischen Stimuli, noch von der sensorischen Modalität beeinflusst werden (Donchin et al., 1978). Einige Komponenten, wie zum Beispiel die „N100“, vereinen Charakteristika endogener und exogener Komponenten und werden daher von einigen Autoren auch als

mesogen bezeichnet (Fabiani et al., 2000). In der neurologischen Praxis werden EKP routinemäßig zur Diagnostik verschiedener Krankheitsbilder eingesetzt (Maurer et al., 1988). Im folgenden werden einige der wichtigsten EKP-Komponenten und deren funktionelle Relevanz näher erläutert. Dabei wird hauptsächlich auf Studienergebnisse eingegangen, welche die für diese Arbeit relevante visuelle Sinnesmodalität betreffen.

P20, P50, P100 und N100 Die frühen EKP-Komponenten wie die P20, P50, P100 und N100 reflektieren hauptsächlich exogene Prozesse, die durch die physikalischen Eigenschaften des Stimulusmaterials bestimmt werden. So hat beispielsweise die Helligkeit des dargebotenen Stimulus einen Einfluss auf diese Komponenten (Johannes et al., 1995). Die P100 und N100 werden jedoch auch durch Aufmerksamkeitsprozesse beeinflusst (Hansen and Hillyard, 1980). Im Zusammenhang mit der „Lichtkegel-Theorie“ aus der Aufmerksamkeitsforschung wird die P100 auch als „Öffnen einer Schleuse“ zu der betreffenden cerebralen verarbeitenden Region gesehen (Posner, 1980; Luck et al., 2000). Je höher die Amplitude der P100 ausfällt, um so weiter steht diese Schleuse offen. Die N100 wird auch als „Verarbeitungsnegativität“ bezeichnet, da der dargebotene Reiz in diesem Zeitraum erfasst und seine Eigenschaften genauer verarbeitet werden (Luck et al., 1990). Topographisch ist die N100 über okzipitalen und temporalen sensorischen Cortexarealen ableitbar (Hopf et al., 2002).

N200 Untersuchungen ergaben, dass die N200 den Vergleich eines sensorischen Reizes mit einem gespeichertem Reizmuster reflektiert. Man unterscheidet zwei Subkomponenten der N200: die N200a und die N200b.

- Die N200a tritt vorwiegend dann auf, wenn ein erwarteter Stimulus in einer Reizsequenz ausgelassen wird. Diese Subkomponente wird mit Reizkategorisierungsprozessen in Verbindung gebracht. Ihre Latenz ist von der Dauer der Stimuluspräsentation abhängig (Ritter et al., 1979).
- Die N200b entsteht dann, wenn Abweichungen im Stimulationsmaterial detektiert werden sollen. Die Amplitude dieser Latenz korreliert mit dem Ausmaß der Aufmerksamkeit, die für die Orientierung auf relevante Reize verwandt wird. Topographisch ist die N200b über dem medialen präfrontalen Cortex lokalisiert (Loveless, 1986).

P300 Die P300 wurde erstmalig von einer Arbeitsgruppe um Sutton et al. (1965) beschrieben. Sie ist eine endogene Komponente, die an zentralen und parietalen Elektroden ihre maximale Ausprägung zeigt. Ihre Generatoren werden unter anderem im Thalamus und in temporalen Cortexarealen vermutet. Man unterscheidet zwei Subkomponenten der P300: P300a und P300b.

- Die Subkomponente P300b ist durch eine Latenzzeit zwischen 300 und 700 ms charakterisiert und entspricht der von Sutton beschriebenen klassischen P300. Topographisch ist die P300b modalitätsunspezifisch centro-parietal lokalisiert (Naumann et al., 1992). Um die P300 auszulösen, wird häufig das sogenannte „Oddball-Paradigma“ benutzt, in dem ein Proband auf ein bestimmtes seltenes Ereignis innerhalb einer dargebotenen Reizsequenz reagieren soll. Die Amplitude der P300b ist indirekt proportional zur relativen Auftretenswahrscheinlichkeit dieses Zielreizes (Donchin et al., 1978). Die Wahrscheinlichkeit ist deshalb relativ, da sie von der Sicherheit abhängt, mit der ein Ereignis im Hinblick auf die Auswahl einer adäquaten Reaktion kategorisiert werden kann. Die Amplitude der P300b wird daher von der Aufgabenrelevanz des auslösenden Ereignisses beeinflusst (Sutton et al., 1965; Donchin and Coles, 1988). Verschiedene Arbeitsgruppen vermuten, dass die Latenzzeit der P300 die Dauer von Evaluationsprozessen sensorischer Stimuli widerspiegelt (McCarthy and Donchin, 1981; Magliero et al., 1984; Donchin and Coles, 1988; Van der Molen et al., 1991). Interessanterweise zeigte eine Studie, dass die Latenz der P300b nicht mit der Reaktionszeit korreliert (McCarthy and Donchin, 1981).
- Die P300a unterscheidet sich von der P300b durch eine um 50 ms kürzere Latenzzeit und eine frontaleren Lokalisation (Courchesne et al., 1975). Diese Subkomponente wird durch unerwartete Reize ausgelöst, wie beispielweise durch einen neuen seltenen Reiz im „Oddball-Paradigma“, der zusätzlich zu dem Zielreiz dargeboten wird. Sie tritt unabhängig von der Aufgabenrelevanz auf (Verleger, 1988). Möglicherweise liegt der P300a eine Orientierungsreaktion zugrunde, da die Amplitude dieser Komponente mit der wiederholten Darbietung des neuen Reizes abnimmt (Friedman et al., 2001).

4.3 Frequenzspektren des EEG

Man unterscheidet folgende Frequenzbereiche des EEG, die mit griechischen Buchstaben gekennzeichnet werden (Neundörfer, 1995):

Delta:	0.5–3 Hz	(δ)
Theta:	4–7 Hz	(θ)
Alpha:	8–13 Hz	(α)
Beta:	14–20 Hz	(β)
Gamma:	20–100 Hz	(γ)

In unserer Studie haben wir uns auf Frequenzen im Alpha- und Gamma- Bereich konzentriert, da diese Frequenzbereiche mit visueller Reizverarbeitung in Verbindung gebracht werden (Müller et al., 1996; Herrmann and Knight, 2001). Im folgenden soll auf die funktionelle Relevanz dieser beiden Frequenzbänder eingegangen werden.

4.4 Alpha-Aktivität

Der Alpha-Rhythmus wurde erstmals von Berger (1929) beschrieben. Aktivität in diesem Frequenzbereich ist vor allem im Wachzustand bei geringer visueller Aufmerksamkeit nachweisbar (Basar et al., 1997). Das Punctum maximum befindet sich dabei parieto-okzipital. Alpha-Aktivität wird durch Konzentration auf einen visuellen Stimulus blockiert (Klimesch et al., 1998). Dieses Phänomen wird auch als „Alpha Block“ bezeichnet (Birbaumer and Schmidt, 1996). Ein Modell sieht deshalb in den Oszillationen dieses Frequenzbereiches einen sogenannten „Idling“-Mechanismus, der im Ruhezustand des visuellen Systems spontane Aktivität unterdrückt und im Falle eintreffender sensorischer Informationen eine schnellere Aktivierung des visuellen Cortex ermöglicht (Pfurtscheller and Neuper, 1992). Andere Autoren sehen in der Alpha-Aktivität eine Manifestation von visuellem Bewusstsein (Sewards and Sowards, 1999).

4.5 Gamma-Aktivität

4.5.1 Klassifikation der Gamma-Aktivität

Hochfrequente Aktivitäten im EEG blieben nach ihrer Entdeckung durch Adrian (1942) lange unbeachtet, da sie extrem kleine Amplituden ($1\text{--}10\ \mu\text{V}$) aufweisen und sich in vielen klassischen EKP-Versuchen aufgrund der routinemässig angewendeten Tiefpassfilterung des EEG-Signals der Analyse entziehen. ausßerdem wurden sie allgemein als chaotisches Rauschen ohne funktionelle Relevanz angesehen. Freeman (1975) beschrieb Aktivitäten im 40 Hz-Bereich, die er mit der Wahrnehmung von Gerüchen im Bulbus olfactorius von Hasen in Verbindung brachte. Daraufhin rückten hochfrequente EEG-Aktivitäten näher in das Blickfeld neuropsychologischer Forschung. Besondere Aufmerksamkeit kam dabei den Aktivitäten im Gamma-Frequenzbereich zu, da sie ein mögliches elektrophysiologisches Korrelat kognitiver Prozesse darstellen könnten (Müller et al., 2000). Basierend auf einer von Galambos (1992) erstmalig beschriebenen Klassifikation der Gamma-Rhythmen unterscheidet man spontane, induzierte und evozierte Gamma-Aktivität:

- Spontane Gamma-Aktivität entsteht unabhängig von den experimentellen Bedingungen. Man nimmt an, dass diese Form der Gamma-Aktivität durch kognitive Prozesse ausgelöst wird, die nicht im unmittelbaren Zusammenhang mit der experimentellen Aufgabenstellung stehen.
- Induzierte Aktivität korreliert mit den Stimulationsereignissen eines Experiments, wobei keine feste zeitliche Phasenbeziehung vorliegt. Sie ist damit nicht mit den klassischen Mittelungstechniken eruiert, und es müssen spezielle Methoden wie die „Fast Fourier Transformation“ (Lutzenberger et al., 1995; Pulvermüller et al., 1995), die „diskrete Gabortransformation“ (Müller et al., 1997b,a) oder wie in der vorliegenden Studie eine „Wavelet Analyse“ (Herrmann et al., 1999) angewandt werden, um sie untersuchen zu können.
- Evozierte Aktivität zeichnet sich durch eine feste Phasenbeziehung mit der auslösenden experimentellen Bedingung aus und ist damit durch Mittelungstechniken erfassbar.

Gamma-Aktivität kann durch die Stimulation jedes sensorischen Systems erzeugt werden und findet sich auch bei der Generierung motorischer Reaktionen (Basar-Eroglu et al., 1996; Müller, 2000).

4.5.2 Funktionelle Relevanz der Gamma-Aktivität

Das Bindungsproblem Der visuelle Cortex besteht aus funktionell hochspezialisierten Systemen, die unterschiedliche Merkmale eines visuellen Objekts, wie beispielsweise seine Farbe, Form oder Bewegung verarbeiten (Engel, 1996). Diese in unterschiedlichen Hirnarealen repräsentierten Merkmale müssen jedoch zu einer kohärenten Präsentation zusammengeführt werden, um das Objekt als solches erfassen zu können. Dieses Problem wird auch als das „Bindungsproblem“ bezeichnet (von der Malsburg, 1981). Als möglicher neurophysiologischer Mechanismus zur Lösung dieses Problems wurde die zeitliche Synchronisation von oszillierenden Zellverbänden vorgeschlagen (Milner, 1974; von der Malsburg, 1999; Singer, 1996). Dieses theoretische Modell ist unter dem Namen „Zeitkodierungsmodell“ bekannt geworden (Gray, 1999). Der Mechanismus der zeitlichen Synchronisation ermöglicht dem neuronalen System eine hohe Flexibilität und Dynamik. Neurone können gleichzeitig verschiedenen oszillierenden Zellverbänden angehören und damit auch bei räumlicher Überschneidung unterschiedliche Objektmerkmale kodieren (Abbildung 4). Ein weiterer Vorteil des Modells liegt in der postulierten Fähigkeit der Neurone, innerhalb kürzester Zeit von einem oszillierendem Zellverband in den nächsten wechseln zu können.

Tierstudien Untersuchungen am Tiermodell konnten Synchronisationsphänomene mit einer Präzision im Millisekundenbereich nachweisen (Gray et al., 1989). Intracorticale Ableitungen ergaben dabei, dass neuronale Verbände im visuellen Cortex der Katze synchrone elektrische Potentiale erzeugen, wenn sie simultan erregt werden. Als Stimuli wurden in dieser Studie Lichtbalken benutzt, die sich in einer bestimmten Richtung über das Gesichtsfeld der Katze bewegten. Wurde ein Lichtbalken gleichzeitig über die rezeptiven Felder zweier Neuronen geführt, so war eine synchrone Aktivität in diesen Zellen nachweisbar. Synchron aktive Zellen wurden in einer räumlichen Entfernung von bis zu 7 mm innerhalb des primären visuellen Cortex, interhemisphärisch sowie zwischen entfernten Hirnarealen nachgewiesen (Gray and Singer, 1989; Engel et al., 1991a,b). Wurden anstelle des einzelnen Balkens zwei sich in entgegengesetzte Richtungen bewegende Lichtbalken eingesetzt, war die Synchronisation der Zellverbände nicht mehr nachweisbar (Gray et al., 1989). Diese Versuche belegen, dass die zeitliche Korrelation von neuronaler Aktivität einen wichtigen Mechanismus in der Merkmalsbindung und Objektwahrnehmung im visuellen System darstellen könnte. Als Korrelat der synchronisierten neuronalen Potentiale in

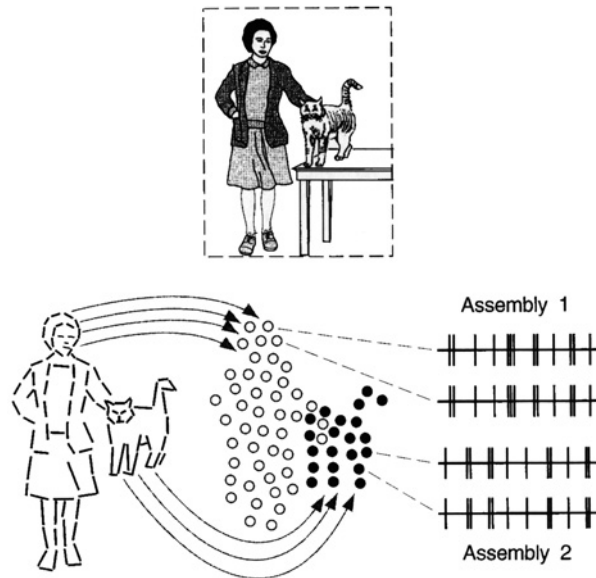


Abbildung 4: Zeitliche Bindung. Dargestellt ist eine visuelle Szene, in der die Objekte „Frau“ und „Katze“ zu sehen sind. Unten rechts sind die Aktionspotentiale von vier Neuronen auf einer Zeitachse abgetragen. Man erkennt, dass die oberen beiden Neurone synchron feuern und damit als Zellverband (Assembly 1) das Objekt „Frau“ kodieren. Die beiden unteren Neurone weisen ebenfalls synchrone neuronale Aktivitäten auf und kodieren dabei als Zellverband 2 das Objekt „Katze“. Modifiziert nach (Engel, 1996).

den intracorticalen Ableitungen der Katze wurden in den Feldpotentialen synchrone Oszillationen im Gamma-Frequenzbereich zwischen 35 und 80 Hz beschrieben (Engel et al., 1997; Herculano-Houzel et al., 1999). Zu diesem Ergebnis kamen auch Studien an Primaten (Kreiter and Singer, 1992; Eckhorn et al., 1993; Kreiter and Singer, 1996), die synchronisierte Aktivität in den Feldpotentialen für den Frequenzbereich zwischen 60 und 90 Hz nachwiesen.

Im menschlichen EEG wurden ebenfalls Synchronisationsphänomene im Gamma-Frequenzbereich aufgezeigt (Basar-Eroglu et al., 1996; Herrmann et al., 1999; Tallon-Baudry and Bertrand, 1999; Keil et al., 1999). In den folgenden Abschnitten sollen diese Ergebnisse im Hinblick auf ihre mögliche Funktion für kognitive Prozesse wie die Perzeption, die Aufmerksamkeit und das Gedächtnis näher erläutert werden.

Perzeption Auf der Basis der elektrophysiologischen Untersuchungen im Tiermodell führte eine Arbeitsgruppe unter Müller et al. (1996, 1997a,b) Experimente mit analogem Stimulationsmaterial beim Menschen durch. Den Probanden wurde zunächst ein langer, sich in einer Richtung bewegender Balken präsentiert. Danach wurden zwei kleinere Balken gezeigt, die sich in entgegengesetzte Richtungen bewegten. Im ersteren Falle der kohärenten Bewegung war an parieto-okzipitalen Elektroden des EEG eine deutlich höhere Gamma-Aktivität messbar als im Falle der inkohärenten Bewegung.

Eine französische Arbeitsgruppe führte Versuche durch, die die Rolle von Gamma-Aktivitäten in der kortikalen Objektverarbeitung untersuchen sollten (Bertrand and Tallon-Baudry, 2000). Ihre Ergebnisse weisen darauf hin, dass insbesondere die induzierte Gamma-Aktivität eine wichtige Rolle in der kohärenten Objektpräsentation spielt. In einem ihrer Versuche wurden den Probanden Kanizsa-Dreiecke, reale Dreiecke, gekrümmte Dreiecke und Nicht-Dreiecke präsentiert (Tallon et al., 1995; Tallon-Baudry et al., 1996). Kanizsa-Figuren (Abbildung 5) beruhen auf einer optischen Täuschung, bei denen illusorische Kanten den Eindruck eines geschlossenen Objektes erwecken (Kanizsa, 1976; Kojo et al., 1993). Die Aufgabenstellung in diesem Versuch bestand darin, die gekrümmten Dreiecke zu zählen. Ergebnis der Studie war eine erhöhte induzierte Gamma-Aktivität an okzipitalen Elektroden im Falle der kohärenten Dreiecke unabhängig davon, ob sie reale, gekrümmte oder illusorische Kanten besaßen. Diese Aktivität war im Falle der Nicht-Dreiecke nicht nachweisbar. Hingegen ergaben Untersuchungen der evozierten Gamma-Aktivität, dass diese in allen Bedingungen zu finden war. Damit wurde ein Einfluss der Kohärenz der Figuren auf die induzierte, jedoch nicht auf die evozierte Gamma-Aktivität nachgewiesen. Die Autoren schließen daraus, dass die induzierte Gamma-Aktivität mit dem Bindungsprozess assoziiert ist, der notwendig ist, um eine Kanizsa-Figur wahrnehmen zu können.

In einem späteren Experiment der Arbeitsgruppe wurden den Probanden Bilder gezeigt, die aus scheinbar sinnlosen schwarzen Farbkleckschen bestanden (Tallon-Baudry et al., 1997). Die Probanden mussten im ersten Versuchsdurchgang eines dieser Bilder mit einem charakteristischem Klecksmuster zählen. Vor dem Beginn des zweiten Versuchsteils wurden die Probanden darauf aufmerksam gemacht, dass einige der Bilder, die sie zuvor gesehen hatten, ein in den Farbkleckschen verstecktes Bild eines Dalmatiners enthielten. Sie wurden im zweiten Versuchsteil angewiesen, auf das Bild dieses Hundes zu reagieren. Die Analyse der EEG-Daten ergab, dass im Vergleich zum ersten Versuchsabschnitt, in dem die Probanden noch „naiv“ in Bezug auf die Wahrnehmung des

Hundes waren, im zweiten Versuchsdurchgang eine deutliche erhöhte Gamma-Aktivität messbar war. Damit schien diese Gamma-Aktivität auch in diesem Experiment den Bindungsprozess widerzuspiegeln, der es dem visuellen System ermöglicht, ein kohärentes Bild der visuellen Umwelt zu formen. Angemerkt werden muss, dass eine erhöhte Gamma-Aktivität auch für die Bilder im zweiten Versuchsteil gefunden wurde, die keinen versteckten Dalmatiner enthielten. Die Autoren interpretieren diesen Befund damit, dass die Probanden im zweiten Versuchsabschnitt eine internale Repräsentation des Hundes aufbauen mussten, um den versteckten Dalmatiner finden zu können.

Angelehnt an diese interessanten Befunde führte eine weitere Arbeitsgruppe ein visuelles Klassifikationsexperiment durch, in dem die Probanden dazu aufgefordert waren, das Auftreten von Kanizsa-Quadraten zu zählen, die neben Kanizsa-Dreiecken und Nicht-Kanizsa-Figuren präsentiert wurden (Herrmann et al., 1999). Dabei traten drei verschiedene Arten von Gamma-Band-Antworten auf: eine frühe evozierte Gamma-Aktivität zwischen 50 und 150 ms, eine späte evozierte Gamma-Aktivität zwischen 200 und 300 ms, jeweils mit einem Frequenzmaximum von 40 Hz, sowie eine dritte kontinuierliche Gamma-Antwort bei einer Frequenz von 80 Hz. Die Aktivitäten im Gamma-Band fielen wie in der Studie von Tallon-Baudry et al. (1996) bei den Kanizsa-Figuren höher als bei den Nicht-Kanizsa-Figuren aus und waren topographisch frontal und okzipital lokalisiert. Im Gegensatz zu den Studienergebnissen der französischen Arbeitsgruppe konnten hier aber nur evozierte Antworten nachgewiesen werden, was die Autoren auf eine Synchronisation des visuellen Cortex durch die Bildwiederholungsfrequenz des Monitors von 75 Hz zurückführten.

In einem Folgeexperiment wurde gezeigt, dass die frühe evozierte Gamma-Aktivität von der Aufgabenstellung beeinflusst wird (Herrmann and Mecklinger, 1999). Obwohl hier identische Stimuli aus dem vorherigen Experiment präsentiert wurden, fand man die höchste Gamma-Aktivität im Falle des Nicht-Kanizsa-Quadrates, das in diesem Falle als Zielreiz fungierte. Aufgrund dieser Daten argumentieren die Autoren, dass die frühe evozierte Gamma-Aktivität unter dem Einfluss eines Aufmerksamkeitsprozesses stehen muß, der die visuelle Objektverarbeitung und die Diskrimination des Zielreizes steuert.

Aufmerksamkeit Die Verbindung zwischen Aktivitäten im Gamma-Frequenzbereich und Aufmerksamkeitsprozessen wurde im Hinblick auf die verschiedenen Sinnesmodalitäten untersucht. Es wurde gezeigt, dass die Amplitude der Gamma-Aktivität dann am höchsten ist, wenn die Pro-

banden größere Aufmerksamkeit auf die Ausführung der Aufgabenstellung und die zu verarbeiteten Stimuli lenken (Boyer et al., 1987; Tiitinen et al., 1993; Basar-Eroglu et al., 1996; Gruber et al., 1999; Shibata et al., 1999).

Weitere Anhaltspunkte für einen Zusammenhang zwischen Gamma-Aktivität und Aufmerksamkeit liefern Studien, die zeigen, dass in wachen Perioden eine höhere Gamma-Aktivität als in der Narkose unter der Wirkung von Anästhetika besteht. Des Weiteren ist die Gamma-Aktivität in den REM-Phasen des Schlafes höher als während der Delta-Phasen (Madler and Pöppel, 1987; Madler et al., 1991; Llinas and Ribary, 1993).

EEG- und MEG-Experimente zeigten, dass die evozierte Gamma-Aktivität für Zielreize unabhängig von deren Figuralität stärker ausgeprägt ist als für Distraktoren (Herrmann and Mecklinger, 1999, 2000, 2001). Topographisch war diese Aktivität in okzipitalen und präfrontalen Arealen lokalisiert. In diesen Bereichen sollen magnetresonanztomographischen Untersuchungen zufolge aufmerksamkeitsrelevante Prozesse ablaufen (Büchel and Friston, 1997).

Gedächtnis Die Gamma-Aktivität hat möglicherweise auch eine wichtige Bedeutung für Gedächtnisprozesse. In einem Experiment von Tallon-Baudry et al. (1998) wurden abstrakte visuelle Stimuli präsentiert, die nach einer Pause mit einem Kontrollstimulus verglichen werden mussten. Die Auswertung der EEG-Daten ergab für den Zeitraum der Stimuluspräsentation induzierte Gamma-Aktivität in der Okzipitalregion. Während der Pause war ebenfalls induzierte Gamma-Aktivität vorhanden, die neben okzipito-temporalen zusätzlich bilaterale frontale Areale einschloß. In der Pause mußte der Proband den Stimulus im Kurzzeitgedächtnis präsent halten, um ihn später mit dem Kontrollstimulus vergleichen zu können. Die Autoren sahen deshalb in diesen Befunden eine Unterstützung der These, wonach die synchronisierte Aktivität eines okzipito-frontalen Netzwerks für die Funktion des visuellen Kurzzeitgedächtnisses notwendig ist (Fuster, 1997).

In einer Studie von Herrmann and Mecklinger (2001) wurden Kanizsa-Figuren als Stimuli benutzt. Um den Zielreiz als solchen zu erkennen, war es notwendig, dass die Versuchsperson ein temporäres Korrelat des Zielreizes im Arbeitsgedächtnis aufrecht erhielt. In diesem Experiment wurde eine evozierte Gamma-Aktivität nachgewiesen, die um so stärker ausfiel, je ähnlicher der gezeigte Stimulus dem Zielreiz war. Die Autoren schlossen daraus, dass die Gamma-Aktivität den Prozess repräsentieren könnte, der das Bild des Zielreizes im Arbeitsgedächtnis mit dem gezeigten Stimulus vergleicht. Sie bezogen sich dabei auf Simulationen von neuronalen Netzwerken, die

gezeigt haben, dass der schnelle Zugriff auf das Arbeitsgedächtnis mit Hilfe neuronaler Oszillationen im Gamma-Frequenzbereich möglich ist (Lisman and Idiart, 1995; Jensen and Lisman, 1998; Burle and Bonnet, 2000).

Sprachverarbeitung Aktivität im Gamma-Frequenzbereich wurde auch mit Prozessen der Sprachverarbeitung in Verbindung gebracht. Eine Studie zeigte, dass die Verarbeitung von Worten im Vergleich zu Pseudoworten eine stärkere Aktivität im Gamma-Frequenzbereich erzeugte (Lutzenberger et al., 1994; Pulvermüller et al., 1995). Diese Aktivität war im EEG vor allem über Zentren der linken Hemisphäre ableitbar, der eine dominante Funktion in der Sprachverarbeitung zukommt. Nähere Untersuchungen verschiedener Wortfamilien zeigten spezifische topographische Verteilungsmuster. So erzeugten Verben wie „laufen“, die eine motorische Aktion beschreiben, Gamma-Aktivitäten über motorischen Arealen. Konkrete Hauptwörter wie „Buch“ dagegen führten zu einer erhöhten Aktivität über okzipitalen Regionen (Pulvermüller, 1999; Pulvermüller et al., 1995).

Sensori-motorische Integration Einen Überblick über Befunde im motorischen System geben Arbeiten von Farmer (1998) sowie Baker et al. (1999), die Synchronisationsphänomene analog den Ergebnissen im visuellen System beschreiben. Pfurtscheller and Neuper (1992) fanden heraus, dass während der Ausführung von Fingerbewegungen eine simultane Desynchronisation im 10-Hz-Bereich und eine Synchronisation im 40-Hz-Bereich stattfindet. Salenius et al. (1996) beschreiben cortikale 40-Hz-Rhythmen, die mit Rhythmisizitäten im Elektromyogramm (EMG) korrelieren. Synchronisierte Gamma-Aktivitäten ohne Phasenverschiebung konnten zwischen visuellen und motorischen cortikalen Arealen nachgewiesen werden (Roelfsema et al., 1997). Ein weiterer Beleg für die Relevanz von Gamma-Aktivität im motorischen Cortex liefert eine Studie, die zeigte, dass bei der Planung und Ausführung komplexer motorischer Aktionen eine stärkere Gamma-Aktivität auftritt als bei dem Ausführen repetitiver simpler Extremitätenbewegungen (Murthy and Fetz, 1992).

Zusammenfassung Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Gamma-Aktivität mit den verschiedensten kognitiven Prozessen in Verbindung gebracht wurde, die abschliessende Frage nach ihrer funktionellen Relevanz jedoch noch nicht ausreichend geklärt ist.

Einige Autoren argumentieren, dass diese elektrische Aktivität nur ein Epiphänomen visueller Objektverarbeitung darstellt, da sie auch bei niederen Tieren wie Insekten (Kirschfeld, 1992) und Schnecken (Schütt and Basar, 1992) nachgewiesen werden konnte. Andere Arbeitsgruppen vertreten jedoch die Auffassung, dass die Gamma-Aktivität ein universelles Prinzip des Cortex darstellen könnte. Demzufolge wäre es durchaus plausibel, dass sich sensorische Systeme synchronisierter Oszillationen bedienen, die auch in multimodalen Prozessen höherer kortikaler Ebenen Relevanz besitzen (Miltner et al., 1999; Rodriguez et al., 1999). Diese These würde die in den vorangegangenen Kapiteln dargelegte Rolle der Gamma-Aktivität bei den unterschiedlichsten Prozessen wie der Objektverarbeitung, der Aufmerksamkeit, des Gedächtnisses, der Sprachverarbeitung und der Sensorimotorik stützen.

In einem theoretischen Modell wird die Vielzahl möglicher Funktionen der Gamma-Aktivität vereint, in dem die Existenz multipler 40-Hz-Generatoren postuliert wird, die auf verschiedenen Cortexebenen verteilt sind und in einem System paralleler Datenverarbeitung einen fundamentalen funktionellen Baustein in der elektrischen Aktivität des Gehirns darstellen (Basar-Eroglu et al., 1996).

4.6 Altersabhängigkeit elektrophysiologischer Parameter

EKP Betrachtet man die Ausprägung früher Komponenten der EKP, wie zum Beispiel N100, P100 oder N200, so findet sich kein statistisch signifikanter Zusammenhang mit dem Alter der Versuchspersonen (Polich, 1997a). Im Falle der P300 konnte jedoch nachgewiesen werden, dass sich deren Amplitude und Latenz im Laufe des Lebens eines Menschen in charakteristischer Weise ändert. Mit steigendem Alter ist eine Verlängerung der Latenzzeit und eine Reduktion der Amplitude dieser Komponente zu verzeichnen (Kutas et al., 1994; Tachibana et al., 1996; Friedman et al., 1997; Anderer et al., 1998). Außerdem verändert sich die topographische Ausprägung der P300. So findet sich bei jüngeren Probanden ein parieto-zentrales Maximum und bei älteren Probanden ein frontales Maximum der Komponente (Frodil et al., 2000). Diese Alterseffekte wurden für verschiedene Sinnesmodalitäten bestätigt (Polich, 1997b). Neben dem Alter wurden weitere natürliche und umweltbedingte Faktoren hinsichtlich ihres Einflusses auf die P300 untersucht. Dabei stellte sich heraus, dass sportliche Aktivität, Schlafentzug sowie Genussmittel wie Alkohol, Nikotin und Kaffee die Ausprägung der P300 beeinflussen können (Polich and Kok, 1995).

Alpha-Aktivität Untersuchungen der Altersabhängigkeit der Alpha-Aktivität ergaben, dass diese mit steigendem Alter eine kleinere Amplitude und ein niedrigeres Frequenzmaximum aufweist (Yordanova et al., 1998; Kolev et al., 2002). Untersuchungen an Probanden zwischen 5 und 70 Jahren zeigten, dass die Alpha-Aktivität im Alter von 25 Jahren maximal ausgeprägt ist. Nach diesem Schwellenwert sollen die Werte für das Frequenzmaximum und die Amplitude mit steigendem Alter kontinuierlich abnehmen (Anokhin, 1988). Die Topographie der Alpha-Aktivität ist im Alter durch eine zunehmend frontale Lokalisation charakterisiert (Kolev et al., 2002).

Gamma-Aktivität In vielen Studien, die sich mit den kognitiven Korrelaten der Gamma-Aktivität befassten, wurden Probanden eines inhomogenen Altersspektrums rekrutiert, obwohl die Frage nach der Altersabhängigkeit der Gamma-Aktivität bisher nur unzureichend geklärt wurde. Eine Untersuchung von Säuglingen ergab, dass Oszillationen im Gamma-Frequenzbereich schon im ersten Lebensjahr signifikanten Veränderungen unterliegen (Csibra et al., 2000). An dem Experiment nahmen jeweils 11 Kinder im Alter von 6 und 8 Monaten teil. Präsentiert wurden visuelle Stimuli in Form eines Kanizsa-Quadrates und eines Kontrollstimulus, in dem kein illusionäres Quadrat zu sehen war. Neben diesen eher monoton anmutenden Stimuli wurden farbige Cartoons und geometrische Figuren präsentiert, um die Aufmerksamkeit der Kinder auf den Computerbildschirm zu lenken. Die Auswertung der EEG-Aufzeichnungen ergab, dass die Kinder der älteren Gruppe eine induzierte Gamma-Aktivität aufwiesen. Diese Aktivität war nur im Anschluß an die Präsentation des illusionären Quadrates zu beobachten und trat bei dem Kontrollstimulus nicht auf. Im Gegensatz dazu war bei der Gruppe der 6 Monate alten Kinder die induzierte Gamma-Aktivität nicht nachweisbar. Die Autoren schließen daraus, dass der frontale Cortex eine wichtige Rolle für die Entwicklung visueller kognitiver Prozesse im Kindesalter spielt und dass im Entwicklungsalter zwischen 6 und 8 Monaten die Eigenschaft des menschlichen Sehsystems ausgeprägt wird, die es uns ermöglicht, illusionäre Figuren wahrzunehmen.

In einem anderen Experiment wurden Kinder zwischen 9 und 16 Jahren auf Unterschiede in der Ausprägung auditorischer Gamma-Band-Aktivitäten untersucht (Yordanova et al., 2002). Dabei ergaben sich altersabhängige Unterschiede in der topographischen Lokalisation der Gamma-Aktivität sowie in der Stärke der Synchronisation. Die Autoren argumentierten, dass in der Entwicklungsperiode zwischen 9 und 16 Jahren möglicherweise Gamma-Band-Netzwerke verschiedener cerebraler Regionen eine Rolle spielen, die unterschiedliche Verarbeitungsstrategien wider-

spiegeln. Bei Kindern zwischen 9 und 12 Jahren waren maximale Amplituden einer synchronisierten Aktivität über frontalen Hirnarealen ableitbar. Laut der Analyseergebnisse nutzen sie eher externe Stimuluseigenschaften für die Lösung der Aufgabenstellung. Die Kinder zwischen 13 und 16 Jahren hingegen zeigten maximale Aktivitäten über parietalen Cortexarealen. Sie nutzten zur Bewältigung des Experimentes vorwiegend den Ort der Stimuluspräsentation. Keine Studie hat sich bisher mit der Altersabhängigkeit der Gamma-Aktivität bei erwachsenen Personen befasst.

5 Zielstellung der Arbeit

Das Ziel dieser Arbeit war die Untersuchung der Altersabhängigkeit von EEG-Aktivitäten im Gamma-Frequenzbereich. Neben dem Alter sollte der Einfluss folgender personen- und versuchsgebundener Faktoren auf die Ausprägung der Gamma-Aktivität untersucht werden:

Personengebundene Faktoren:	
• Alter	• Sportliche Aktivität
• Geschlecht	• Mentale Aktivität (Rätsel, Lesen)
• Ausbildungsstand	• Zeitpunkt im Menstruationszyklus
• Computer-Erfahrung	

Versuchsgebundene Faktoren:	
• Tageszeit	• Figurale Eigenschaften der Stimuli
	• Anspruch der Aufgabenstellung

Tabelle 1: Untersuchte Einflussfaktoren

Die Probanden nahmen an einem visuellen Reaktionszeitexperiment teil, in dem Figuren mit illusionären Konturen als Stimuli fungierten. Durch die Ableitung eines EEG sollten Daten gewonnen werden, um elektrophysiologische Parameter wie die EKP, Alpha-Aktivität und Gamma-Aktivität berechnen zu können. Diese Parameter sollten hinsichtlich möglicher kognitiver Korrelate und ihrer Beeinflussbarkeit durch die oben genannten Faktoren analysiert werden.

Wie im vorigen Kapitel dargelegt, wurden Aktivitäten im Gamma-Frequenzbereich bereits mit einer Vielzahl sensorischer und kognitiver Prozesse des Gehirns in Verbindung gebracht. Eine grundlegende Erforschung dieses Phänomens und seiner funktionellen Relevanz könnte deshalb dazu beitragen, die neuropsychologischen diagnostischen Möglichkeiten von Krankheitsbildern zu verbessern (von Cramon et al., 1995), bei denen diese Prozesse gestört sind. Mögliche Schwerpunkte könnten dabei beispielweise die Alzheimer-Erkrankung (Ribary et al., 1991; Stam et al., 2002), der Autismus (Grice et al., 2001) und die Schizophrenie (Tiitinen et al., 1993; Haig et al., 2000; Gallinat et al., 2004) sein, bei denen bereits erste Untersuchungen in Bezug auf Veränderungen hochfrequenter Oszillationen im EEG durchgeführt wurden.

Die genaue Kenntnis der Einflussfaktoren der Gamma-Aktivität hätte außerdem Auswirkungen auf die Versuchsplanung zukünftiger wissenschaftlicher Untersuchungen, die sich mit diesem Phänomen befassen.

6 Material und Methoden der Vorstudie

6.1 Versuchsteilnehmer

In einer Vorstudie wurden 12 Probanden untersucht, deren mittleres Alter 42 Jahre betrug. 7 der Probanden waren weiblichen und 5 waren männlichen Geschlechts. Alle Probanden waren Rechtshänder und hatten eine normale oder korrigiert-normale Sehfähigkeit. Die 6 Probanden zwischen 30 und 40 Jahren (Mittleres Alter 36 Jahre) bildeten die Gruppe der 30- bis 40-jährigen. Die übrigen Probanden zwischen 40 und 50 Jahren bildeten die Gruppe der 40- bis 50-jährigen (Mittleres Alter 47 Jahre).

6.2 Stimulationsmaterial und Aufgabenstellung

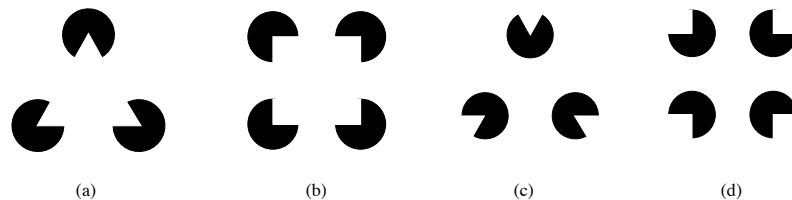


Abbildung 5: Die vier visuellen Stimuli: (a) Kanizsa-Dreieck (Zielreiz in der Hauptstudie), (b) Kanizsa-Quadrat (Zielreiz in der Vorstudie), (c) Nicht-Kanizsa-Dreieck, (d) Nicht-Kanizsa-Quadrat.

Als visuelle Stimuli wurden sogenannte „Kanizsa“-Figuren benutzt, die aus jeweils drei oder vier Kreisen zusammengesetzt waren (Kanizsa, 1976). Aus jedem dieser Kreise war jeweils ein Sektor entfernt, so dass die fehlenden Sektoren die Ecken eines illusionären Dreieckes oder Quadrates bildeten (Abbildung 5a und 5b). Damit waren die Kanten der illusionären Figuren nicht durch eine physikalische Linie bestimmt, sondern wurden erst durch die sensorische Verarbeitung der Probanden erzeugt. Als weitere Stimuli wurden ein Nicht-Kanizsa-Dreieck und ein Nicht-Kanizsa-Quadrat verwendet (Abbildung 5c und 5d). Als Zielreiz fungierte in der Vorstudie das Kanizsa-Quadrat. In allen Stimuli wiesen die Kreise einen Durchmesser von 4 cm und die illuso-

rischen Figuren eine Seitenlänge von 12 cm auf. Damit belief sich das Verhältnis zwischen dem Radius der Kreise und der Seitenlänge der Gesamtfigur auf 1:3. Die Stimuli nahmen 3,9 Grad des visuellen Gesichtsfeldes ein. Die Stimuli wurden mit einer Exzentrizität von 3,14 Grad auf einem Computerbildschirm (Bildfrequenz = 86,8 Hz) präsentiert, der 1,5 m vom Kopf des Probanden entfernt war.

Die Stimuli wurden für 1000 ms in schwarzer Farbe auf weißem Untergrund gezeigt. Sie erschienen jeweils in einer Hälfte des Gesichtsfeldes des Betrachters. In der Mitte des Bildschirms war ständig ein Fixationskreuz zu sehen, auf das die Probanden ihre Aufmerksamkeit richten sollten, um Blickabweichungen zu vermeiden. Das Experiment bestand aus vier Blöcken mit jeweils 200 Stimuli pro Block, so dass jeder Stimulus in jeder Bildschirmhälfte 100-mal gezeigt wurde.

Die Probanden wurden in zwei Gruppen eingeteilt. Die Teilnehmer der ersten Gruppe waren angewiesen, mit der linken Hand einen Knopf zu drücken, wenn der Zielreiz erschien, und mit der rechten Hand auf die drei Distraktoren zu reagieren. Die Probanden der zweiten Gruppe wurden instruiert, bei erkanntem Zielreiz die rechte Hand und bei erkanntem Distraktor die linke Hand zu benutzen.

6.3 Datenerfassung

Die Reaktionszeit wurde mit der Software ERTS 3.11 (Experimental Run Time System, J. Beringer, 1995) registriert. Als richtig beantwortet galt ein Versuchsdurchgang, wenn die korrekte Taste innerhalb eines Zeitraumes von 2000 ms nach Beginn der Stimuluspräsentation gedrückt wurde. Es wurden nur korrekt beantwortete Versuchsdurchgänge ausgewertet. Bei allen Probanden lag der prozentuale Anteil richtiger Antworten weit über dem Zufallsniveau.

Das EEG wurde mit 24 Ag/AgCl-Elektroden in einer elastischen Kappe (Electro Cap International) abgeleitet, die nach dem internationalen 10–20 System platziert wurden (Jasper, 1958). Folgende Elektrodenpositionen wurden verwendet : F3, F4, F7, F8, FZ, FC3, FC4, FP1, FP2, C3, C4, CZ, CP5, CP6, T7, T8, P3, P4, P7, P8, PZ, O1, O2, A2.

Die Elektrode C2 fungierte als Erde. Alle übrigen Elektroden wurden gegenüber der Referenzelektrode M1 (linkes Mastoid) abgeleitet. Die Impedanz der EEG-Elektroden wurde vor der Aufzeichnung auf einen Wert unter 5 k Ω eingestellt. Die Verstärkung des EEG-Signals erfolgte über DC-Verstärker der Firma NeuroScan. Die Daten wurden mit einer Abtastrate von 500 Hz aufge-

zeichnet und durch einem 0,05 Hz Hochpass- und einem 70 Hz Tiefpass-Filter analog gefiltert. Mit Hilfe der Software der Firma Neuroscan wurde das Spontan-EEG auf den Bildschirm übertragen. Damit war es dem Versuchsleiter möglich, DC-Drifts der Elektroden manuell durch automatisches Rücksetzen der technischen Nulllinie zu korrigieren. Zur Auswertung der evozierten Potentiale wurden die EEG-Daten mit einem 20-Hz-Tiefpass gefiltert. Vertikale und horizontale Augenbewegungen wurden mit dem Elektrokulogramm (EOG) registriert. Dazu wurden zwei Elektroden für den vertikalen Kanal (EOGV) cranial und caudal sowie zwei Elektroden für den horizontalen Kanal (EOGH) lateral und medial des rechten Auges befestigt.

6.4 Datenanalyse

Alle Versuchsdurchgänge, die mit einem Fehler oder einer Reaktionszeit außerhalb der 2,5-fachen Standardabweichung behaftet waren, wurden in der weiteren Analyse nicht berücksichtigt. Die erhaltenen Daten wurden zunächst gefiltert. Dabei wurden EEG-Perioden von der Analyse ausgeschlossen, wenn die Standardabweichung in einem 200 ms breiten Zeitfenster über $50 \mu\text{V}$ in EOGH und EOGV oder über $30 \mu\text{V}$ in allen übrigen Elektroden ergab. Im Anschluss an die Datenerfassung wurden die EKP erzeugt. Dabei wurde ein Mittelungsverfahren über eine Epoche von 300 ms vor bis 900 ms nach Erscheinen des Stimulus durchgeführt. Als Baseline wurde die 300 ms Prästimulus-Periode benutzt. Die EKP-Komponenten wurden durch ihre Amplitude, ihre Latenz und ihre topographische Lokalisation charakterisiert. Dabei definierten wir die Amplitude (in μV) als Spannungsdifferenz zwischen der Baseline und dem höchsten Punkt am Gipfel der Komponente in einem definierten Zeitfenster. Die Latenz (in ms) bezeichnete die Zeit vom Beginn des Stimulus (0 ms) bis zum Gipfelpunkt der Komponente. Um Frequenz-Zeit-Diagramme erzeugen zu können, wurden Wavelet-Analysen des Frequenzspektrums durchgeführt.

Um eine Wavelet-Transformation durchführen zu können, wird das ursprüngliche EEG-Signal mit einem sogenannten Morlet Wavelet transformiert, das sich aus einer sinusoidalen Funktion und einer einhüllenden Gausschen Funktion zusammensetzt:

$$\Psi(t) = e^{j\omega t} e^{-t^2/2}$$

Das erhaltene Produkt entspricht dem Grad der Ähnlichkeit des Signals mit der Wavelet-Funktion. Die so erhaltenen Wavelets können durch einen Skalierungsfaktor a zu Wavelets unterschiedlicher Frequenzen umgewandelt und durch einen Faktor b auf der Zeitachse verschoben werden. Das unter der Berücksichtigung der Skalierungsfaktoren erzeugte neue Signal stellt sich auf folgende Weise dar:

$$c_a(b) = \frac{1}{\sqrt{a}} \int \bar{\Psi}\left(\frac{t-b}{a}\right) \cdot x(t) dt$$

Dabei ist $\bar{\Psi}$ die Konjugation des komplexen Wavelets und $x(t)$ das ursprüngliche EEG-Signal. Das neue Signal wird für verschiedene Skalierungsfaktoren a berechnet. Alle resultierenden Signale $s_a(b)$ können als farbige Linien in einem Zeit-Frequenz-Diagramm graphisch dargestellt werden. Hierbei entspricht die Farbe der errechneten Amplitude von $s_a(b)$. Um die synchrone Aktivität des EEG-Signals separat darstellen zu können, erzeugt:

$$\text{WTA}_v = \left| \frac{1}{\sqrt{a}} \int \Psi^*\left(\frac{t-b}{a}\right) \cdot \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i(t) dt \right|$$

die phasengelockte (evozierte) Aktivität. Diese Berechnung entspricht einer Wavelet-Transformation der gemittelten Versuchsdurchgänge. Da diese Wavelet-Transformation komplexe Werte ergibt, werden die Absolutwerte berechnet. Die Summenaktivität, die neben der phasengelockten (evozierten) auch die nicht-phasengelockte (induzierte) Aktivität enthält, wird folgendermaßen berechnet:

$$\text{AvWT} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left| \frac{1}{\sqrt{a}} \int \Psi^*\left(\frac{t-b}{a}\right) \cdot x_i(t) dt \right|$$

Diese Berechnung entspricht einer Mittelung der absoluten Werte von Wavelet-Transformationen aller Versuchsdurchgänge. Zur Ermittlung der induzierten Aktivität wird die Differenz der Summenaktivität und der evozierten Aktivität gebildet:

$$\text{Asyn} = \text{AvWT} - \text{WTA}_v$$

Für die oben beschriebenen mathematischen Berechnungen wurde in unserem Experiment eine abgewandelte Form der frei erhältlichen Software UVI-Wave verwendet (Download unter: http://www.tsc.wvigo.es/wavelets/wvi_wave.html), welche durch die Software MATLAB[®] unterstützt wird.

Um topographische Karten der Gamma- und Alpha-Aktivität erstellen zu können, wurden die jeweiligen Frequenzspuren aus den Zeit-Frequenz-Diagrammen extrahiert. Die topographische Verteilung der Signale wurde mit Hilfe einer linearen Interpolationsmethode ermittelt.

6.5 Statistik

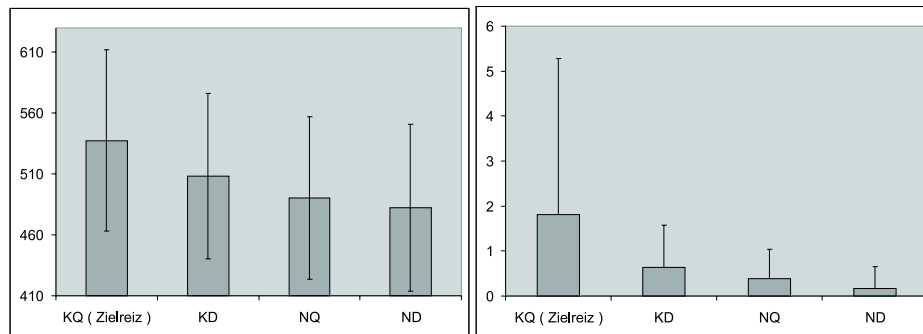
Reaktionszeiten, Fehlerraten, EKP-Komponenten, Alpha und Gamma-Aktivität wurden mit Hilfe einer ANOVA-Analyse auf sechs Einflussfaktoren überprüft. Der Faktor Kollinearität beinhaltete die Stufen kollinear und nicht-kollinear. Kollinear bedeutete, dass der Stimulus eine Kanizsa-Figur darstellte und illusorische, das heisst kollineare Kanten, aufwies. Der Faktor Form schloss die Stufen Dreiecks- und Vierecksform ein. Der Faktor Hemisphäre bestand aus den beiden möglichen Stufen rechte und linke Hemisphäre. Der Faktor Topographie beinhaltete die Unterteilung in anteriore und posteriore Hirnregion. Die Faktoren Hemisphäre und Topographie formierten somit vier „Regions-of-Interest“ (ROI): links anterior (Elektroden F3, F7, FP1), rechts anterior (F4, F8, FP2), links posterior (O1, P3, P7) und rechts posterior (O2, P4, P8). Der Faktor Feld schloss die beiden Möglichkeiten der Stimuluspräsentation in der rechten und linken Gesichtshälfte ein. Der Faktor Alter unterschied die Gruppe der 30- bis 40-jährigen und die der 40- bis 50-jährigen. EKP-Komponenten wurden für die folgenden Zeitintervalle definiert: 80–120 ms (P100), 130–180 ms (N100), 350–500 ms (P300). Die Gamma-Frequenz-Komponenten gliederten sich wie folgt: 80–140 ms (frühe Gamma-Aktivität) und 180–240 ms (mittlere Gamma-Aktivität). Die Alpha-Aktivität wurde für den Zeitraum zwischen 100–200 ms analysiert.

7 Ergebnisse der Vorstudie

Die Ergebnisse der Vorstudie wurden im „International Journal of Psychophysiology“ publiziert (Böttger et al., 2002).

7.1 Reaktionszeiten und Fehlerraten

Die ANOVA der Reaktionszeiten erbrachte einen signifikanten Haupteffekt der Faktoren Kollinearität ($F(1,11)=46,72$, $p<0,0001$) und Form ($F(1,11)=6,97$, $p<0,05$). Dabei fielen die Reaktionszeiten für Kanizsa-Figuren (523 ms) länger als für Nicht-Kanizsa-Figuren (486 ms) und länger für Vierecke (514 ms) als für Dreiecke (495 ms) aus (Abbildung 6a). Die ANOVA der Fehlerraten erbrachte keinen signifikanten Effekt. Das Verteilungsmuster entsprach jedoch dem der Reaktionszeiten (Abbildung 6b).



(a) Reaktionszeiten

(b) Fehlerraten

Abbildung 6: (a) Reaktionszeiten (in ms) und (b) Fehlerraten (in %) (Mittelwert und Standardabweichung) der 12 Probanden der Vorstudie. Alter der Probanden: 30 bis 50 Jahre. KQ:Kanizsa-Quadrat (Zielreiz), ND:Nicht-Kanizsa-Dreieck, NQ:Nicht-Kanizsa-Quadrat, KD:Kanizsa-Dreieck.

7.2 Ereigniskorrelierte Potentiale

Die ANOVA im Zeitintervall P100 erbrachte einen signifikanten Haupteffekt der Faktoren Feld ($F(1,11)=11,50$, $p<0,01$) und Topographie ($F(1,11)=6,41$, $p<0,05$).

Im N100 Zeitintervall war ein signifikanter Haupteffekt der Faktoren Topographie ($F(1,11)=6,56$, $p<0,05$) und Alter ($F(1,10)=9,25$, $p<0,05$), sowie eine signifikante Interaktion der Faktoren Topographie und Kollinearität ($F(1,11)=17,66$, $p<0,01$) und eine signifikante Interaktion der Faktoren Hemisphäre und Feld ($F(1,11)=17,41$, $p<0,01$) nachzuweisen. Post-hoc-Vergleiche zeigten einen signifikanten Haupteffekt des Faktors Kollinearität in der posterioren Hirnregion ($F(1,11)=14,09$, $p<0,005$) und einen signifikanten Effekt des Faktors Feld sowohl für die linke ($F(1,11)=6,96$, $p<0,05$) als auch für die rechte Hemisphäre ($p<0,005$, $F(1,11)=13,87$). Im Vergleich mit der Gruppe der 40- bis 50-jährigen ($-1,28 \mu\text{V}$) zeigte die Gruppe der 30- bis 40-jährigen ($-3,67 \mu\text{V}$) eine signifikant höhere Amplitude der N100 (Abbildung 7).

Die EKP offenbarte eine typische Ausprägung der P300, wobei der Zielreiz mit der höchsten Amplitude verbunden war. In diesem Zeitintervall konnte ein signifikanter Haupteffekt der Faktoren Kollinearität ($F(1,11)=20,27$, $p<0,001$) und Form ($F(1,11)=9,50$, $p<0,05$) nachgewiesen werden, wobei die Amplitude der Kanizsa-Figuren ($6,08 \mu\text{V}$) höher als die der Nicht-Kanizsa-Figuren ($5,21 \mu\text{V}$) und die Amplitude der Vierecksform ($6,11 \mu\text{V}$) höher als die der Dreiecksform ($5,18 \mu\text{V}$) ausfiel (Abbildung 8). Im P300 Zeitintervall bestand kein signifikanter Alterseffekt.

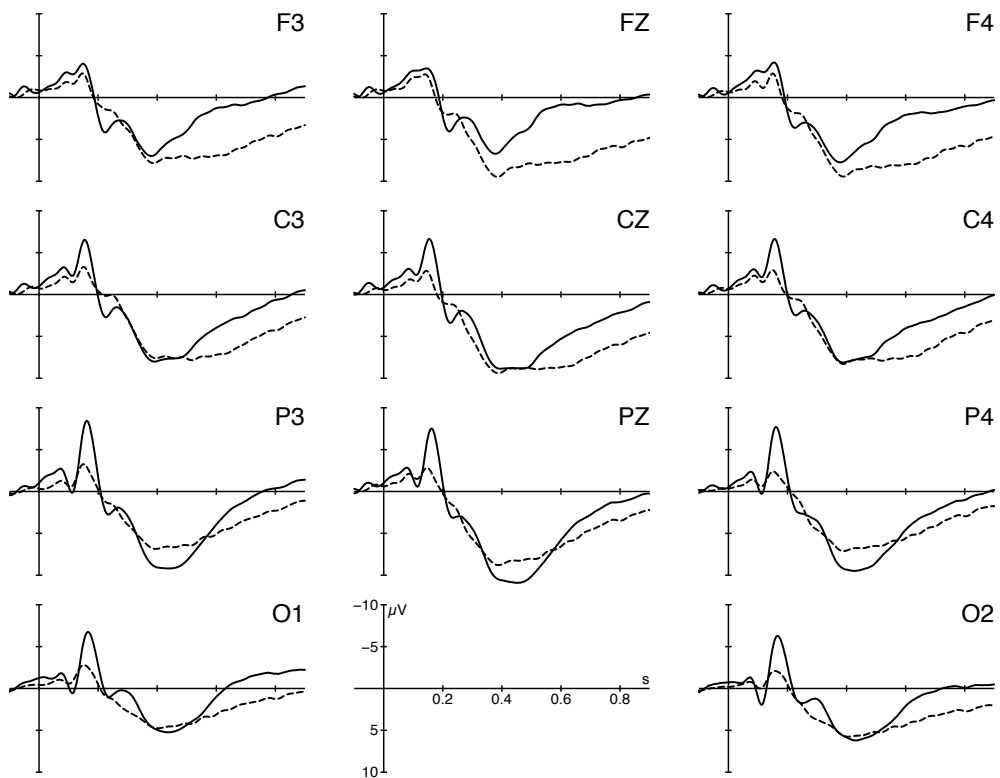


Abbildung 7: Altersabhängigkeit der EKP. Die Gruppe der 30- bis 40-jährigen (n=6, durchgezogene Linie) versus die Gruppe der 40- bis 50-jährigen (n=6, gestrichelte Linie). In der jüngeren Altersgruppe trat eine höhere Amplitude der N100 auf. Die P300 der parietalen Elektroden war ebenfalls in dieser Altersgruppe am stärksten ausgeprägt.

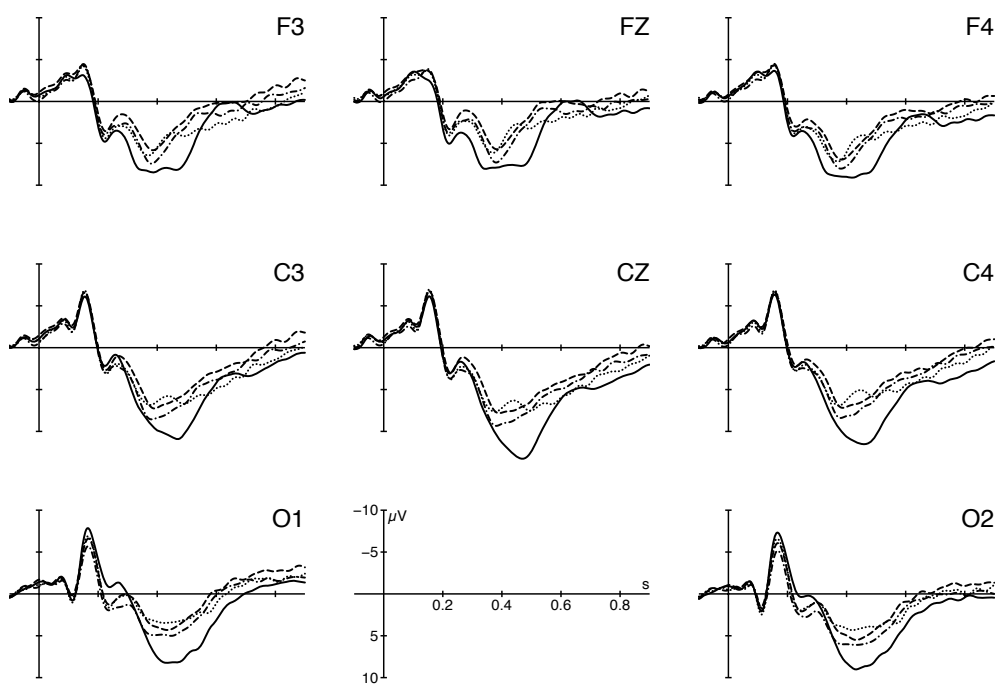


Abbildung 8: EKP der Gruppe der 30- bis 40-jährigen (n=6). Die vier Bedingungen: Kanizsa-Quadrat (durchgezogene Linie), Kanizsa-Dreieck (gepunktete Linie), Nicht-Kanizsa-Quadrat (gestrichelte Linie), Nicht-Kanizsa-Dreieck (Strich-Punkt-Linie). Alle Stimuli lösten eine P100, N100 und P300 Komponente aus. Die P300 Komponente war im Falle des Zielreizes (Kanizsa-Quadrat) am höchsten ausgeprägt.

7.3 Alpha-Aktivität

Die ANOVA der Alpha-Aktivität zeigte einen signifikanten Haupteffekt des Faktors Alter ($F(1, 10)=5,77$, $p<0,05$), was die höhere Amplitude der Gruppe der 30- bis 40-jährigen ($0,86 \mu V$) verglichen mit den 40- bis 50-jährigen ($0,46 \mu V$) in diesem Frequenzbereich widerspiegelt (Abbildung 9). Ausßerdem waren signifikante Werte für den Einfluss der Faktoren Topographie ($F(1,11)=11,96$, $p<0,01$) und Kollinearität ($F(1,11)=8,17$, $p<0,05$) nachzuweisen. Die Alpha-Aktivität fiel in den posterioren Hirnregionen ($0,95 \mu V$) höher als den in anterioren Hirnregionen ($0,38 \mu V$) und für Kanizsa-Figuren ($0,74 \mu V$) höher als für Nicht-Kanizsa-Figuren ($0,59 \mu V$) aus.

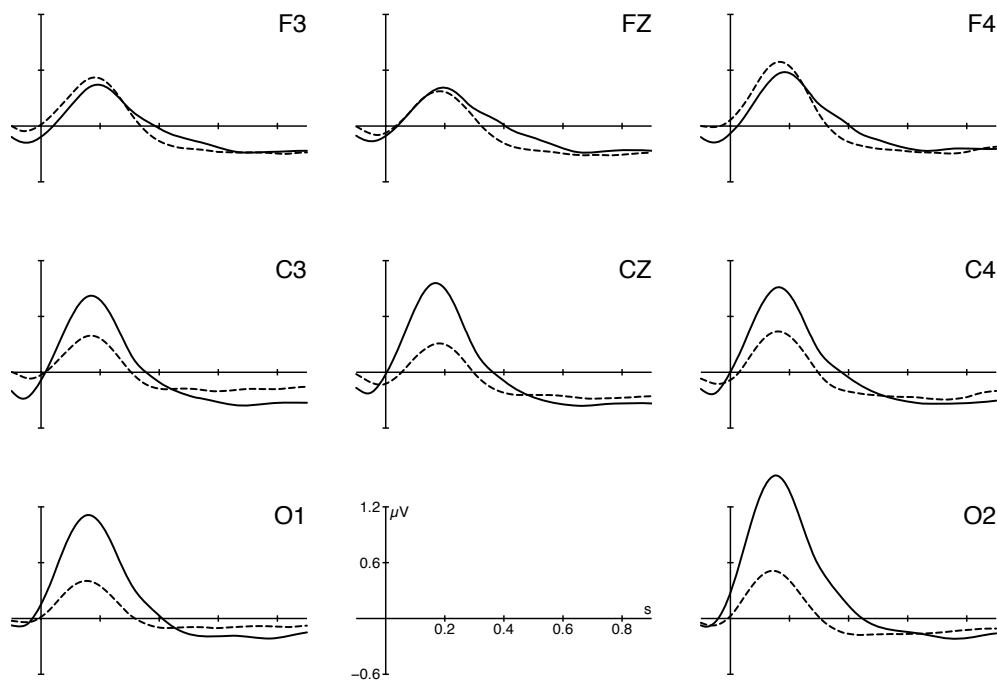


Abbildung 9: Altersabhängigkeit der evozierten Alpha-Aktivität. Die 30- bis 40-jährigen ($n=6$, durchgezogene Linie) wiesen eine höhere Amplitude der Alpha-Aktivität auf als die 40- bis 50-jährigen ($n=6$, gestrichelte Linie).

7.4 Gamma-Aktivität

Für das Zeitfenster der frühen evozierten Gamma-Aktivität konnte ein signifikanter Haupteffekt des Faktors Alter konstatiert werden ($F(1,10)=6,48$, $p<0,05$), was in der höheren Amplitude der Gamma-Aktivität in der Altersgruppe der 30- bis 40-jährigen ($0,18 \mu V$) verglichen mit der Gruppe der 40- bis 50-jährigen ($0,06 \mu V$) begründet lag (Abbildung 10). Dieser Alterseffekt war im Falle der induzierten Aktivität und der Summenaktivität nicht nachzuweisen. Ein weiterer signifikanter Effekt bestand in der Interaktion der Faktoren Hemisphäre, Topographie und Feld ($F(1,11)=32,15$, $p<0,0005$). Post-hoc-Analysen zeigten einen signifikanten Effekt des Faktors Feld in der rechten anterioren ROI ($F(1,11)=7,09$, $p<0,05$). Es bestanden keine signifikanten Interaktionen im Zeitfenster der mittleren Gamma-Aktivität.

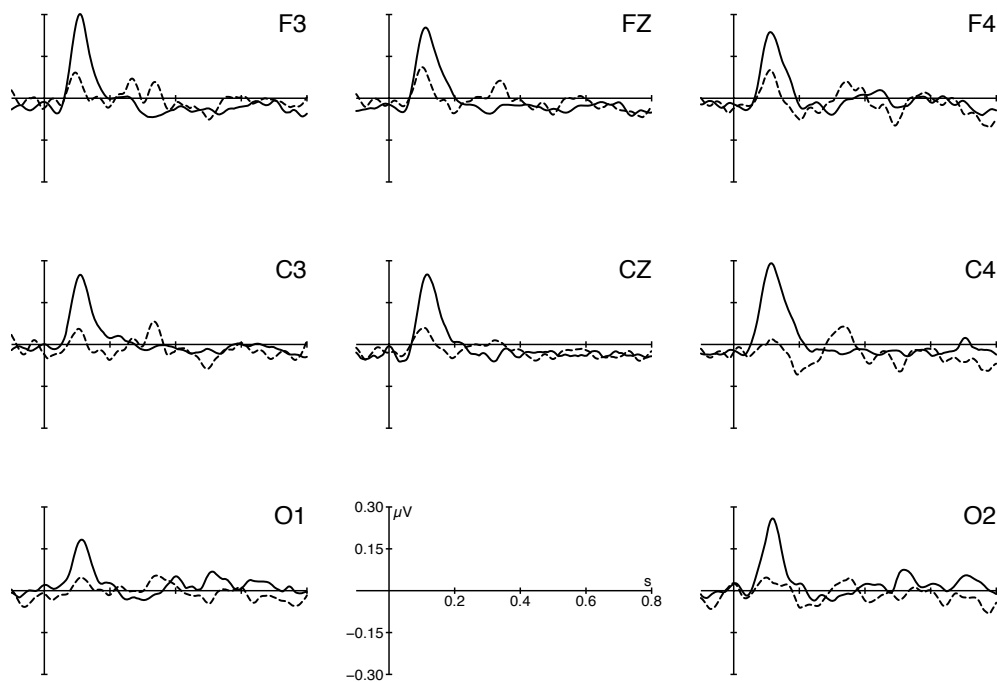


Abbildung 10: Altersabhängigkeit der evozierten Gamma-Aktivität. Die Amplitude in der Gruppe der 30- bis 40-jährigen ($n=6$, durchgezogene Linie) fiel verglichen mit den 40- bis 50-jährigen ($n=6$, gestrichelte Linie) signifikant höher aus.

7.5 Lateralitätseffekte

Signifikante Effekte des Einflussfaktors Feld wurden nur für die exogenen EKP-Komponenten P100 und N100 nachgewiesen. Die Lateralität der Präsentation hatte keinen signifikanten Einfluss auf die Ausprägung der endogenen EKP-Komponenten, der Alpha- oder der Gamma-Aktivität. Eine vergleichende Betrachtung der beiden Hemisphären in Bezug auf die Ausprägung der elektrophysiologischen Parameter erbrachte keine signifikanten Unterschiede.

8 Material und Methoden der Hauptstudie

8.1 Versuchsteilnehmer

Im Rahmen der Hauptstudie sollte eine größere Anzahl von Probanden eines erweiterten Altersspektrums analysiert werden. Insgesamt wurden 40 Versuchspersonen untersucht. Die Probanden waren zwischen 21 und 60 Jahren alt (Mittelwert = 42 Jahre) und wurden in vier Altersgruppen aufgeteilt. Jede dieser Altersgruppen umfasste dabei 10 Probanden, von denen jeweils 5 Probanden männlichen und 5 weiblichen Geschlechts waren. Die Altersverteilung gestaltete sich dabei wie folgt:

- 20–30-jährige : Mittelwert 24 Jahre
- 30–40-jährige : Mittelwert 37 Jahre
- 40–50-jährige : Mittelwert 47 Jahre
- 50–60-jährige : Mittelwert 58 Jahre

Keine der Versuchspersonen wies eine neurologische, psychiatrische oder ophthalmologische Vorerkrankung auf. Die mittlere Zahl der Schuljahre der Probanden betrug 10,9. Alle Versuchspersonen waren Rechtshänder, erklärten ihr Einverständnis mit der Versuchsdurchführung und erhielten eine Aufwandsentschädigung. Sie waren außerdem naiv in Bezug auf das Stimulationsmaterial. Es wurden ausschließlich Probanden untersucht, die in den 12 Stunden vor dem Experiment keinen Kaffee, Nikotin oder Alkohol konsumiert und die ausreichend geschlafen hatten (mindestens 8 Stunden). Alle Teilnehmer verneinten die Einnahme von Psychopharmaka.

8.2 Stimulationsmaterial

Als visuelle Stimuli wurden wie in der Vorstudie Kanizsa-Figuren und Nicht-Kanizsa-Figuren benutzt (Abbildung 5). Als Zielreiz fungierte in der Hauptstudie jedoch das Kanizsa-Dreieck. Eine Erweiterung erfuhr das Experiment durch einen zusätzlichen zweiten Versuchsteil, in dem der Schwierigkeitsgrad der Aufgabe durch die Einführung von Distraktoren, die dem Zielreiz sehr ähnlich waren, erhöht werden sollte (Abbildung 12). Die Stimuli nahmen in beiden Versuchsteilen 2,8 Grad des visuellen Gesichtsfeldes ein. Da die zentralen 5 Grad des Gesichtsfeldes auf der Makula abgebildet werden, wurden die gezeigten Stimuli komplett auf dem fovealen Teil der Netzhaut abgebildet (Zeki, 1993). Die Stimuli wurden auf einem Computerbildschirm (Bildfrequenz = 86,8 Hz) präsentiert, der 1,5 m vom Kopf des Probanden entfernt war. Im Gegensatz zur Vorstudie wurden die Stimuli ausschliesslich in der Mitte des Bildschirms präsentiert.

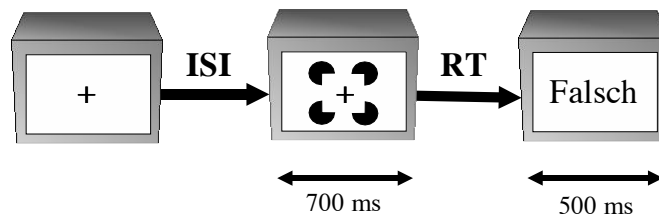


Abbildung 11: Ablauf eines Versuchsdurchganges. Zunächst erschien das Fixationskreuz, nach einem Interstimulus-Intervall (ISI) der Stimulus für 700 ms. Nach der Reaktionszeit (RT) und dem Tastendruck durch den Probanden wurde die Meldung „Falsch.“, „Richtig!“ oder „Zu langsam.“ je nach Korrektheit des Tastendrucks für 500 ms angezeigt.

Die Stimuli wurden in einer pseudo-randomisierten Reihenfolge gezeigt, mit einer Wahrscheinlichkeit des Auftretens von 0,25. Damit stellten der Zielreiz ein Viertel und die Distraktoren drei Viertel der Gesamtzahl der Stimuli. Den zeitlichen Ablauf eines Versuchsdurchganges präsentiert Abbildung 11.

8.3 Versuchsdurchführung

Vor der Durchführung des Experimentes füllte jeder Probanden einen Fragebogen aus (Anhang A). Daraufhin konnten sich unsere Versuchsteilnehmer mit der Aufgabenstellung und dem Stimulationsmaterial vertraut machen (Anhang B). Sie wurden auf die Entstehung von Artefakten durch Augenbewegungen und motorische Unruhe hingewiesen, um diese während des Experimentes vermeiden zu können. Danach wurden die Elektroden auf ihrem Kopf fixiert. Die Probanden wurden daraufhin in einer abgedunkelten und von Geräuschen und elektrischen Geräten abgeschirmten EEG-Kabine in einem bequemen Sessel platziert. Nach einem Übungsblock von 16 Versuchsdurchgängen wurde der erste Versuchsblock gestartet. Jeder Versuchsteil bestand aus vier Blöcken mit je 100 Versuchsdurchgängen. Zwischen den Blöcken wurde dem Probanden eine kurze Pause ermöglicht, dessen Ende der Proband durch einen Tastendruck selbst bestimmen konnte. In jeder Altersgruppe begannen jeweils 5 Probanden mit dem ersten Versuchsteil und 5 mit dem Versuchsteil 2. Jeweils die Hälfte der Frauen und Männer begann mit Versuchsteil 1 und die andere Hälfte mit dem Versuchsteil 2. Auf gleiche Weise wurde die Seite der Reaktionshand balanciert. Die Hälfte aller Probanden nutzte den rechten Zeigefinger, um auf den Zielreiz, und den linken Zeigefinger, um auf die Distraktoren zu reagieren. Die andere Hälfte der Probanden benutzte den Zeigefinger der linken Hand, wenn sie den Zielreiz und den der rechten Hand, wenn sie einen der Distraktoren identifiziert hatte.

Erster Versuchsteil Im ersten Versuchsteil wurden 4 verschiedene Stimuli (Abbildung 5) verwendet, die zentral auf dem Bildschirm präsentiert wurden. Den Zielreiz stellte das Kanizsa-Dreieck dar. Als Distraktoren fungierten Kanizsa-Quadrate sowie Nicht-Kanizsa-Quadrate und Nicht-Kanizsa-Dreiecke. Der Proband entschied per Tastendruck, ob er den Zielreiz oder eines der anderen Bilder gesehen hatte.

Zweiter Versuchsteil Im zweiten Versuchsteil wurde das Kanizsa-Dreieck wiederum als Zielreiz verwendet, diesmal jedoch mit drei neuen Distraktoren kombiniert. Diese Distraktoren waren dem Kanizsa-Dreieck sehr ähnlich, da auch sie illusorische Kanten aufwiesen. Sie unterschieden sich nur dadurch vom Zielreiz, dass einer der drei fehlenden Sektoren um 10 Grad rotiert präsentiert wurde (Abbildung 12). Auch in diesem Versuchsteil bestand die Aufgabe darin, per

Tastendruck zu entscheiden, ob man den Zielreiz oder einen der drei anderen Stimuli gesehen hatte. Da wir in beiden Versuchsteilen einen identischen Zielreiz verwendeten, war es möglich, den Einfluss des Schwierigkeitsgrades auf die Verarbeitung eines sensorischen Reizes zu untersuchen.

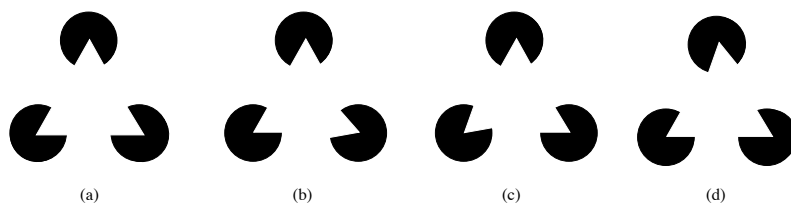


Abbildung 12: Die vier visuellen Stimuli des zweiten Versuchsteils der Hauptstudie: (a) Kanizsa-Dreieck (Zielreiz), (b–d) Kanizsa-Dreiecke mit rotierten Sektoren (Distraktoren)

8.4 Datenerfassung und Datenanalyse

Die Datenerfassung und Datenanalyse erfolgte analog der in den Kapiteln 5.3 und 5.4 beschriebenen Vorgehensweise. Im Unterschied zur Vorstudie wurde jedoch zur genaueren topographischen Analyse ein 32-Kanal EEG abgeleitet, welches folgende Elektrodenpositionen einschloss:

EOGH, EOGV, FP1, FP2, FZ, F3, F4, F7, F8, FC3, FC4, CZ, C3, C4, T7, T8, CPZ, CP3, CP4, CP5, CP6, CP7, CP8, PZ, P3, P4, P7, P8, OZ, O1, O2, A2.

8.5 Statistik

Reaktionszeiten, Fehlerraten, Amplituden und Latenzzeiten der EKP-Komponenten, Alpha und Gamma-Aktivitäten wurden in der Hauptstudie mit Hilfe einer ANOVA-Analyse durch die Software SAS (SAS Institute Inc., North Carolina, USA, 1999–2001) auf verschiedene Einflussfaktoren hin untersucht. Im ersten Versuchsteil wurden die Faktoren Kollinearität, Form, Topographie und Altersgruppe überprüft. Der Faktor Kollinearität beinhaltete die Stufen kollinear und nicht-kollinear. Der Faktor Form schloss die Stufen Dreiecksform und Vierecksform ein. Der Faktor To-

pographie beinhaltete die Unterteilung frontale (Elektroden F7, F8, FZ), zentrale (Elektroden C3, C4, CZ) und okzipitale (Elektroden O1, O2, OZ) Hirnregion. Der Grund für dieses veränderte Design der „Regions-of-Interest“ bestand darin, dass die Stimuli in der Hauptstudie im Gegensatz zur Vorstudie zentral präsentiert wurden. Der Faktor Altersgruppe unterschied die vier Gruppen der 20- bis 30-jährigen, der 30- bis 40-jährigen, der 40- bis 50-jährigen und der 50- bis 60-jährigen. Im zweiten Versuchsteil wurde an Stelle der Faktoren Kollinearität und Form der Faktor Zielreiz eingeführt, der das Kanizsa-Dreieck von den Dreiecken mit rotierten Sektoren unterschied.

Zu den hier untersuchten demographischen Faktoren neben dem Alter zählten ausßerdem folgende: Geschlecht (männlich; weiblich), Ausbildung (Abitur; kein Abitur), sportliche Aktivität (nie; weniger als einmal im Monat; einmal im Monat; einmal pro Woche; mehrmals pro Woche), Computerarbeit (regelmäßig ; selten), Lesen (ja ; nein), Rätsel (ja ; nein), Zeitpunkt im Menstruationszyklus (1. bis 14.Tag = Follikelphase; 14. bis 28.Tag = Lutealphase) sowie Tageszeit (7 bis 9 Uhr; 9 bis 11 Uhr; 11 bis 13 Uhr; 13 bis 15 Uhr; 15 bis 17 Uhr).

Zur Bestimmung der Individualfrequenzen der Einzelprobanden wurde alle Frequenzspuren eines Bandes verglichen und das mit der maximalen Amplitude bestimmt. Dabei beinhaltete das Alpha-Band alle Frequenzen zwischen 5 und 20 Hz, wohingegen im Gamma-Band alle Frequenzspuren zwischen 30 und 70 Hz untersucht wurden. Voraussetzung für die Definition eines solchen lokalen Maximums waren ausßerdem niedrigere Amplituden in den Frequenzspuren oberhalb und unterhalb der ausgewählten Frequenz. Die Individualfrequenzen wurden im Falle des Alpha-Bandes für die Elektrode OZ und im Falle des Gamma-Bandes für die Elektrode CZ bestimmt.

Um die Beziehungen zwischen dem Alter des Probanden und der Ausprägung von Latenz und Amplitude der EKP-Komponenten sowie der Aktivitäten und Individualfrequenzen im Alpha- und Gamma-Frequenzbereich näher untersuchen zu können, wurden mit Hilfe der Software SPSS (11.0, SPSS Inc., 1989–2001) Streudiagramme entworfen. Konnte dieser Verteilung eine lineare Regressionsgerade angepasst werden, wurde daraufhin mit oben genannter Software eine statistische Regressionsanalyse in Form einer ANOVA durchgeführt. Dabei fungierten der Faktor Alter als unabhängige und die Faktoren Latenz, Amplitude und Individualfrequenz als abhängige Variablen.

Die EKP-Komponenten wurden für die folgenden Zeitintervalle definiert: 90–140 ms (P100), 140–210 ms (N100), 210–340 ms (N200), 350–550 ms (P300). Die Gamma-Aktivitäten gliederten sich wie folgt: 50–150 ms (frühe Gamma-Aktivität), 180–240 ms (mittlere) und 750–850 ms (späte

Gamma- Aktivität). Die frühe Gamma-Aktivität nach dem Erscheinen des Stimulus repräsentierte damit den sogenannten „Onset-Response“ und die späte Gamma-Aktivität den „Offset-Response“ nach dem Verschwinden des Stimulus aus dem Gesichtsfeld und der damit verbundenen Aktivierung retinaler Zellen. Die Alpha- Aktivität wurde für den Zeitraum zwischen 50 und 250 ms analysiert. Alle statistischen Analysen wurden mit ungefiltertem Datenmaterial durchgeführt. In den Abbildungen der vorliegenden Arbeit kommen EKP nach Anwendung eines digitalen Tiefpass-Filters von 20 Hz zur Darstellung.

9 Ergebnisse der Hauptstudie

9.1 Auswertung der Fragebögen

Die Auswertung der Fragebögen ergab folgende Ergebnisse:

Die Geschlechtsverteilung war in der Versuchsplanung festgelegt. Es wurden 20 weibliche und 20 männliche Probanden rekrutiert. Die Frage nach dem Ausbildungsstand ergab, dass die älteren Probanden im Mittel weniger Schuljahre als die jüngeren aufwiesen (Tabelle 2). 21 Probanden hatten ein Abitur. Im Falle der sportlichen Aktivitäten ergab sich die in Tabelle 2 dargestellte Verteilung. Die Probanden mit Computer-Erfahrung stammten mehrheitlich aus den Gruppen der 20- bis 30-jährigen und 30- bis 40-jährigen (Tabelle 2). Insgesamt benutzten 24 Probanden den Computer häufig. Eine Mehrheit von 35 Personen gab an, regelmässig zu lesen. Rätsel wurden von 30 Probanden häufig bearbeitet, wobei hier die Gruppe der 50- bis 60-jährigen am stärksten vertreten war. Die Frage nach dem Menstruationszyklus bei den weiblichen Probanden ergab, dass sich 5 Probanden in der Follikelphase und 8 in der Lutealphase befanden. 7 Probanden machten keine Angabe oder befanden sich in der Menopause. Die Auswertung der Tageszeit der Versuchsdurchführung ergab die in Tabelle 2 dargestellte Verteilung.

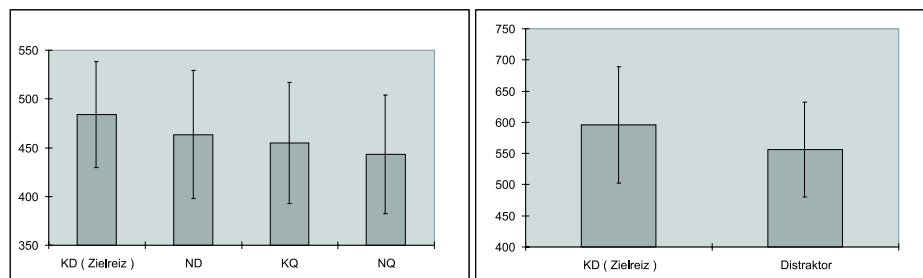
Altersgruppe	Abitur	PC-Erfahrung	Lesen	Rätsel	Sport	Anzahl	Tageszeit	Anzahl
20 bis 30	9	8	9	7	nie	7	7 – 9 Uhr	2
30 bis 40	4	7	8	7	< 1 / Mo.	2	9 – 11 Uhr	17
40 bis 50	5	5	10	7	1 / Mo.	5	11 – 13 Uhr	8
50 bis 60	3	4	8	9	1 / Wo.	10	13 – 15 Uhr	10
					> 1 / Wo.	16	15 – 17 Uhr	3

Tabelle 2: Links: Angegeben ist die Anzahl der Personen in den vier Altersgruppen, die ein Abitur hatten, über Erfahrung mit dem Computer verfügten, gerne lasen oder Rätsel lösten. Je Altersgruppe n=10. Mitte und rechts: Hier angegeben ist die Anzahl der Personen für die jeweilige Stufe der Faktoren sportliche Aktivität und Tageszeit des Versuches. N=40.

9.2 Reaktionszeiten und Fehler

Reaktionszeiten Im ersten Versuchsteil ergaben die Faktoren Altersgruppe ($F(3,36)=3,25$, $p<0,05$), Kollinearität ($F(1,36)=16,48$, $p<0,001$) und Form ($F(1,36)=62,33$, $p<0,001$) signifikante Unterschiede für die Reaktionszeit. In Abbildung 13a sind die durchschnittlichen Reaktionszeiten für die verschiedenen Stimuli dargestellt. Die längste Reaktionszeit wurde für das Kanizsa-Dreieck (484 ms) benötigt.

Im zweiten Versuchsteil konnten signifikante Unterschiede der Reaktionszeit für die Faktoren Altersgruppe ($F(3,36)=3,65$, $p<0,05$) und Zielreiz ($F(1,36)=47,33$, $p<0,001$) nachgewiesen werden. Abbildung 13b verdeutlicht die verlängerte Reaktionszeit im Falle des Kanizsa-Dreiecks (596 ms) im Vergleich zu den Distraktoren (556 ms).



(a) Erster Versuchsteil

(b) Zweiter Versuchsteil

Abbildung 13: Reaktionszeiten (in ms) im ersten und zweiten Versuchsteil (Mittelwert und Standardabweichung). (a) Erster Versuchsteil Kanizsa-Dreieck (KD, 484 ms), Nicht-Kanizsa-Dreieck (ND, 463 ms), Kanizsa-Quadrat (KQ, 455 ms), Nicht-Kanizsa-Quadrat (NQ, 443 ms). (b) Zweiter Versuchsteil. Der Zielreiz war mit einer längeren Reaktionszeit verbunden als die Distraktoren. Je Versuchsteil $n=40$.

Abbildung 14 zeigt die mittleren Reaktionszeiten für die verschiedenen Altersgruppen. Dabei wird ersichtlich, dass mit steigendem Alter auch längere Reaktionszeiten zu verzeichnen sind. Bezogen auf die Auswertung der demographischen Faktoren ergaben sich folgende signifikante Unterschiede: Die durchschnittliche Reaktionszeit von Probanden mit Abitur (489 ms) war signifikant kürzer ($F(1,38)=8,57$, $p<0,01$) als bei Probanden ohne Abitur (548 ms). Personen, die häufig den Computer benutzten (498 ms), hatten ebenfalls eine signifikant kürzere Reaktionszeit ($F(1,38)=4,92$,

$p < 0,05$) als Probanden ohne Computererfahrung (544 ms). Im Gegensatz dazu konnten wir für Probanden, die angaben gern zu lesen ($F(1,38)=5,09$, $p < 0,05$), oder Rätsel zu lösen ($F(1,38)=4,14$, $p < 0,05$), eine signifikant längere Reaktionszeit nachweisen als für Probanden, die angaben, diesen Tätigkeiten eher selten nachzugehen. Alle anderen demographischen Faktoren wie das Geschlecht, Zeitpunkt im Menstruationszyklus, sportliche Aktivität oder Tageszeit hatten keinen nachweisbaren Einfluss auf die Reaktionszeit.

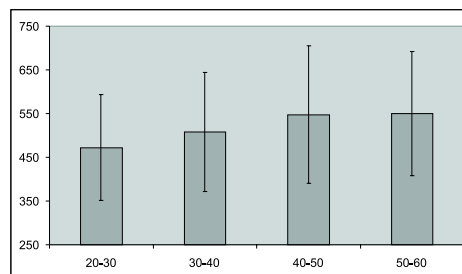


Abbildung 14: Altersabhängigkeit der Reaktionszeiten (in ms) gemittelt über beide Versuchsteile und alle Bedingungen. 20- bis 30-jährige (472 ms), 30- bis 40-jährige (507 ms), 40- bis 50-jährige (547 ms), 50- bis 60-jährige (549 ms). Mit steigendem Alter war eine verlängerte Reaktionszeit nachzuweisen. $N=40$.

Fehlerraten Die Verteilung der Fehlerraten verhielt sich analog zu den Reaktionszeiten. Im ersten Versuchsteil war ein Unterschied der Fehlerraten für die Faktoren Kollinearität ($F(1,36)=24,89$, $p<0,001$) und Form ($F(1,36)=25,49$, $p<0,001$) statistisch signifikant (Abbildung 15a).

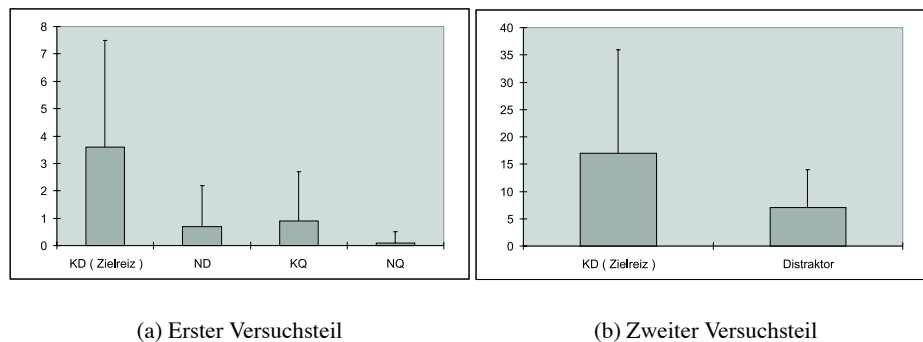


Abbildung 15: Fehlerraten (in Prozent) des ersten und zweiten Versuchsteils (Mittelwert und Standardabweichung). (a) Erster Versuchsteil Kanizsa-Dreieck (KD, 3,6 %), Nicht-Kanizsa-Dreieck (ND, 0,7 %), Kanizsa-Quadrat (KQ, 0,8 %), Nicht-Kanizsa-Quadrat (NQ, 0,1 %). (b) Zweiter Versuchsteil Kanizsa-Dreieck (17,2%), Distraktoren (6,6%). Der Zielreiz war mit einer höheren Fehlerrate als die Distraktoren verbunden. $N=40$.

Im zweiten Versuchsteil zeigte die ANOVA einen signifikanten Effekt ($F(1,36)=22,45$, $p<0,001$) des Faktors Zielreiz auf die Fehlerrate (Abbildung 15b). Die meisten Fehler machten die Probanden im Falle des Zielreizes dem Kanizsa-Dreieckes.

Erster versus zweiter Versuchsteil Die Reaktionszeiten und Fehlerraten für den ersten verglichen mit dem zweiten Versuchsteil wiesen einen signifikanten Unterschied (jeweils $p < 0,001$) auf (Abbildung 16). Insgesamt war die Reaktionszeit im zweiten Versuchsteil signifikant verlängert (465 ms im ersten, 561 ms im zweiten Versuchsteil) und die Fehlerrate signifikant erhöht (2 % im ersten, 12 % im zweiten Versuchsteil).

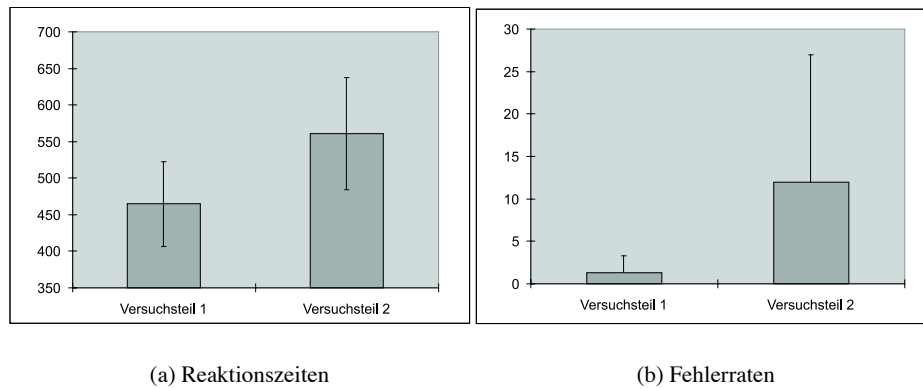


Abbildung 16: Reaktionszeiten (in ms) und Fehlerraten (in Prozent) des ersten im Vergleich zum zweiten Versuchsteil (Mittelwert und Standardabweichung). (a) Die Reaktionszeit im ersten Versuchsteil fiel signifikant kürzer aus. (b) Im zweiten Versuchsteil wurden signifikant mehr Fehler begangen. $N=40$.

9.3 Ereigniskorrelierte Potentiale

Erster Versuchsteil Die Amplitude der P100 zeigte signifikante Unterschiede in Bezug auf die Faktoren Topographie ($F(2,72)=14,64$, $p<0,001$) und Form ($F(1,36)=6,69$, $p<0,05$). Dabei waren die höchsten Ausprägungen dieser Komponente an okzipitalen Elektroden und bei der Präsentation der Dreiecksform zu verzeichnen. Signifikanzniveau erreichte außerdem die Interaktion von Topographie x Kollinearität ($F(2,72)=9,50$, $p<0,001$). Dabei wurde eine erhöhte Aktivität für Nicht-Kanizsa-Figuren an okzipitalen Elektroden nachgewiesen. Ein signifikanter Effekt des Faktors Altersgruppe war eruierbar.

Die Faktoren Topographie ($F(2,72)=69,21$, $p<0,001$) und Kollinearität ($F(1,36)=17,19$, $p<0,01$) waren mit signifikanten Unterschieden in der Ausprägung der Amplitude der N100 verbunden. Dabei war die Amplitude der N100 an okzipitalen Elektroden und für Kanizsa-Figuren höher ausgeprägt. Eine weitere signifikante Interaktion ergab Topographie x Form ($F(2,72)=69,0$, $p<0,001$). Hierbei waren Vierecksformen an okzipitalen Elektroden mit einer erhöhten Amplitude der N100 verbunden. Der Faktor Altersgruppe zeigte keinen signifikanten Effekt auf die Ausprägung der N100.

Im Falle der N200 wurde ein signifikanter Effekt der Altersgruppe ($F(3,36)=5,77$, $p<0,05$) auf die Ausprägung der Amplitude festgestellt. Dabei war für die Mitglieder der älteren Altersgruppen eine höhere Amplitude nachzuweisen (Tabelle 3). Weitere signifikante Einflussfaktoren waren die Faktoren Topographie ($F(2,72)=24,64$, $p<0,001$), Kollinearität ($F(1,36)=27,81$, $p<0,001$) und Form ($F(1,36)=41,85$, $p<0,001$). Dabei fanden sich die höchsten Amplituden der N200 in der okzipitalen Region, für Kanizsa-Figuren und für die Dreiecksform.

Die ANOVA der P300 erbrachte einen signifikanten Effekt des Faktors Altersgruppe ($F(3,36)=4,37$, $p<0,01$). Im Gegensatz zur N200 wurden hier jedoch maximale Amplituden bei den jüngeren Altersgruppen gefunden (Tabelle 3). Weitere signifikante Unterschiede der Faktorstufen in Bezug auf die Amplitude der P300 zeigten die Faktoren Topographie ($F(2,72)=24,64$, $p<0,001$) und Kollinearität ($F(1,36)=27,81$, $p<0,01$). An zentralen Elektrodenpositionen und bei der Präsentation von Kanizsa-Figuren war eine höhere Amplitude der P300 nachweisbar. Einen signifikanten Effekt auf die Amplitude der P300 hatte auch die Interaktion Kollinearität x Form ($F(1,36)=41,85$, $p<0,001$).

Ein signifikanter Effekt der unabhängigen Variable Altersgruppe war somit nur bezüglich der Amplituden der N200 und P300 nachweisbar. Im Falle der N200 war eine Zunahme und im Falle der P300 eine Abnahme des Betrages der Amplitude zu verzeichnen (Abbildung 17).

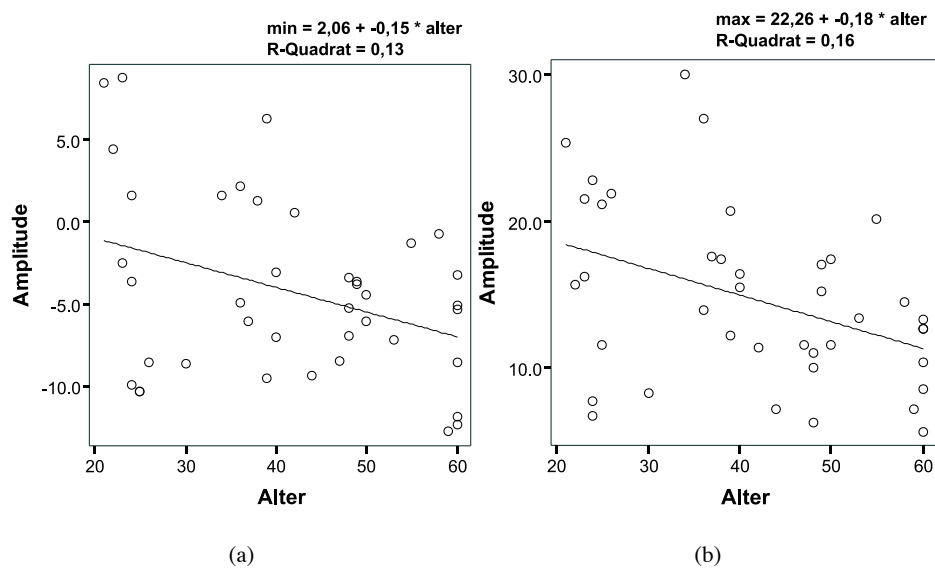


Abbildung 17: Regression der Amplitude (in μV) der Komponenten (a) N200 und (b) P300. Dargestellt ist die signifikante Zunahme des Betrages der N200-Amplitude und die signifikante Abnahme des Betrages der P300-Amplitude mit steigendem Alter. $N=40$.

Zur Veranschaulichung des Einflusses figuraler Parameter auf die Amplituden der EKP-Komponenten sei auf Abbildung 18 verwiesen. Die unterschiedliche Ausprägung der EKP-Komponenten für die verschiedenen Altersgruppen ist in Abbildung 19 exemplarisch dargestellt.

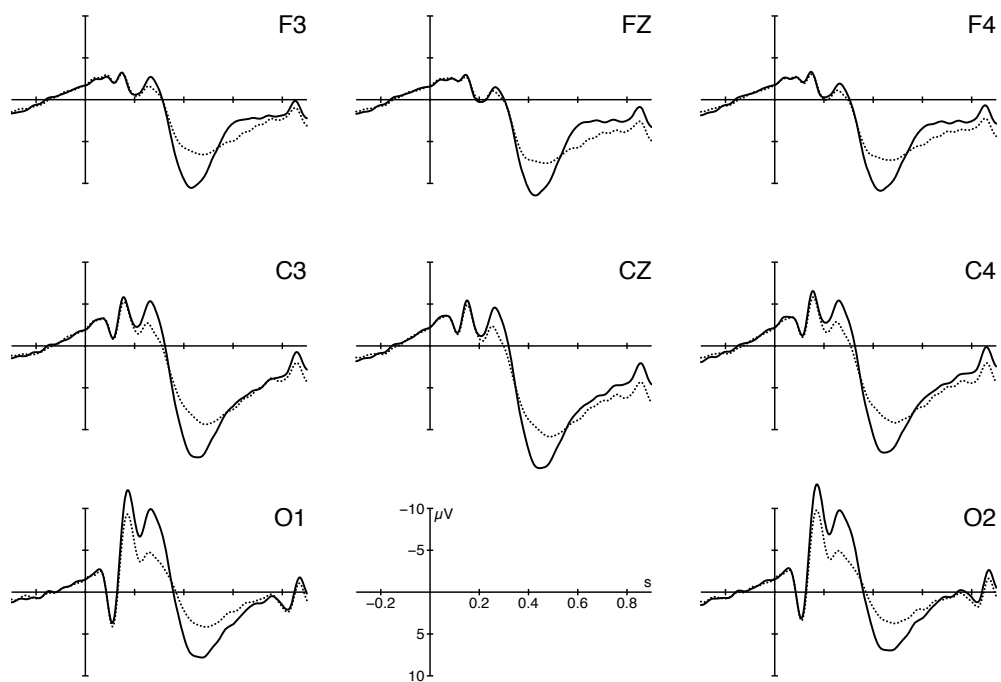


Abbildung 18: Erster Versuchsteil. EKP des Kanizsa-Dreieckes (durchgezogene Linie) im Vergleich zum Nicht-Kanizsa-Dreieck (gepunktete Linie) über alle Altersgruppen gemittelt. Ein deutlicher Unterschied ist in den zentralen Elektroden bezüglich der N200 und P300 zu erkennen. In den okzipitalen Elektroden zeigt sich eine höhere Amplitude der N100 im Falle des Zielreizes. N=40.

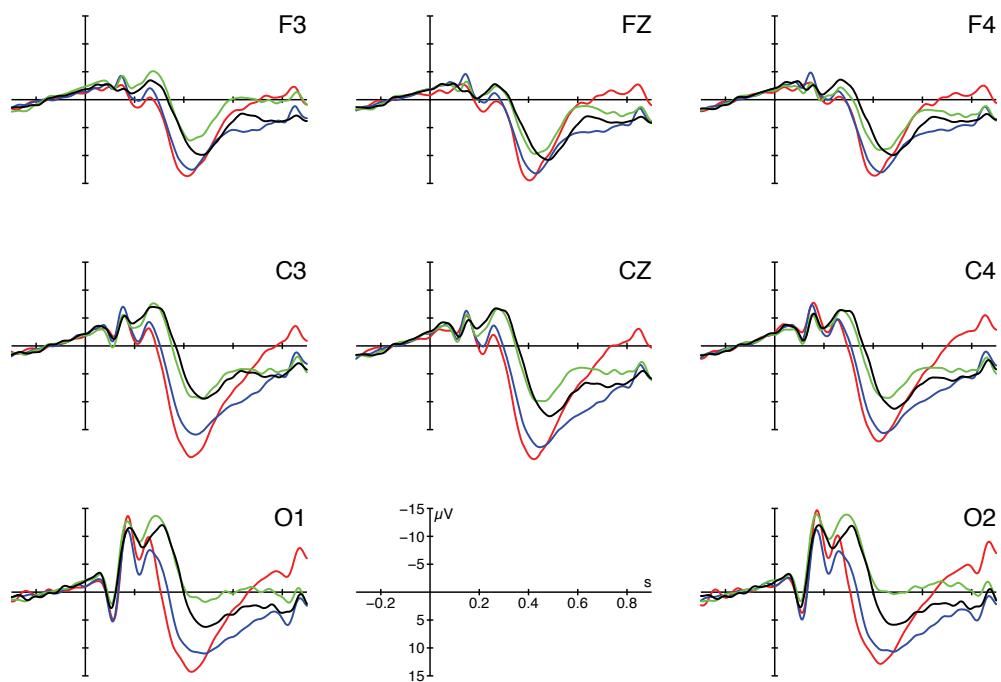


Abbildung 19: EKP der vier Altersgruppen im Vergleich. Erster Versuchsteil. Stimulus ist das Kanizsa-Dreieck. Rot (20- bis 30-jährige), Blau (30- bis 40-jährige), Grün (40- bis 50-jährige), Schwarz (50- bis 60-jährige). In dieser Grafik ist zu erkennen, dass die P300 in den jüngeren Altersgruppen eine höhere Amplitude und eine geringere Latenz aufweist. Dies gilt auch für die Latenz der N200. Die Amplitude der N200 hingegen erscheint bei den älteren Probanden ausgeprägter. Je Altersgruppe n=10.

Neben den Amplituden der N200 und P300 war auch für die Latenzzeiten dieser beiden Komponenten ein signifikanter Effekt des Faktors Altersgruppe nachweisbar. Dabei konnte gezeigt werden, dass die Latenzzeit der N200 ($F(3,36)=4,72$, $p<0,05$) und der P300 ($F(3,36)= 8,22$, $p<0,001$) mit steigendem Alter kontinuierlich zunahm (Abbildung 20).

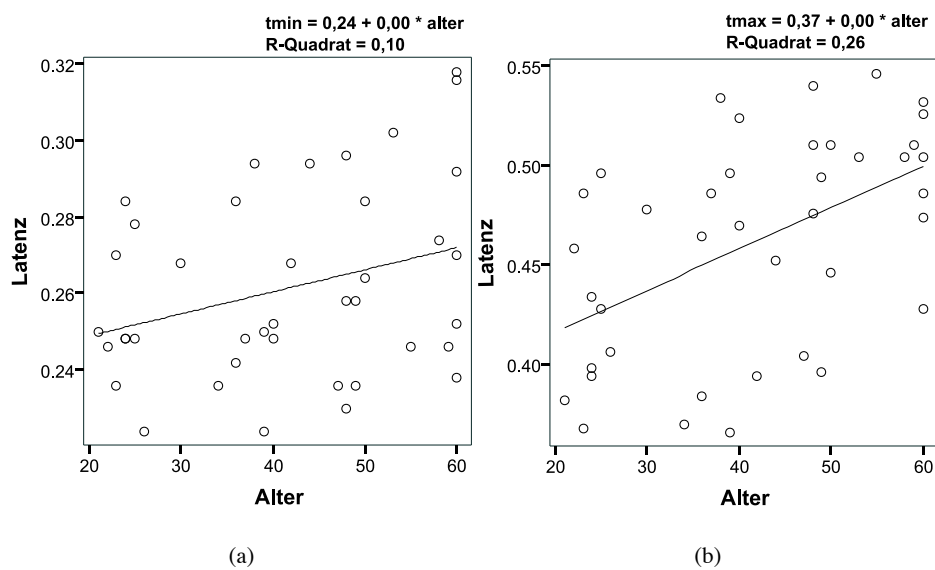


Abbildung 20: Regression der Latenz (in s) der Komponenten (a) N200 und (b) P300. Dargestellt ist die signifikant verlängerte Latenz der N200 und der P300 mit steigendem Alter. N=40.

Zweiter Versuchsteil Im P100-Zeitintervall war ein signifikanter Effekt des Faktors Topographie auf die Ausprägung der Amplitude nachweisbar ($F(2,72)=36,45$, $p<0,001$). Die P100 war an okzipitalen Elektroden maximal ausgeprägt.

Für die Komponente N100 war ebenfalls ein topographisch okzipital lokalisiertes Aktivitätsmaximum nachweisbar ($F(2,72)=19,45$, $p<0,001$).

Für die N200 wurden keine signifikanten Interaktionen zwischen der Amplitude und einem der untersuchten Faktoren nachgewiesen.

Die Amplitude der P300 unterschied sich signifikant in den Faktorstufen des Faktors Altersgruppe ($F(3,36)=9,27$, $p<0,001$). Dabei wurden die höchsten Amplituden bei den jüngeren Probanden erreicht (20- bis 30-jährige: $4,06 \mu V$, 30- bis 40-jährige: $1,09 \mu V$, 40- bis 50-jährige: $-4,38 \mu V$, 50- bis 60-jährige: $-4,23 \mu V$). Außerdem war ein signifikanter Effekt der Variable Zielreiz ($F(1,36)=6,28$, $p<0,05$) auf die Amplitude der P300 nachzuweisen. Distraktoren waren in diesem Versuchsteil mit höheren Amplituden der P300 verbunden als der Zielreiz. Topographisch war das Aktivitätsmaximum an zentralen Elektroden lokalisiert ($F(2,72)=6,85$, $p<0,005$).

Der Einfluss figuraler Parameter auf die EKP-Komponenten im zweiten Versuchsteil veranschaulicht Abbildung 21.

Ein signifikanter Effekt des Faktors Altersgruppe bestand für die Amplitude der N200 ($F(3,36)=5,63$, $p<0,005$) jedoch im Gegensatz zum ersten Versuchsteil nicht für die Amplitude der P300. Die Latenzzeiten der N200 nahmen mit steigendem Alter zu (20- bis 30-jährige: 268 ms, 30- bis 40-jährige: 283 ms, 40- bis 50-jährige: 288 ms, 50- bis 60-jährige: 294 ms).

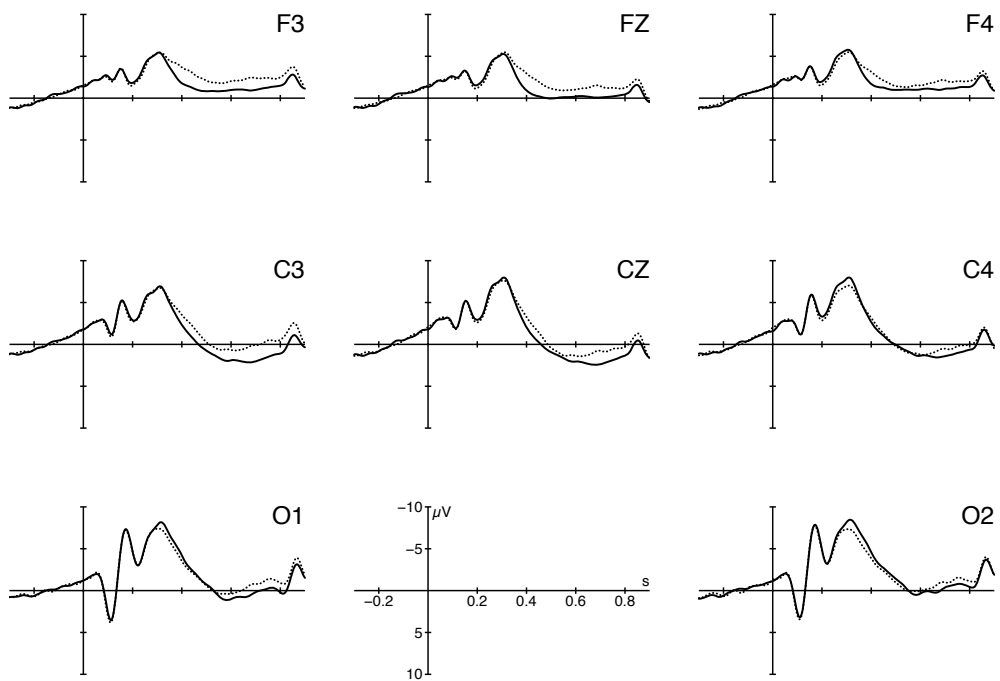


Abbildung 21: Zweiter Versuchsteil. EKP des Kanizsa-Dreieckes (durchgezogene Linie) im Vergleich zu einem Distraktor (gepunktete Linie) über alle Altersgruppen gemittelt. Beide Bedingungen unterscheiden sich nur unwesentlich. $N=40$.

Erster versus zweiter Versuchsteil Für die P100 war kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Versuchsteilen nachweisbar.

Die Amplitude der N100 fiel im ersten Versuchsteil ($-2,68 \mu V$) bei der Präsentation des Zielreizes signifikant höher als im zweiten Versuchsteil ($-1,42 \mu V$) aus ($F(1,36)=6,11$, $p<0,05$).

Im Gegensatz zur N100 waren bei der N200 signifikant höhere Amplituden im zweiten ($-1,02 \mu V$) verglichen mit dem ersten Versuchsteil ($-0,93 \mu V$) nachzuweisen ($F(1,36) = 10,93$, $p<0,005$).

Die Komponente P300 zeigte wie die N100 höhere Amplituden im ersten ($12,57 \mu V$) verglichen mit dem zweiten Versuchsteil ($2,34 \mu V$) ($F(1,36)=194,84$, $p<0,0001$). Die unterschiedliche Ausprägung der EKP-Komponenten für den identischen Zielreiz in den beiden Versuchsteilen ist in Abbildung 22 dargestellt.

Die Latenzzeiten differierten in den beiden Versuchsteilen signifikant für die Komponenten N200 ($F(1,36)=37,37$, $p<0,0001$; 1.Versuchsteil: 0,27 ms; 2.Versuchsteil: 0,30 ms) und P300 ($F(1,36)=11,01$, $p<0,005$; 1.Versuchsteil: 0,46 ms; 2.Versuchsteil: 0,49 ms).

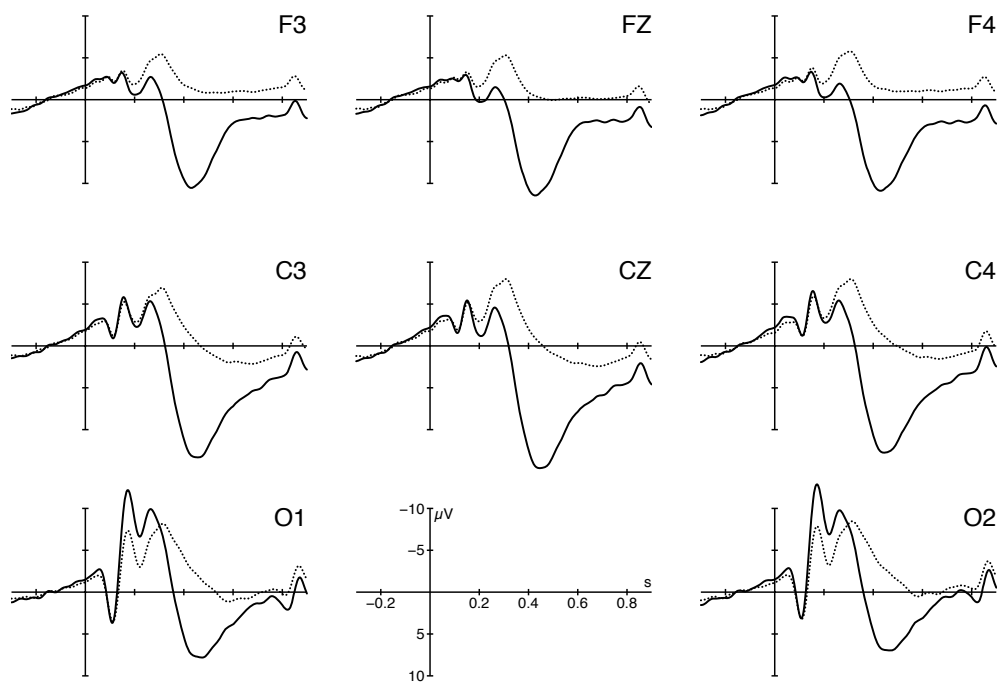


Abbildung 22: Erster versus zweiter Versuchsteil. EKP des Kanizsa-Dreieckes im Versuchsteil 1 (n=40, durchgezogene Linie) verglichen mit der Ausprägung im Versuchsteil 2 (n=40, gepunktete Linie). An okzipitalen Elektroden ist die N100, N200 und P300 im ersten Versuchsteil stärker ausgeprägt als im zweiten Versuchsteil. An zentralen Elektroden gilt dies für die P300. Die höchsten Amplituden der N200 werden dort jedoch im zweiten Versuchsteil erreicht. Es fällt außerdem auf, dass im zweiten Versuchsteil insgesamt verlängerte Latenzzeiten zu verzeichnen sind.

9.4 Alpha-Aktivität

Erster Versuchsteil Der Faktor Altersgruppe hatte tendenziell einen Einfluss auf die Ausprägung der Amplitude der Alpha-Aktivität ($F(3,36)=3,36$, $p=0,07$). Probanden der jüngeren Altersgruppen wiesen dabei höhere Amplituden auf (Tabelle 3). Es bestand ein signifikanter Effekt der Variablen Topographie ($F(2,72)=113,29$, $p<0,001$) und Kollinearität ($F(1,36)=5,89$, $p<0,05$) auf die Amplitude der Alpha-Aktivität. Dabei war die Amplitude für Kanizsa-Figuren am höchsten ausgeprägt. Das Aktivitätsmaximum der Alpha-Aktivität war über den okzipitalen Elektroden lokalisiert (Abbildung 23). Es fand sich keine altersabhängige Veränderung dieser Topographie. Der Einfluss der Altersgruppe auf die Amplitude und Latenz der Alpha-Aktivität ist in der Abbildung 24 dargestellt.

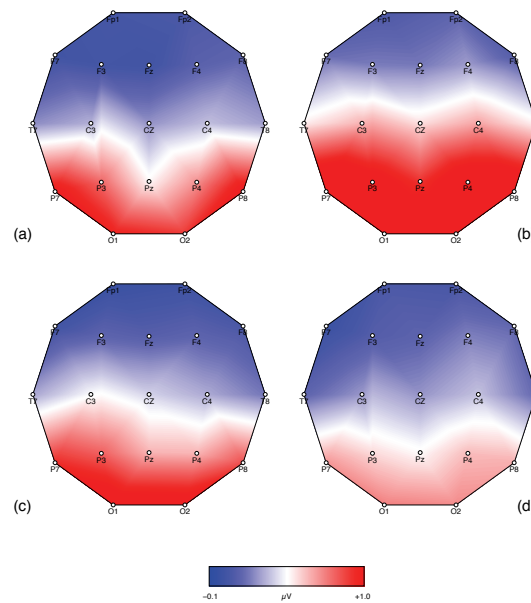


Abbildung 23: Topographie der Alpha-Aktivität der vier Altersgruppen im Vergleich. (a) 20- bis 30-jährige (b) 30- bis 40-jährige (c) 40- bis 50-jährige (d) 50- bis 60-jährige. Je Altersgruppe $n=10$.

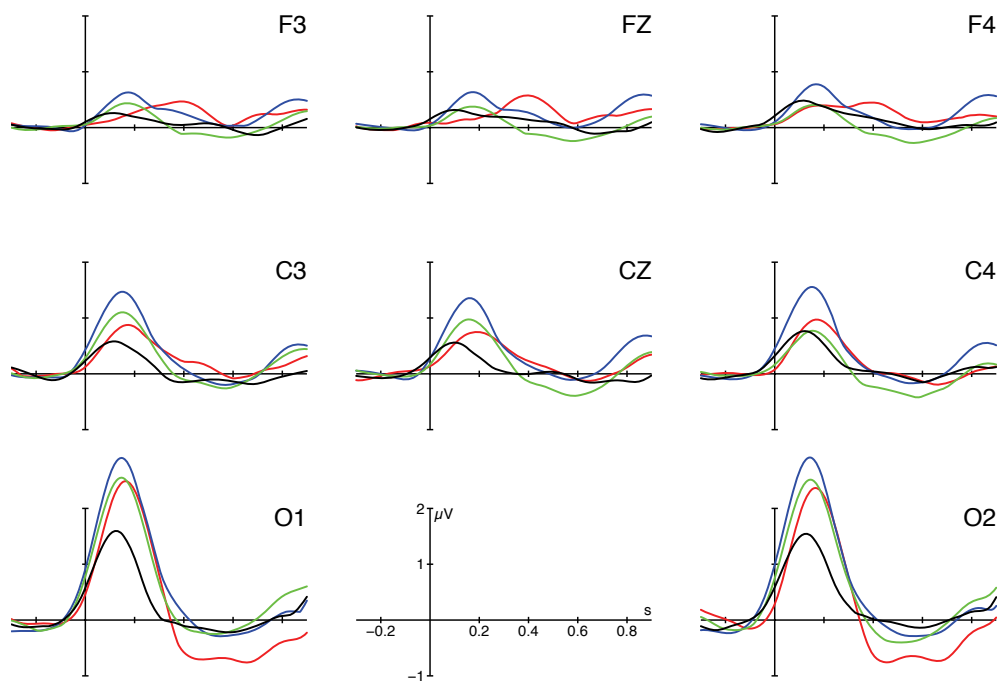


Abbildung 24: Alpha-Aktivität der vier Altersgruppen im Vergleich. Erster Versuchsteil. Stimulus ist das Kanizsa-Dreieck. Rot (20- bis 30-jährige), Blau (30- bis 40-jährige), Grün (40- bis 50-jährige), Schwarz (50- bis 60-jährige). Je Altersgruppe n=10.

Die Individualfrequenz der Alpha-Aktivität nahm mit steigendem Alter signifikant ab ($F(1,39)=8,02$, $p<0,01$, Abbildung 25). Die Altersgruppen unterschieden sich signifikant in der Latenz der Alpha-Aktivität ($F(3,36)=2,99$, $p<0,05$). Mit steigendem Alter nahm die Latenzzeit ab (Abbildung 33).

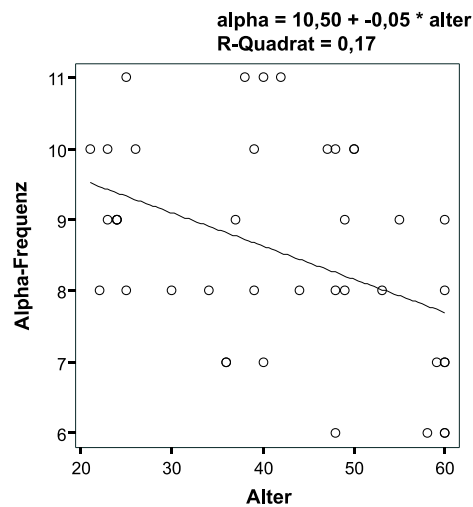


Abbildung 25: Altersabhängigkeit der Individualfrequenz der Alpha- Aktivität. N=40.

Zweiter Versuchsteil Betrachtet man die Amplitude der Alpha-Aktivität im zweiten Versuchsteil so wies nur der Faktor Topographie einen signifikanten Effekt auf ($F(2,70)=60,62$, $p<0,001$). Dabei wurde auch hier die maximale Aktivität im Alpha-Frequenz-Bereich an okzipitalen Elektroden nachgewiesen. Die ANOVA zeigte lediglich einen tendenziellen Effekt der Variable Altersgruppe auf die Ausprägung der Amplitude der Alpha-Aktivität ($F(3,35)=2,63$, $p=0,065$). Es ergaben sich keine signifikanten Unterschiede der Latenz bezogen auf die verschiedenen Altersgruppen.

Erster versus zweiter Versuchsteil Die Versuchsteile unterschieden sich in Bezug auf die Alpha-Aktivität signifikant in Amplitude ($F(1,36)=5,79$, $p<0,05$) und Latenz ($F(1,36)=7,7$, $p<0,01$). Dabei war im ersten Versuchsteil eine höhere Latenzzeit (176 ms) und höhere Amplitude ($1,50 \mu V$) als im zweiten Versuchsteil (Latenz = 158 ms, Amplitude = $1,03 \mu V$) zu verzeichnen.

Korrelation mit EKP Interessanterweise korrelierte die Amplitude der N100 mit der Amplitude der Alpha-Aktivität bezogen auf okzipitale Elektroden ($F(1,39)=7,32$, $p<0,05$). Eine solche Korrelation war für die Amplituden und Latenz der N200 und P300 sowie die Latenz der N100 nicht nachzuweisen.

9.5 Gamma-Aktivität

Erster Versuchsteil Für die frühe evozierte Gamma-Aktivität wurde ein signifikanter Effekt des Faktors Topographie ($F(2,72)=9,53$, $p<0,005$) nachgewiesen. Sie wies dabei maximale Amplituden an zentralen Elektroden auf. Es ließ sich keine signifikante Änderung der topographischen Lokalisation der Gamma-Aktivität in Abhängigkeit von der Altersgruppe feststellen. Tendenziell war jedoch mit steigendem Alter eine Verschiebung des Aktivitätsmaximums nach frontal erkennbar (Abbildung 26).

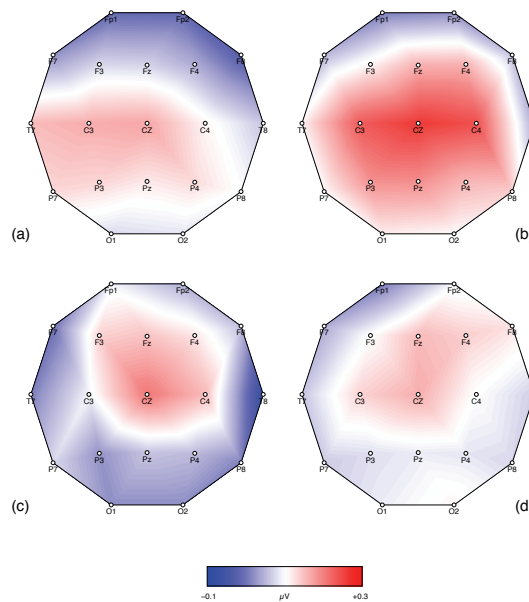


Abbildung 26: Topographie der frühen evozierten Gamma-Aktivität. (a) 20- bis 30-jährige (b) 30- bis 40-jährige (c) 40- bis 50-jährige (d) 50- bis 60-jährige. Je Altersgruppe $n=10$.

Die Amplitude der Gamma-Aktivität unterschied sich nicht signifikant bezogen auf die Faktorstufen der Variable Altersgruppe, obwohl mit steigendem Alter ein leicht abfallender Trend bestand (Abbildung 27a). Die Latenz der frühen evozierten Gamma-Aktivität zeigte dagegen signifikante Unterschiede bezüglich des Faktors Altersgruppe ($F(3,36)=3,42$, $p<0,05$). Ältere Probanden wiesen dabei eine verlängerte Latenzzeit auf (Abbildung 27b). Der Einfluss der Altersgruppe auf die Ausprägung der Amplitude der evozierten Gamma-Aktivität ist in Abbildung 28 dargestellt.

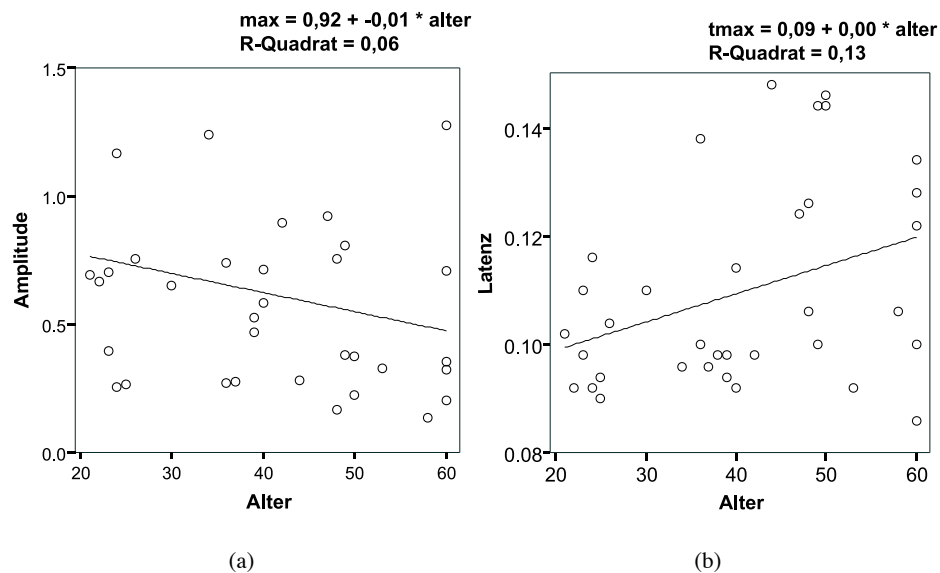


Abbildung 27: Regression der Amplitude (in μV) und Latenz (in s) der frühen evozierten Gamma-Aktivität. (a) Es besteht kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Amplitude der frühen Gamma-Aktivität und dem Alter, obwohl eine abfallende Tendenz bestand. (b) Dargestellt ist die signifikante Zunahme der Latenzzeit der frühen Gamma-Aktivität mit steigendem Alter. $N=40$.

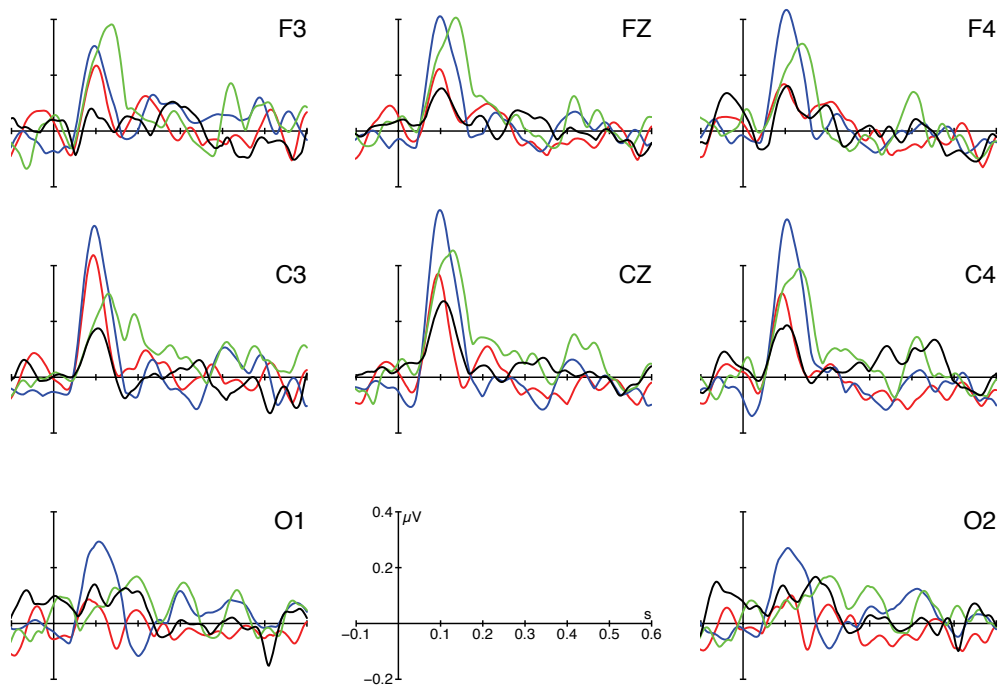


Abbildung 28: Evozierte Gamma-Aktivität der vier Altersgruppen im Vergleich. Erster Versuchsteil. Stimulus ist das Kanizsa-Dreieck. Rot (20- bis 30-jährige), Blau (30- bis 40-jährige), Grün (40- bis 50-jährige), Schwarz (50- bis 60-jährige). Die Altersgruppe der 30- bis 40-jährigen weist die höchsten Amplituden auf. In Elektrode C3 ist die Amplitude der beiden jüngeren Altersgruppen höher als die Amplitude der 40- bis 50-jährigen und die der 50- bis 60-jährigen. Je Altersgruppe n=10.

Ein signifikanter Zusammenhang bestand zwischen dem Alter und der Individualfrequenz der frühen evozierten Gamma-Aktivität. Wie in Abbildung 29 erkennbar, nahm die Individualfrequenz mit steigendem Alter ab ($F(1,39)=4,35$, $p<0,05$).

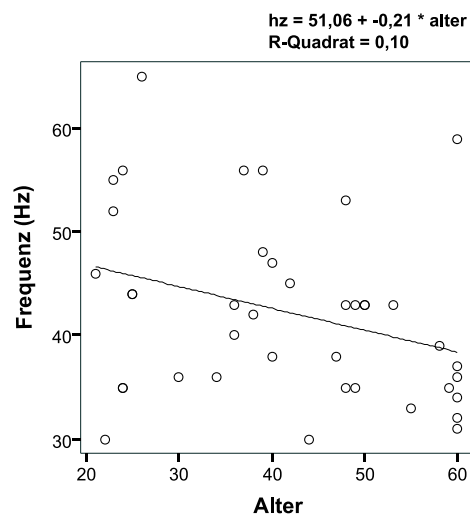


Abbildung 29: Altersabhängigkeit der Individualfrequenz der evozierten Gamma-Aktivität. N=40.

Im Gegensatz zur frühen evozierten Gamma-Aktivität zeigte die mittlere Gamma-Aktivität eine deutliche Modulation in Abhängigkeit von den figuralen Parametern der visuellen Stimuli. Bezogen auf die Amplitude der mittleren evozierten Gamma-Aktivität unterschieden sich die Faktorstufen der Variablen Kollinearität ($F(1,36)=10,42$, $p<0,005$) und Form ($F(1,36)=5,46$, $p<0,05$) signifikant. Kanizsa-Figuren und die Dreiecksform waren dabei mit höheren Amplituden der mittleren evozierten Gamma-Aktivität verbunden (Abbildung 30). Eine statistische Analyse hinsichtlich des Faktors Zielreiz ergab für die frühe evozierte Gamma-Aktivität signifikante Unterschiede. Im Falle des Zielreizes waren höhere Amplituden als im Falle der Distraktoren zu verzeichnen ($F(1,36)=7,18$, $p<0,05$).

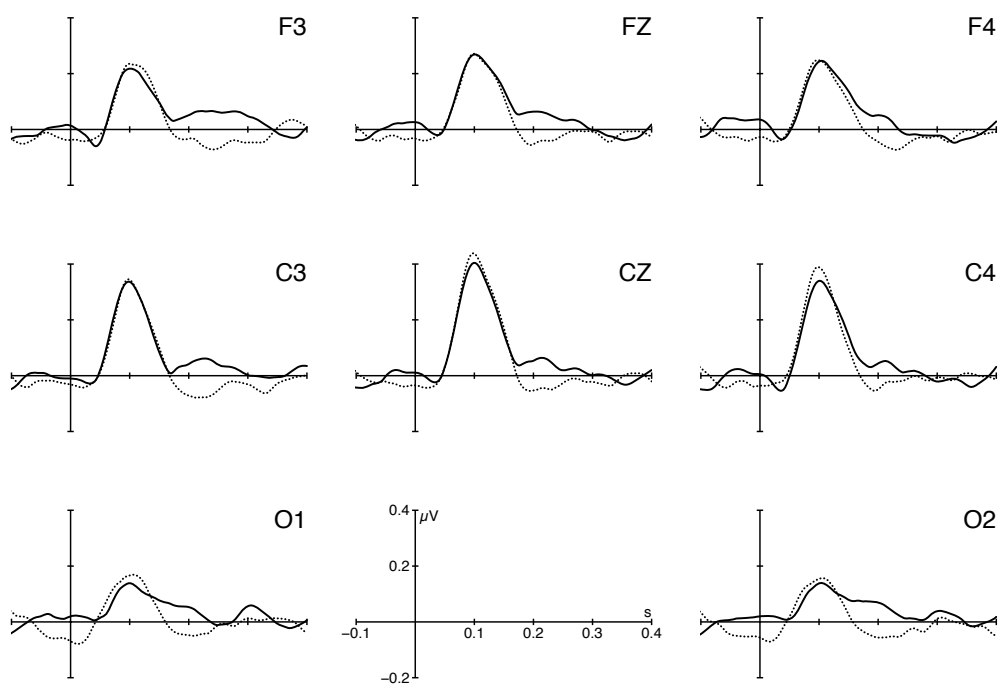


Abbildung 30: Evozierte Gamma-Aktivität - erster Versuchsteil. Kanizsa- Dreieck (durchgezogene Linie) versus Nicht-Kanizsa-Dreieck (gepunktete Linie) über alle Altersgruppen gemittelt. Ein signifikanter Unterschied ist nur für die mittlere evozierte Gamma-Aktivität (180 bis 240 ms) nachweisbar. In diesem Zeitraum sind Kanizsa-Figuren und Dreiecksformen mit höheren Amplituden verbunden. N=40.

Zweiter Versuchsteil Für die frühe ($F(2,72)=8,24$, $p<0,001$) und späte ($F(2,72)=2,77$, $p<0,05$) evozierte Gamma-Aktivität waren maximale Amplituden über zentralen Elektroden nachweisbar.

Erster versus zweiter Versuchsteil Die frühe evozierte Gamma-Aktivität zeigte im ersten ($0,44 \mu\text{V}$) verglichen mit dem zweiten Versuchsteil ($0,34 \mu\text{V}$) signifikant höhere Amplituden ($F(1,36)=4,41$, $p<0,05$). Ebenso verhielt sich die Ausprägung der späten evozierten Gamma-Aktivität ($F(1,36)=6,33$, $p<0,05$). Auch hier fiel die Amplitude im ersten ($0,34 \mu\text{V}$) höher als im zweiten Versuchsteil ($0,23 \mu\text{V}$) aus. Die Latenzzeiten unterschieden sich in den beiden Versuchsteilen nicht signifikant.

Korrelation mit EKP Eine Korrelationsanalyse zwischen den Amplituden und Latenzzeiten der Aktivitäten im Gamma-Band und den EKP-Komponenten N100, N200 und P300 ergab keine signifikanten Zusammenhänge.

Frequenz-Zeit-Diagramme Wie im vorherigen Kapitel dargelegt, zeigte sich in der Hauptstudie kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Amplitude der evozierten Gamma-Aktivität und dem Alter der Probanden, obwohl für die Amplitude der frühen evozierten Gamma-Aktivität ein abfallender Trend bestand (Abbildung 26a). Die Latenz der frühen evozierten Gamma-Aktivität nahm mit steigendem Alter signifikant zu (Abbildung 26b). Betrachtet man die Frequenz-Zeit-Diagramme der zentralen Hirnregion, in welcher die evozierte Gamma-Aktivität ihr topographisches Aktivitätsmaximum aufwies, wird dieser Befund deutlich. In Abbildung 31 sind die Frequenz-Zeit-Diagramme der vier Altersgruppen für die Elektrode C3 exemplarisch dargestellt. Zu erkennen ist ein Aktivitätsfeld im Zeitraum zwischen 80 und 120 ms, das sich über einen Frequenzbereich zwischen 35 und 55 Hz erstreckt und durch ein rot-gelbes Farbspektrum gekennzeichnet ist. In dieser Darstellung wird deutlich, dass die Altersgruppen der 20- bis 30-jährigen und 30- bis 40-jährigen eine höhere Amplitude der evozierten Gamma-Aktivität als die beiden Gruppen der älteren Probanden aufweisen. Die maximale Aktivität, hier dargestellt in einem dunkelroten Farbspektrum, findet sich jedoch nicht in der jüngsten Probandengruppe, sondern in der Altersgruppe der 30- bis 40-jährigen.

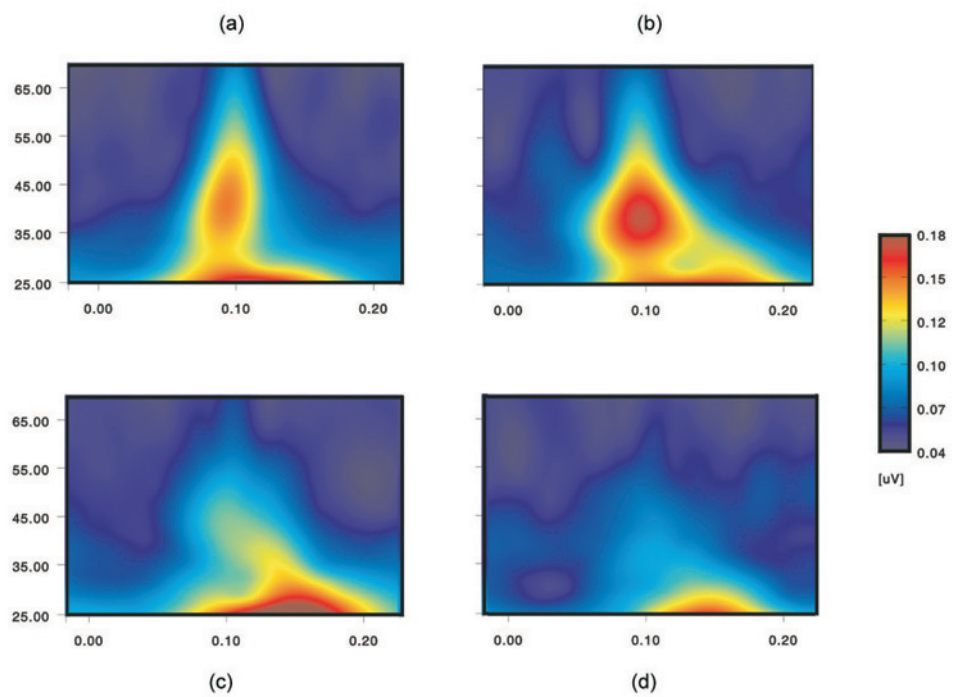


Abbildung 31: Zeit-Frequenz-Diagramme. Dargestellt ist die evozierte Aktivität im ersten Versuchsteil der Elektrode C3 über alle Bedingungen gemittelt. X-Achse: Zeit (Sekunden). Y-Achse: Frequenz (Hz). (a) 20- bis 30-jährige. (b) 30- bis 40-jährige. (c) 40- bis 50- jährige. (d) 50- bis 60-jährige. Farbskala rechts: Amplitude (μV). Je Altersgruppe $n=10$.

Vergleich der Altersabhängigkeit aller elektrophysiologischer Parameter Eine Zusammenfassung der altersabhängigen Veränderungen der in dieser Studie untersuchten elektrophysiologischen Parameter bietet die Tabelle 3.

Altersgruppe	RT (ms)	Fehler-rate (%)	N100 Ampl. (uV)	N100 Latenz (ms)	N200 Ampl. (uV)	N200 Latenz (ms)	P300 Ampl. (uV)	P300 Latenz (ms)	Alpha Ampl. (uV)	Alpha Latenz (ms)	Gamma Ampl. (uV)	Gamma Latenz (ms)
20-30	472	4.5	-7.06	156	-3.71	253	12.64	425	1.33	164	0.47	97
30-40	507	4.4	-8.01	154	-3.70	262	12.58	460	1.47	154	0.66	101
40-50	547	7.3	-7.23	153	-6.01	264	8.77	479	1.19	154	0.39	108
50-60	549	8.1	-6.99	154	-6.80	267	8.25	486	0.89	130	0.22	103

Tabelle 3: Dargestellt sind die wichtigsten elektrophysiologischen Parameter der Studie für die vier untersuchten Altersgruppen im Vergleich. Alle Werte sind Mittelwerte und betreffen den ersten Versuchsteil der Hauptstudie.

10 Diskussion

10.1 Reaktionszeiten und Fehlerraten

Stimuluseigenschaften Die behaviouralen Daten zeigten sowohl in der Vorstudie als auch in der Hauptstudie das typische Muster einer Zielreiz-Diskriminierungs-Aufgabe. Untersuchungen zufolge ist der Zielreiz, wenn er weniger häufig als die Distraktoren präsentiert wird, mit längeren Reaktionszeiten verbunden (Teichner and Krebs, 1974). Das traf auch in der vorliegenden Untersuchung zu, wobei in der Vorstudie das Kanizsa-Quadrat, und in der Hauptstudie das Kanizsa-Dreieck die längsten Reaktionszeiten aufwiesen. Diese Befunde stehen im Einklang mit früheren Experimenten von Herrmann and Mecklinger (2000), die zeigten, dass als Zielreiz eingesetzte Kanizsa-Figuren mit längeren Reaktionszeiten verbunden sind, obwohl diese Stimuli aufgrund ihrer figuralen Eigenschaften schneller verarbeitet werden müssten als Nicht-Kanizsa-Figuren (Pomerantz, 1983).

Demographische Faktoren Die Hauptstudie belegte eine Zunahme der Reaktionszeit mit steigendem Alter. Die statistische Analyse der Fehlerraten zeigte keinen signifikanten Alters-effekt, wobei die Fehlerraten insgesamt sehr gering ausfielen. Möglicherweise wurden deshalb keine signifikanten Unterschiede nachgewiesen. Es ist bekannt, dass Reaktionszeiten mit dem Alter zunehmen (Hedden and Gabrieli, 2004). Ein Erklärungsansatz dieses Befundes bietet das Informationsverlust-Modell (Myerson et al., 1990). In diesem Modell wird postuliert, dass sich die Informationsverarbeitung des Gehirns aus verschiedenen Verarbeitungsstufen zusammensetzt, wobei auf jeder Stufe ein gewisser Informationsverlust zu verzeichnen ist. Im Alter nimmt das Ausmaß dieses Informationsverlustes zu, und es werden längere Verarbeitungszeiten benötigt, um diesen Verlust zu kompensieren (Myerson et al., 1990). Als mögliche physiologische Ursachen dieses Informationsverlustes werden Veränderungen der Neuronenzahl, der Transmitterkonzentrationen und der Verteilung von Synapsen und Rezeptoren angenommen (Hedden and Gabrieli, 2004).

Probanden mit Abitur wiesen kürzere Reaktionszeiten als Versuchspersonen mit einem Real- oder Hauptschulabschluss auf. Versuchsteilnehmer mit Computererfahrung reagierten ebenfalls schneller als die übrigen Personen. Dieses Ergebnis ist nachvollziehbar, da bei der Computerarbeit der

Gebrauch von Maus und Tastatur trainiert wird, wobei Fehler über die visuelle Information auf dem Bildschirm abgeglichen werden. Diese Herangehensweise war im vorliegenden Experiment bei der Aufgabenbewältigung notwendig. Angemerkt werden muss, dass sich in den Gruppen der Abiturienten und Computer-Erfahrenen mehrheitlich Mitglieder der jüngeren Altersgruppe befanden, so dass in diesem Falle der Einfluss des Faktors Alter eine entscheidende Rolle gespielt haben könnte.

Entgegen den Erwartungen zeigten Probanden, die angaben, häufig zu lesen oder Rätsel zu lösen, längere Reaktionszeiten als Probanden, die diesen mentalen Aktivitäten nur selten nachgehen. In diesen beiden Gruppen waren jedoch mehrheitlich Mitglieder der älteren Generation anzutreffen, so dass hier ein Alterseinfluss bestehen könnte. Untersuchungen belegen, dass häufige kognitive Aktivität im Alter zu einer erhöhten Verarbeitungsgeschwindigkeit und verbesserten visuell räumlichen Orientierungsfähigkeit sowie zu einer verbesserten Gedächtnisleistung führt (Wilson et al., 2003; Verghese et al., 2003; Coyle, 348). Die mentale Stimulation beeinflusst dabei physiologische Prozesse im zentralen Nervensystem wie beispielweise die Generation neuer synaptischer Verbindungen (Connor et al., 1980; Black et al., 1991; Kutas et al., 1994). In Bezug auf die vorliegende Studie hätte man daher bei Probanden, die häufig lesen oder Rätsel lösen, kürzere Reaktionszeiten erwartet.

Nicht auszuschliessen ist, dass neben dem Alter auch Kohorteneffekte wie die Güte der medizinischen Versorgung, die soziale Klasse oder Ernährungsgewohnheiten Einfluss auf die Ausprägung behaviouraler und elektrophysiologischer Parameter genommen haben.

Schwierigkeitsgrad Die Reaktionszeiten und Fehlerraten der beiden Versuchsteile der Hauptstudie unterschieden sich signifikant. Dabei wurden im zweiten Versuchsteil mehr Fehler begangen und längere Reaktionszeiten benötigt. Dies ist ein Beleg dafür, dass die Diskriminierung der Stimuli im zweiten Versuchsteil der Hauptstudie schwieriger als im ersten war. Im ersten Versuchsteil konnten zwei figurale Ebenen zur Unterscheidung des Zielreizes genutzt, nämlich die Form und das Vorhandensein kollinearere Kanten. Im zweiten Versuchsteil waren alle Stimuli hinsichtlich Form und Kollinearität sehr ähnlich, was die Diskriminierung des Zielreizes erschwerte.

Vorstudie versus Hauptstudie Interessanterweise fielen die Reaktionszeiten in der Vorstudie trotz identischen Stimulationsmaterials länger aus als im ersten Teil der Hauptstudie. Einziger Un-

terschied im Versuchsdesign war die laterale Präsentation der Stimuli in der Vorstudie, welche mit einer Abbildung dieser Stimuli auf foveale und periphere retinalen Arealen verbunden war. In der Hauptstudie hingegen wurden die Stimuli komplett auf dem fovealen Teil der Netzhaut abgebildet. Die korrespondierende Neuronenmasse im visuellen Cortex für die Repräsentation der Fovea ist bedeutend größer als für die peripheren Netzhautareale (Kandel et al., 1995). Deshalb ist die Sehschärfe in diesem Areal der Retina viel höher. Möglicherweise liegt in diesen neuroanatomischen Gegebenheiten begründet, warum bei der zentralen Stimuluspräsentation in der Hauptstudie insgesamt kürzere Reaktionszeiten zu verzeichnen waren.

10.2 EKP

Fehlerquellen Augenartefakte stellen eine mögliche Fehlerquelle der Hauptstudie dar. Betrachtet man die Elektroden EOGH und EOGV, so wird deutlich, dass im zweiten Versuchsteil der Hauptstudie vermehrt horizontale und vertikale Augenbewegungen zu verzeichnen waren (Abbildung 32). Dies war der Fall, obwohl die Probanden vor Beginn des Versuches eindringlich angewiesen wurden, ihren Blick stets auf das Fixationskreuz in der Bildschirmmitte zu lenken. Daher muß angenommen werden, dass die hier auftretenden Augenbewegungen unwillkürlich ausgeführt wurden, um die Aufgabenstellung lösen zu können. Im zweiten Versuchsteil wurden Kanizsa-Dreiecke und Kanizsa-Dreiecke mit rotierten Sektoren präsentiert (Abbildung 12). Möglicherweise dienten die Augenbewegungen dazu, alle Ecken des illusorischen Dreieckes nacheinander abzusuchen, um einen eventuell vorhandenen rotierten Sektor zu finden. Es ist bekannt, dass Augenartefakte einen ungünstigen Einfluss auf das gesamte EEG-Signal ausüben, da sie das Signal-Rauschverhältnis empfindlich stören können (Croft and Barry, 2000). Da es sich bei den oben beschriebenen Augenartefakten um komplexe Blickbewegungen handelte, konnten die angewandten Filtertechnologien den störenden Einfluss nicht vollständig beseitigen. In dieser Hinsicht ist die Aussagekraft der Analyseergebnisse des zweiten Versuchsteiles sehr differenziert zu betrachten.

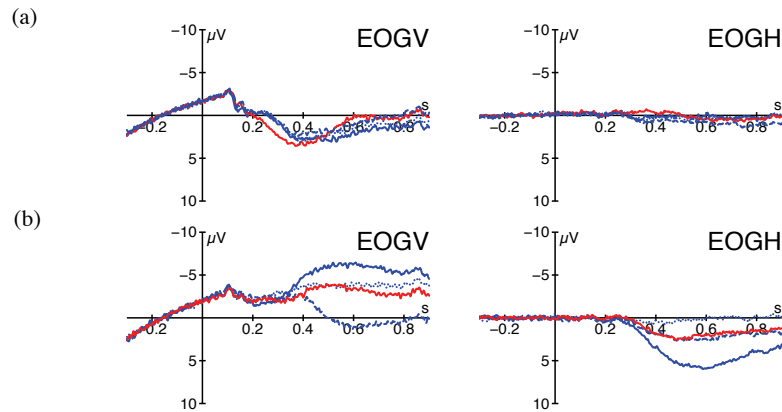


Abbildung 32: EOGH und EOGV des ersten (a) und zweiten (b) Versuchsteils. Der Zielreiz in Form des Kanizsa-Dreiecks ist rot und die Distraktoren sind blau dargestellt. Erkennbar sind die Auslenkungen des EEG- Signals vor allem in dem Kanal EOGV des zweiten Versuchsteils. N=40.

Eine zweite mögliche Fehlerquelle bei der Ermittlung der EKP liegt in dem Phänomen der Habituation. Die Antwortpotentiale können sich bei mehrfacher Wiederholung von Versuchsdurchgängen verändern. Die Habituation betrifft vorwiegend endogene EKP-Komponenten wie die P300 (Elton et al., 1983; Ravden and Polich, 1998). Um diesem Effekt entgegenzuwirken waren alle Probanden naiv in Bezug auf die Aufgabenstellung, das heißt sie hatten im Vorfeld an keinem Versuch teilgenommen, in dem illusorische Figuren als Stimuli benutzt wurden. außerdem wurde die Reihenfolge der Versuchsteile und Reaktionshand balanciert variiert.

Eine dritte Fehlerquelle stellt eine schwankende Aufmerksamkeit der Probanden dar, die sich in einer Variation der Reizantwort zeigen würde, die das Signal-Rauschverhältnis negativ beeinflussen kann. Die Probanden wurden durch klare Instruktionen und die finanzielle Entlohnung motiviert, während des gesamten Versuches ihre volle Konzentration beizubehalten. Die Tageszeit der Versuchsdurchführung hatte keinen signifikanten Einfluss auf die Ausprägung der EKP-Komponenten. Diese Analyse wurde jedoch nur für das gesamte Probandenkollektiv und nicht individuell für jedes einzelne Individuums überprüft.

Ein weiterer kritischer Punkt ist der Einfluss interindividueller altersunabhängiger Unterschiede in der Ausprägung der EKP-Amplituden (Dalebout and Robey, 1997; Klistorner and Graham, 2001).

Zukünftige Studien mit einer weit höheren Probandenzahl könnten in dieser Frage weiteren Aufschluss bringen.

Lateralitätseffekte In der Vorstudie wurden die Stimuli in beiden Gesichtsfeldern getrennt präsentiert, um die visuelle Informationsverarbeitung beider Hemisphären vergleichend untersuchen zu können. Im Ergebnis ergaben sich signifikante Unterschiede in Bezug auf den Faktor Präsentationsfeld für die exogenen Komponenten P100 und N100. Dieses Ergebnis steht im Einklang mit Untersuchungen, die zeigen, dass in einer Gesichtshälfte präsentierte Stimuli zunächst in der kontralateralen Hemisphäre verarbeitet werden und erst später zur weiteren Verarbeitung auch in die ipsilaterale Hemisphäre transferiert werden (Kandel et al., 1995). Elektrophysiologische Studien belegen, dass die Exzentrizität der Stimuluspräsentation die Ausprägung der Latenz und Amplitude früher EKP-Komponenten beeinflusst (Busch et al., 2004).

Für die P300 waren keine Unterschiede in Bezug auf den Faktor Präsentationsfeld nachweisbar. Dies ist ein Beleg dafür, dass für den dieser endogenen Komponente zugrunde liegenden kognitiven Prozess Informationen aus beiden Hemisphären benutzt werden. Da die getrennte Stimulation beider Gesichtsfelder in der Vorstudie auch keine signifikanten Unterschiede im Hinblick auf die Alpha- und Gamma-Aktivität beider Hemisphären ergab, wurde in der Hauptstudie auf die laterale Präsentation der Stimuli verzichtet.

Demographische Faktoren Im Einklang mit früheren Studien wurde in der Vorstudie eine signifikant höhere Amplitude der N100 in der jüngeren Altersgruppe nachgewiesen (Polich, 1996; Tachibana et al., 1996; Friedman et al., 1997; Anderer et al., 1998). Für die P300 bestanden in der Vorstudie keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich der Altersgruppe, jedoch waren auch hier tendenziell höhere Amplituden in der jüngeren Altersgruppe erkennbar (Abbildung 8).

In der Hauptstudie bestand kein Unterschied in der Ausprägung der Amplitude der N100 in den verschiedenen Altersgruppen. Im Gegensatz dazu unterschieden sich die Amplituden der N200 und P300 in Abhängigkeit vom Alter. Während der Betrag der Amplitude der N200 bei den älteren Probanden höher ausfiel, war die Amplitude der P300 niedriger. Die Latenzzeiten der N200 und der P300 nahmen mit steigendem Alter zu. Untersuchungen haben gezeigt, dass sich die Latenz von Komponenten visueller EKP nach dem 40. Lebensjahr um etwa zwei bis vier Millisekunden pro Jahr verlängert (Gilmore, 1995).

Die Befunde der Latenzverlängerung und Amplitudenminderung der P300 mit steigendem Alter stehen im Einklang mit früheren Studien (Polich, 1997b; Knott et al., 2003).

Interessanterweise verhält sich die Amplitude der N200 in reziproker Weise. Möglicherweise ist diese Komponente stärker durch Aufmerksamkeitsprozesse moduliert. Ältere Menschen benötigen mehr Aufmerksamkeit zur Reaktionsausführung, um die Verringerung der Effektivität des visuellen reizverarbeitenden Systems zu kompensieren (Madden et al., 2004). Dies würde die Amplitudenerhöhung der N200 im Alter erklären.

Einen alternativen Interpretationsansatz bieten Studien, die zeigen, dass die Komponente N200 Mechanismen der Fehlerdetektion und -vermeidung widerspiegelt, die in engem Zusammenhang mit dem vorderen cingulären Cortex stehen (Ladouceur et al., 2004). Dieses Hirnareal spielt eine wichtige Rolle in aufmerksamkeitsgeleiteten Kontrollmechanismen des Arbeitsgedächtnisses (Botvinick et al., 2004). Im Alter ist die Fähigkeit, die neuronale Verarbeitung auf aufgabenrelevante Informationen zu beschränken, vermindert. MRT-Studien haben gezeigt, dass sich dieses mit steigendem Alter zunehmende Defizit in einer verminderten Aktivierung von Strukturen wie dem parietalen und dorsolateralen präfrontalen Cortex bemerkbar macht (Milham et al., 2002). Gleichzeitig war in diesen bildgebenden Untersuchungen eine erhöhte Aktivität im Bereich des vorderen cingulären Cortex nachweisbar. Die Autoren argumentieren, dass diese erhöhte Aktivität durch eine grössere Sensitivität dieses Hirnareals für kompetitive, also vom Zielreiz ablenkende, Stimuli zustande kommt. Die in der vorliegenden Untersuchung nachgewiesene Amplitudenerhöhung der N200 mit steigendem Alter wäre daher durch veränderte aufmerksamkeitsgeleitete Kontrollmechanismen, insbesondere im vorderen cingulären Cortex, erklärbar.

Verschiedene Studien belegen den Einfluss hormoneller Veränderungen während des Menstruationszyklusses auf die Ausprägung visuell evozierter Potentiale (Kaneda et al., 1997; Yilmaz et al., 1998). So fand man heraus, dass in der Follikelphase kürzere Latenzzeiten und niedrigere Amplituden der EKP-Komponenten auftreten als in der Lutealphase. In der Follikelphase wird hauptsächlich Östrogen ausgeschüttet, welches möglicherweise die Verarbeitungszeit visueller Stimuli verringert, in dem es die Sensitivität von Rezeptoren des optischen Systems für Dopamin erhöht. In der Lutealphase wird neben Östrogen auch vermehrt Progesteron gebildet, was den Effekt des Östrogens antagonisiert. In dieser Phase des Menstruationszyklusses wurden längere Latenzzeiten und höhere Amplituden der visuellen EKP registriert. In der hier vorliegenden Studie wurden keine signifikanten Unterschiede der EKP-Komponenten in Abhängigkeit von der Zy-

klusphase nachgewiesen. Die Anzahl der weiblichen Probanden, die sich in einem regulären Menstruationszyklus befanden, war jedoch mit 13 möglicherweise zu gering um diffizile Unterschiede aufdecken zu können.

Kognitive Korrelate In der Hauptstudie erzeugten Dreiecke eine höhere Amplituden der P100 als Vierecke, unabhängig vom Vorhandensein illusorischer Kanten. Damit wurde innerhalb der Latenzzeit dieser frühen Komponente eine Unterscheidung zwischen der Form des Zielreizes und des Distraktors getroffen. Studien haben gezeigt, dass eine Diskriminierung der Form visueller Stimuli in den EKP schon 30 bis 60 ms nach Erscheinen des Stimulus nachweisbar sein kann (Herrmann et al., 1999). Da das Viereck in unserer Studie im Vergleich zum Dreieck eine grössere Fläche des Gesichtsfeldes einnahm, kann die Grösse des stimulierten Netzhautareales nicht für diesen Befund verantwortlich gemacht werden.

Für die Komponente N100 waren die beiden den Zielreiz charakterisierenden Parameter - die Dreiecksform und das Vorhandensein von illusorischen Kanten - mit höheren Amplituden verbunden als die kennzeichnenden Parameter der Distraktoren. Dies steht im Einklang mit früheren Studien, die vermuteten, dass die N100 unter anderem den Detektionsprozess reflektiert, der zum Erkennen illusorischer Konturen notwendig ist (Herrmann and Bosch, 2001; Herrmann and Mecklinger, 2001). Als Beleg für diese These führten die Autoren die Tatsache an, dass die Amplitude der N100 im Falle von Kanizsa-Figuren am höchsten ausfiel, auch wenn Nicht-Kanizsa-Figuren als Zielreiz fungierten (Herrmann and Mecklinger, 2001).

In der Hauptstudie korrelierte die Amplitude der N200 mit den Faktoren Form und Kollinearität. In der Vorstudie war diese Komponente nur wenig ausgeprägt und zeigte keine Korrelationen mit figuralen Parametern.

Die Amplitude der P300 fiel für Kanizsa-Figuren höher als für Nicht-Kanizsa-Figuren aus und zeigte ausserdem signifikante Unterschiede in Bezug auf den Faktor Form. Dabei war die Amplitude in der Vorstudie im Falle des Viereckes und in der Hauptstudie im Falle des Dreieckes am grössten, was der jeweiligen Form des Zielreizes entsprach. Möglicherweise spiegelt deshalb diese endogene Komponente den kognitiven Prozess wider, welcher für das Erkennen des Zielreizes notwendig ist.

Frühere Studien belegen, dass die Amplitude der P300 für den am seltensten präsentierten Stimulus am höchsten ausfällt (Herrmann et al., 1999). In unserer Studie traf dies für den Zielreiz zu,

der in 25 Prozent der Versuchsdurchgänge zu sehen war. Die Distraktoren wurden insgesamt in 75 Prozent der Versuchsdurchgänge präsentiert und kamen so viel häufiger vor.

Schwierigkeitsgrad Die Auswertung der behaviouralen Parameter hatte gezeigt, dass der Schwierigkeitsgrad der Aufgabenstellung im zweiten Versuchsteil der Hauptstudie höher ausfiel als im ersten Versuchsteil. Bei vergleichender Betrachtung der EKP-Komponenten in den beiden Versuchsteilen der Hauptstudie zeigten sich ebenfalls signifikante Unterschiede. Da im ersten und zweiten Versuchsteil der Hauptstudie ein identischer Zielreiz benutzt wurde, können diese Unterschiede unmittelbar auf den Einfluss des Schwierigkeitsgrades in der Aufgabenstellung zurückgeführt werden. Im ersten Versuchsteil, in dem der Zielreiz leichter zu diskriminieren war, fiel die Amplitude der N100 und der P300 höher aus als im schwierigeren zweiten Versuchsteil, womit die Ergebnisse früherer Untersuchungen bestätigt werden (Ritter et al., 1982; Hoffman et al., 1985; Polich, 1987; Ritter et al., 1988; Palmer et al., 1994; Senkowski and Herrmann, 2002).

Im Gegensatz dazu war die Amplitude der N200 im schwierigeren zweiten Versuchsteil höher ausgeprägt. Dieses Ergebnis steht im Einklang mit einer Studie die belegte, dass die N200 eine höhere Amplitude zeigt, wenn die Schwierigkeit der Aufgabenstellung erhöht wird (Senkowski and Herrmann, 2002). In dieser Untersuchung wurde jedoch der Schwierigkeitsgrad einer Farbdiskriminierungsaufgabe variiert. Möglicherweise spiegelt die Komponente N200 jedoch modalitätsunspezifisch die Intensität von Diskriminierungsprozessen wider, die somit verschiedene Stimuluseigenschaften wie beispielsweise Farbe oder Form betreffen können (Ritter et al., 1983; Breton et al., 1988). Dabei wäre denkbar, dass die Amplitude der N200 mit dem Mass an Aufmerksamkeit korreliert, das für die Lösung der Aufgabenstellung notwendig ist. Mit Hilfe der funktionellen Magnetresonanztomographie wurde gezeigt, dass aufmerksamkeitsgeleitete Modulationen schon auf der Ebene des primären visuellen Cortex eine Rolle spielen (Hopf et al., 2002). Wie weiter oben ausgeführt, könnte die Amplitudenerhöhung der N200 auf Prozesse im vorderen anterioren cingulären Cortex zurückzuführen sein, die auf die Reaktionsbildung Einfluss nehmen (Milham et al., 2002). Dabei ist diese corticale Struktur zur Detektierung und Gegensteuerung potentieller Fehlreaktionen verantwortlich. Da mit einem erhöhten Schwierigkeitsgrad das Potential fehlerhafte Reaktionen ansteigt, muss folglich dieses Areal eine erhöhte Aktivität zeigen, die sich möglicherweise in der Amplitudenerhöhung der N200 widerspiegelt.

Studien belegen, dass die Latenzzeiten später endogener Komponenten der EKP ebenfalls von

dem Schwierigkeitsgrad der Aufgabenstellung beeinflusst werden (Okusa et al., 1999). Das traf auch in der vorliegenden experimentellen Untersuchung zu. Im ersten Versuchsteil waren kürzere Latenzzeiten der N200 und der P300 detektierbar als im zweiten schwierigeren Abschnitt.

10.3 Alpha-Aktivität

Demographie In der Vorstudie konnte eine signifikante Abnahme der Amplitude der Alpha-Aktivität mit steigendem Alter nachgewiesen werden. Dieser Effekt war in der Tendenz auch in der Hauptstudie nachvollziehbar. Eine lineare Beziehung zwischen dem Alter und der Ausprägung der Amplitude der Alpha-Aktivität konnte nicht nachgewiesen werden. Möglicherweise liegt hier jedoch ein nicht-linearer Zusammenhang vor. Eine frühere Studie postulierte, dass die Amplitude der Alpha-Aktivität mit steigendem Alter ansteigt, um mit 25 Jahren ihr Maximum zu erreichen und dann wieder abzufallen (Anokhin, 1988). Geht man von einem nicht-linearem Zusammenhang aus, projiziert sich dieses Maximum in der vorliegenden Untersuchung jedoch auf einen älteren Altersbereich zwischen 30 und 40 Jahren.

Die Individualfrequenz der Alpha-Aktivität nahm mit steigendem Alter ab. Basierend auf den Regressionsanalysen haben 20-jährige eine mittlere Individualfrequenz der Alpha-Aktivität von 9,5 Hz und 60-jährige eine mittlere Individualfrequenz von 7,5 Hz. Möglicherweise finden mit steigendem Alter jedoch Veränderungen in der Architektur neuronaler Netzwerke statt, die auch eine Veränderung der Oszillationen des Alpha-Frequenzbandes bedingen. So argumentieren Kolev et al. (2002), dass frontale Neuronenverbände langsame (zwischen 7 und 10 Hz) und schnelle (zwischen 10 und 15 Hz) Alpha-Aktivitäten ausprägen, die modalitätsspezifisch sind, sich aber in ihrer Abhängigkeit von altersbedingten Einflüssen unterscheiden. Demnach könnten der beschriebenen altersabhängigen Abnahme der Individualfrequenz Veränderungen in der Netzwerkstruktur zugrunde liegen.

Topographie Topographisch war das Maximum der Alpha-Aktivität über okzipitalen Hirnregionen lokalisiert. Eine signifikante Veränderung der Topographie mit steigendem Alter war nicht nachweisbar. Somit konnten Studienergebnisse nicht repliziert werden, wonach im Alter eine topographische Verschiebung der Alpha-Aktivität nach frontal stattfinden soll (Kolev et al., 2002).

Kognitive Korrelate Sowohl in der Vorstudie als auch in der Hauptstudie bestand ein signifikanter Zusammenhang zwischen der Amplitude der Alpha-Aktivität und dem Faktor Kollinearität. Kanizsa-Figuren waren in diesem Frequenzbereich mit höheren Amplituden als Nicht-Kanizsa-Figuren verbunden. Untersuchungen haben gezeigt, dass statische visuelle Objekte unter anderem durch synchronisierte Oszillationen im Alpha-Band repräsentiert werden können (Sewards and Sewards, 1999). Die Autoren argumentieren, dass diese Art der Repräsentation notwendig sei, um visuelles Bewusstsein zu ermöglichen. Die Ergebnisse der vorliegenden Studie zeigen, dass die evozierte Alpha-Aktivität eine Bedeutung für kognitive Prozesse wie der Zielreizerkennung besitzt. Diese Feststellung erweitert die bisherige Vorstellung, welche nur der Hintergrund-Aktivität im Alpha-Frequenzbereich eine kognitive Bedeutung zuweist.

Schwierigkeitsgrad Betrachtet man die beiden Versuchsteile der Hauptstudie im Vergleich, so fällt auf, dass im ersten Versuchsteil mit dem niedrigeren Schwierigkeitsgrad der Betrag der Amplitude und der Betrag der Latenzzeit der Alpha-Aktivität höher ausfielen.

10.4 Gamma-Aktivität

Demographie In der Vorstudie war in der jüngeren verglichen mit der älteren Probandengruppe eine signifikant höhere Amplitude der frühen evozierten Gamma-Aktivität nachweisbar. Dieser Alterseffekt war in der Hauptstudie, in der ein größeres Probandenkollektiv eines erweiterten Altersspektrums rekrutiert wurde, nicht evident. Somit bestand zwischen der Amplitude der evozierten Gamma-Aktivität und dem Alter kein linearer Zusammenhang. Die maximalen Amplituden wurden sowohl in der Vorstudie als auch in der Hauptstudie in der Altersgruppe der 30- bis 40-jährigen registriert, welche in der Vorstudie als die jüngere Altersgruppe fungierte. Möglicherweise besteht zwischen dem Alter und der Amplitude der evozierten Gamma-Aktivität ein nicht-linearer Zusammenhang, wie er schon für die Alpha-Aktivität beschrieben wurde (Anokhin, 1988). Basierend auf den vorliegenden Untersuchungsergebnissen war mit steigendem Alter tendenziell zunächst ein Anstieg der Amplitude der Gamma-Aktivität zu verzeichnen. In der Altersgruppe der 30- bis 40-jährigen war die Amplitude maximal ausgeprägt und fiel dann mit zunehmenden Alter kontinuierlich ab (Abbildung 33).

Bildmorphologische Untersuchungen belegen, dass das menschliche Gehirn mit steigendem Alter

atrophischen Veränderungen unterliegt. Dabei ist sowohl die weiße als auch die graue Substanz betroffen. Die strukturellen Abbauprozesse sollen magnetresonanztomographischen Studien zufolge in einem Alter von etwa 40 Jahren beginnen (Ge et al., 2002). Dabei bestünde kein Unterschied zwischen dem männlichen und weiblichen Geschlecht. Diese Ergebnisse wären mit der These vereinbar, dass die Amplitude der Gamma-Aktivität ihre maximale Ausprägung in der Altersgruppe der 30- bis 40-jährigen aufweist und dann im Zuge struktureller Veränderungen mit weiter steigendem Alter sinkt.

Auch auf der Ebene der Neurotransmitter finden altersabhängige Veränderungen statt. Im Falle des cholinergen Systems zeigt das Enzym Cholinacetyltransferase seine maximale Aktivität in einem mittleren Altersbereich, um dann mit steigendem Alter bis zur 10. Lebensdekade um 50 bis 60 Prozent abzufallen (Court et al., 1993). Dies betrifft vor allem die hippocampale Hirnregion und assoziierte Cortexareale. Im Gegensatz dazu ist das Aktivitätsmaximum dieses Enzyms in frontalen Arealen schon im kindlichen Gehirn zu verzeichnen. Es zeigt mit steigendem Alter keinen Aktivitätsverlust.

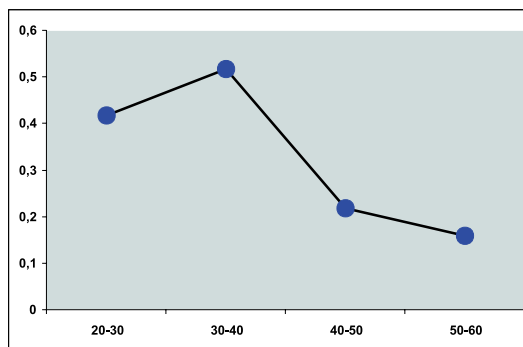


Abbildung 33: Dargestellt ist die Amplitude der Gamma-Aktivität abhängig von der Altersgruppe. Alle Werte sind Mittelwerte der Altersgruppen für den Zielreiz und betreffen die Elektrode C3. Y-Achse: Amplitude (in μV). X-Achse: Altersgruppe (in Jahre).

Kritisch anzumerken bleibt jedoch, dass sich die hier ausgeführten spekulativen Annahmen eines nicht-linearen Verhaltens der Gamma-Aktivität maßgeblich auf die Analyseergebnisse der zentralen links-hemisphäriellen Elektroden stützen. In den rechts-hemisphäriellen Elektroden war der oben beschriebene nicht-lineare Trend nicht eindeutig nachvollziehbar. Da es sich bei den Pro-

banden in diesem Experiment ausschließlich um Rechtshänder handelte, könnte man jedoch argumentieren, dass die hinsichtlich der Motorik dominante Hemisphäre die Altersabhängigkeit der Amplitude präziser abbildet. Vergleichende Untersuchungen haben ergeben, dass unterschiedliche elektrophysiologische Parameter des EEG in der zur Reaktionshand kontralateralen Hemisphäre dominant ausgeprägt sind (Stancak and Pfurtscheller, 1996, 1997).

Studien belegen ausßerdem, dass sensorimotorische Verarbeitungsprozesse im Alter verlangsamt ablaufen, wobei primär sensorische Prozesse nahezu in gleicher Geschwindigkeit ausgeführt werden können (Yordanova et al., 2004). Dabei sollen funktionelle Dysregulationen im Motor-Cortex für die altersabhängige Verlangsamung verantwortlich sein, ohne dass eine strukturelle Veränderung erfolgt.

Bei der Analyse der EEG-Daten fiel auf, dass bezüglich der Amplitude der evozierten Gamma-Aktivität innerhalb einer Altersgruppe starke interindividuelle Schwankungen bestanden. Es bleibt ungeklärt, ob neben dem Alter ein weiterer, in dem vorliegenden Experiment nicht untersuchter Faktor existiert, der die Ausprägung der Amplitude der Gamma-Aktivität beeinflussen kann.

Bei der Datenanalyse zeigte sich ausßerdem, dass in den jüngeren Altersgruppen die Anzahl der Probanden mit einer stark ausgeprägten Amplitude der Gamma-Aktivität höher als in den älteren Altersgruppen war. So existierten in den beiden älteren Gruppen einige Probanden, bei denen sich die Amplitude der Gamma-Aktivität nur wenig von der Hintergrundaktivität des EEG abhob. Möglicherweise nimmt mit steigendem Alter die Anzahl derjenigen Menschen, die eine gut ausgeprägte evozierte Gamma-Aktivität aufweisen, ab. Weitere Studien mit einem zahlenmässig größeren Probandenkollektiv sind notwendig, um diese These näher zu untersuchen. Bei Bestätigung der Annahme sollten zukünftige Arbeiten, in denen Aspekte der Gamma-Aktivität untersucht werden sollen, auf Probanden eines jüngeren Altersspektrums zurückgreifen.

Geht man davon aus, dass der Gamma-Aktivität eine kognitive Bedeutung zukommt, so bleibt ungeklärt, warum mit steigendem Alter eine weniger klare Gamma-Antwort feststellbar sein sollte. Es wäre jedoch denkbar, dass die scheinbare Amplitudenreduktion mit zunehmendem Alter auf eine verminderte Synchronisation im Gamma-Frequenzbereich zurückzuführen ist.

Im Gegensatz zur Amplitude zeigte die Latenz der Gamma-Aktivität eine signifikante Verlängerung mit steigendem Alter. Demnach entspricht das Latenzverhalten der evozierten Gamma-Aktivität dem Altersgang der EKP- Komponenten.

Die Individualfrequenz der Gamma-Aktivität sank wie auch die Individualfrequenz der Alpha-

Aktivität mit steigendem Alter. Basierend auf den in der vorliegenden Studie durchgeführten Regressionsanalysen haben demnach 20-jährige eine mittlere Individualfrequenz der evozierten Gamma-Aktivität von 47 Hz und 60-jährige eine mittlere Individualfrequenz von 38 Hz.

Topographie Die Gamma-Aktivität war in dieser Studie durch ein topographisches Aktivitätsmaximum über zentralen Hirnarealen gekennzeichnet.

Die Aktivitäten im Alpha- und Gamma-Frequenzbereich unterschieden sich topographisch eindeutig voneinander, was der These widerspricht, die Gamma-Aktivität sei lediglich eine harmonische Oberschwingung der Alpha-Aktivität (Jurgens et al., 1995).

Tendenziell war mit steigendem Alter eine topographische Verschiebung der evozierten Gamma-Aktivität nach frontal erkennbar (Abbildung 28).

Kognitive Korrelate In der Vorstudie waren keine signifikanten Interaktionen der Gamma-Aktivität mit figuralen Parametern wie der Form oder Kollinearität des Zielreizes nachgewiesen worden. In der Hauptstudie zeigte die mittlere evozierte Gamma-Aktivität in dem Zeitfenster zwischen 180 und 240 ms nach Stimuluspräsentation eine signifikante Korrelation mit diesen Parametern. Dabei war die Dreiecksform und das Vorhandensein illusorischer Konturen mit einer höheren Amplitude der mittleren evozierten Gamma-Aktivität verbunden. Demnach spiegelte die Aktivität in diesem Zeitfenster den Prozess der Zielreizdiskriminierung wider.

Auch die frühe evozierte Gamma-Aktivität zeigte einen Zielreizeffekt, wobei hier keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich der figuralen Parameter Form und Kollinearität eruierbar waren. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass sowohl die frühe als auch die mittlere evozierte Gamma-Aktivität Verarbeitungsprozesse des visuellen reizverarbeitenden Systems widerspiegeln.

Unerwarteterweise waren in der Vorstudie keine kognitiven Korrelate der Gamma-Aktivität nachweisbar. Ursache dafür könnte eine weniger sensitive Analyseverfahren gewesen sein. In der Vorstudie wurde für jeden Probanden die Frequenzspur von 40 Hertz zur Analyse der Gamma-Aktivität herangezogen. Wie oben beschrieben, unterliegt jedoch die Individualfrequenz der Gamma-Aktivität einem Alterseinfluss. Um diese potentielle Fehlerquelle zu eliminieren, wurde in der Hauptstudie für jeden Probanden die Individualfrequenz bestimmt und dann diese individuelle Frequenzspur zur weiteren Analyse verwendet. Auf diese Weise wurden in der Hauptstudie präzisere Ergebnisse gewonnen.

Ein zweiter Unterschied zwischen Vor- und Hauptstudie lag in der Art der Stimuluspräsentation begründet. In der Vorstudie wurden die Stimuli lateral gezeigt, während in der Hauptstudie eine zentrale Projektion erfolgte. Da periphere Netzhautareale eine kleinere korrespondierende Neuronenmasse im visuellen Cortex aufweisen, könnte die zentrale Präsentation zu einem besseren Signal-Rauschverhältnis in den EEG-Analysen geführt haben. Dies wird durch die insgesamt höhere Amplitude der evozierten Gamma-Aktivität in der Hauptstudie verglichen mit der Vorstudie bestätigt.

Schwierigkeitsgrad Die Amplitude der frühen und späten evozierten Gamma-Aktivität fiel in dem leichteren ersten Versuchsteil höher als im schwierigeren zweiten Versuchsteil der Hauptstudie aus. Damit wurden die Ergebnisse von Untersuchungen bestätigt, die sich mit dem Zusammenhang zwischen Gamma-Aktivität und dem Schwierigkeitsgrad visueller Reizdiskriminierung befassten (Simos et al., 2002; Senkowski and Herrmann, 2002). Diese hatten gezeigt, dass die Amplitude der frühen evozierten Gamma-Antwort (60 bis 120 ms) mit steigendem Schwierigkeitsgrad absinkt. Die mittlere evozierte Gamma-Aktivität (150 bis 250 ms) zeigte diesen Untersuchungen zufolge jedoch einen umgekehrten Zusammenhang, wobei in der schwierigeren Aufgabenstellung höhere Amplituden messbar waren. Einen weiteren Unterschied zu den hier vorliegenden Ergebnissen bestand darin, dass ein erhöhter Schwierigkeitsgrad mit einer verlängerten Latenzzeit der evozierten Gamma-Aktivität verbunden war. Ein solcher Unterschied hinsichtlich der Latenzzeit zwischen einfacher und schwieriger Aufgabenstellung ließ sich in dieser Studie nicht konstatieren.

Lateralitätseffekte Die laterale Präsentation visueller Stimuli nimmt Einfluss auf die Amplitude der evozierten Gamma-Aktivität (Busch et al., 2004), was in der vorliegenden Arbeit durch eine vergleichende Betrachtung der Vor- und Hauptstudie bestätigt werden konnte. So waren in der Vorstudie bei lateraler Stimuluspräsentation insgesamt niedrigere Amplituden der Gamma-Aktivität als in der Hauptstudie registriert worden, in der alle Stimuli zentral auf dem Bildschirm gezeigt wurden.

Bezogen auf die untersuchten elektrophysiologischen Parameter nahm die laterale Stimuluspräsentation außerdem Einfluss auf frühe EKP-Komponenten wie die P100 und N100. Eine vergleichende Betrachtung beider Hemisphären bei lateraler Präsentation ergab keine Unterschiede hinsichtlich der späten EKP-Komponenten, der Alpha- oder der Gamma-Aktivität.

Funktionelle Bedeutung der Gamma-Aktivität Wie in der Einleitung dargelegt, wurden Aktivitäten im Gamma-Frequenzband bereits mit einer Vielzahl kognitiver Prozesse in Verbindung gebracht. In der vorliegenden Studie wurde ein visuelles Reaktionszeitexperiment durchgeführt, in dem die Probanden Kanizsa-Figuren von Nicht-Kanizsa-Figuren, sowie die Vierecksform von der Dreiecksform unterscheiden mussten, um den Zielreiz detektieren zu können. Verschiedene elektrophysiologische Parameter spiegelten diesen Verarbeitungsprozess wider. Neben den EKP und der Alpha-Aktivität traf dies auch für die frühe und mittlere evozierte Gamma-Aktivität zu. Damit werden die Untersuchungsergebnisse früherer Studien bestätigt, die der Gamma-Aktivität eine funktionelle Bedeutung in der visuellen Perzeption zuschreiben (Tallon et al., 1995; Tallon-Baudry et al., 1996; Herrmann et al., 1999).

Zur Klärung der Frage, wie Gamma-Aktivität innerhalb eines Nervenzellverbandes entsteht, sind elektrophysiologischer Studien allein nicht ausreichend. Untersuchungen auf zellulärer Ebene kommt daher eine wichtige Bedeutung zu. So konnte eine Arbeitsgruppe um Traub et al. (1996) zeigen, dass ein Netzwerk bestehend aus Interneuronen und Pyramidenzellen in der Lage ist, Oszillationen im Gamma-Frequenzband zu generieren. Das vorgestellte theoretische Modell basiert auf Daten neurophysiologischer Studien, die die Eigenschaften der betreffenden neuronalen Zellen näher untersucht haben. Es wurde argumentiert, dass durch die Aktivierung eines Verbandes inhibierender Interneurone paarweise auftretende Spikes in rascher Folge generiert werden, die als Schrittmacher von Pyramidenneuronen fungieren können. Insgesamt resultieren aus der Aktivierung dieses Netzwerkes Gamma-Oszillationen, die über längere Distanzen synchronisiert werden können.

Interessanterweise unterschieden sich die Komponenten der Gamma-Aktivität in der vorliegenden Studie hinsichtlich des Einflusses figuraler Parameter. So zeigte die mittlere evozierte Gamma-Antwort Unterschiede in Bezug auf alle den Zielreiz charakterisierenden Parameter. Die statistische Analyse der frühen evozierten Gamma-Aktivität zeigte hingegen lediglich einen Zielreizeffekt. Eine Unterscheidung bezüglich des Vorhandenseins kollinearere Kanten oder der Form spiegelte sich in dieser frühen Komponente nicht wider. Diese Ergebnisse bestätigen die Meinung einiger Autoren, die in der frühen evozierten Gamma-Aktivität analog zu frühen exogenen EKP-Komponenten ein grundlegendes sensorisches Phänomen sehen und erst späteren Gamma-Antworten eine Rolle innerhalb kognitiver Prozesse zuschreiben (Karakas and Basar, 1998).

11 Zusammenfassung

Für die vorliegende Studie wurden insgesamt 52 Probanden rekrutiert, die an einem visuellen Reaktionszeitexperiment teilnahmen. Als visuelle Stimuli wurden sogenannte „Kanizsa“-Figuren benutzt, die durch illusionäre Konturen gekennzeichnet sind. Variiert wurden Form und Kollinearität der präsentierten visuellen Reize. Die Probanden hatten die Aufgabe, per Tastendruck auf einen vorgegebenen visuellen Zielreiz zu reagieren. An einer Vorstudie nahmen 12 Probanden zwischen 30 und 50 Jahren teil, deren Ergebnisse im „International Journal of Psychophysiology“ publiziert wurden (Böttger et al., 2002).

An der anschließenden Hauptstudie nahmen 40 Probanden eines erweiterten Altersspektrums zwischen 20 und 60 Jahren teil. Vor dem Experiment wurden mit Hilfe eines Fragebogens demographische Daten, wie beispielsweise das Geschlecht, das Alter oder der Ausbildungsstand der Probanden erhoben. Während des Experimentes wurde ein 32-Kanal-Elektroencephalogramm (EEG) abgeleitet. Zusätzlich wurden behaviourale Daten in Form von Reaktionszeiten und Fehlerraten registriert. Nach Abschluss des Experimentes wurden basierend auf den EEG-Daten verschiedene elektrophysiologische Parameter errechnet, insbesondere die ereigniskorrelierten Potentiale (EKP), sowie Aktivitäten im Alpha- und Gamma-Frequenzbereich. Es erfolgte eine statistische Analyse aller Parameter hinsichtlich des Einflusses demographischer Faktoren und figuraler Charakteristika der visuellen Stimuli.

11.1 Einfluss demographischer Faktoren

In Bezug auf die behaviouralen Daten war mit steigendem Alter eine signifikante Verlängerung der Reaktionszeit und eine Erhöhung der Fehlerrate zu verzeichnen. Probanden mit einem höheren Schulabschluss und Erfahrung im Umgang mit dem Computer wiesen kürzere Reaktionszeiten auf.

Die evozierten Potentiale zeigten ebenfalls altersabhängige Modulationen. Die Latenzzeiten der N200 und P300 verlängerten sich mit zunehmendem Alter. Die Amplitude dieser beiden Komponenten verhielten sich jedoch gegensinnig, wobei die Amplitude der N200 mit steigendem Alter stieg, und die Amplitude der P300 sank.

Die evozierte Alpha-Aktivität zeigte tendenziell eine nichtlineare Beziehung zwischen Alter und

Amplitude. Dabei war die Amplitude in einem Bereich zwischen 30 und 40 Jahren maximal ausgeprägt und fiel mit weiter steigendem Alter wieder ab. In der Tendenz zeigte die Amplitude der evozierten Gamma-Aktivität ein ähnliches Verhalten. Die maximale Ausprägung lag ebenfalls in der Altersgruppe der 30- bis 40-Jährigen.

Die Individualfrequenzen der Alpha- und Gamma-Aktivitäten nahmen mit steigendem Alter ab. Die Tageszeit, der Zeitpunkt im Menstruationszyklus, das Ausmaß der sportlichen Aktivität, sowie das Geschlecht der Probanden hatten keinen nachweisbaren Einfluss auf die in dieser Arbeit untersuchten Parameter.

11.2 Topographie

Die evozierte Alpha-Aktivität besaß ein okzipitales Aktivitätsmaximum. Im Gegensatz dazu war die evozierte Gamma-Aktivität über zentralen Elektrodenpositionen maximal ausgeprägt und zeigte mit steigendem Alter tendenziell eine Verschiebung nach frontal.

11.3 Kognitive Korrelate

Die in dieser Untersuchung gewonnenen behaviouralen Daten zeigten das typische Muster einer Zielreiz-Diskriminierungs-Aufgabe. Dabei war der Zielreiz mit einer verlängerten Reaktionszeit und einer höheren Fehlerrate verbunden.

Eine Diskriminierung der Form des visuellen Zielreizes erfolgte zwischen 80 und 120 ms nach Stimuluspräsentation und wurde erstmalig in der Komponente P100 evident. Spätere Komponenten der EKP wie N100, N200 oder P300 zeigten statistisch signifikante Unterschiede für beide den Zielreiz charakterisierenden figuralen Parameter, die Form und die Kollinearität.

Kanizsa-Figuren waren mit einer höheren Amplitude der evozierten Alpha- Aktivität verbunden als Nicht-Kanizsa-Figuren.

Die frühe evozierte Gamma-Aktivität ließ einen Zielreiz-Effekt erkennen, wobei der Zielreiz mit höheren Amplituden verbunden war als die Distraktoren. Die mittlere evozierte Gamma-Aktivität zeigte zusätzlich signifikante Unterschiede in Bezug auf die figuralen Parameter der visuellen Stimuli Form und Kollinearität. Damit spiegelten beide Komponenten Prozesse des visuellen reiz-

verarbeitenden Systems wider. Möglicherweise repräsentiert die frühe evozierte Gamma-Aktivität analog zu den exogenen EKP-Komponenten grundlegende sensorische Verarbeitungsprozesse. Im Gegensatz dazu zeigte die mittlere evozierte Gamma-Aktivität Parallelen zu komplexeren kognitiven Verarbeitungsmechanismen.

11.4 Einfluss des Schwierigkeitsgrades der Aufgabenstellung

Der zweite Versuchsteil der Hauptstudie wies einen höheren Schwierigkeitsgrad als der erste Versuchsteil auf, was sich in verlängerten Reaktionszeiten und höheren Fehlerraten widerspiegelte. Ein erhöhter Schwierigkeitsgrad war mit einer Abnahme der Amplitude der N100 und der P300 verbunden. Im Gegensatz dazu fiel die Amplitude der N200 in der schwierigeren Aufgabenstellung höher aus. Die Latenz aller EKP-Komponenten stieg mit steigendem Schwierigkeitsgrad. Die evozierte Alpha-Aktivität wies eine verlängerte Latenzzeit und höhere Amplitude im Falle des geringeren Schwierigkeitsgrades auf. Die frühe und späte evozierte Gamma-Aktivität war ebenfalls durch eine höhere Amplitude in der einfacheren Aufgabenstellung gekennzeichnet.

11.5 Schlussfolgerung

Der Beweggrund zur Durchführung der vorliegenden Studie bestand darin, den Einfluss demographischer Faktoren, insbesondere des Alters, auf hochfrequente Aktivitäten im EEG näher zu untersuchen.

Basierend auf den Analyseergebnissen der vorliegenden EEG-Daten lässt sich feststellen, dass zwischen dem Alter und der Amplitude der evozierten Gamma-Aktivität kein linearer Zusammenhang besteht. Tendenziell war ein nichtlinearer Zusammenhang mit einem Aktivitätsmaximum in der Altersgruppe zwischen 30 und 40 Jahren nachzuweisen.

Alle hier untersuchten elektrophysiologischen Parameter, die EKP, die Alpha- und Gamma-Aktivität, spiegelten Zielreizdiskriminierungsprozesse des visuellen Systems wider und besitzen damit möglicherweise Bedeutung innerhalb kognitiver Funktionen.

Der Schwierigkeitsgrad der Aufgabenstellung beeinflusste die Ausprägung der EKP, sowie der evozierten Alpha- und Gamma-Aktivität nachweislich.

Zukünftige Studien, die sich mit hochfrequenten Aktivitäten im EEG befassen, sollten bei der Versuchsplanung Einflussfaktoren wie das Alter der Probanden, die Art der Stimuluspräsentation und den Schwierigkeitsgrad der Aufgabenstellung genau berücksichtigen und in die Datenanalyse und Interpretation mit einbeziehen.

12 Glossar

- ANOVA – Varianzanalyse
- EEG – Elektroenzephalogramm
- EKP – Ereigniskorreliertes Potential
- EMG – Elektromyogramm
- EOG – Elektrookulogramm (H: horizontal, V: vertikal)
- EPSP – Erregendes postsynaptisches Potential
- IPSP – Inhibierendes postsynaptisches Potential
- KD – Kanizsa-Dreieck
- KQ – Kanizsa-Quadrat
- ND – Nicht-Kanizsa-Dreieck
- NQ – Nicht-Kanizsa-Quadrat
- P100, N100, N200, P300 – Komponenten des EKP
- ROI – Region of Interest

A Anhang 1 - Fragebogen zum Experiment

Die folgenden Daten sind zur Auswertung des Versuches notwendig. Sie werden getrennt vom Namen der Probanden aufbewahrt.

- | | |
|--|--|
| 1. Ausbildung: | Anzahl der Schuljahre: |
| | [...] Hauptschule |
| | [...] Realschule |
| | [...] Abitur |
| | [...] Lehre |
| | [...] Studium |
| 2. Derzeitiger Beruf: | |
| 3. Lesen Sie gern: | [...] Ja [...] Nein |
| 4. Lösen Sie gern Kreuzwörter: | [...] Ja [...] Nein |
| 5. Arbeiten Sie häufig mit dem Computer: | [...] Ja [...] Nein |
| 6. Spielen Sie gern Computerspiele: | [...] Ja [...] Nein |
| 7. Sportlich aktiv: | welche Sportart: |
| | wie oft : |
| | [...] seltener als einmal pro Monat |
| | [...] einmal pro Monat |
| | [...] einmal pro Woche |
| | [...] mehrmals pro Woche |
| 8. Beginn der letzten Regel: | |
| 9. Medikamente: | welches: |
| | wie oft: morgens: [...] mittags: [...] abends: [...] |
| | welches: |
| | wie oft: morgens: [...] mittags: [...] abends: [...] |
| | welches: |
| | wie oft: morgens: [...] mittags: [...] abends: [...] |

B Anhang 2 - Versuchsanleitung

Instruktionen zum "KanAge" – Experiment

Herzlich willkommen zu diesem Experiment! Im folgenden werden Sie vier verschiedene Bilder sehen (Wie die in der untenstehenden Abbildung) und müssen entscheiden, ob das gezeigte Bild ein Kanizsa–Dreieck ist, oder nicht. Wenn Sie entschieden haben, daß es sich um ein solches Dreieck handelt, drücken Sie bitte die rechte Taste, wenn Sie meinen, daß es sich um ein anderes der gezeigten Bilder handelt, drücken Sie bitte die linke Taste. Es ist sehr wichtig, daß ihr Blick immer auf das kleine schwarze Kreuz in der Mitte des Bildschirms gerichtet bleibt. Sie sollten außerdem versuchen, so selten wie möglich zu blinzeln, wenn nötig am besten nur nachdem Sie die Taste gedrückt haben. Der Versuch besteht aus vier Blöcken, zwischen denen Sie eine kurze Pause machen können, und dauert etwa 40 Minuten. Wir bitten Sie darum, möglichst schnell und genau zu antworten. Vielen Dank!



Abbildung 34: Exemplarische Abbildung einer Anleitung für den ersten Versuchsteil der Hauptstudie.

C Literaturverzeichnis

Literatur

- Adrian, E. (1942): Olfactory reactions in the brain of the hedgehog. *Journal of Physiology*, 100, 459–73.
- Anderer, P., Pascual-Marqui, R. D., Semlitsch, H. V. and Saletu, B. (1998): Differential effects of normal aging on sources of standard N1, target N1 and target P300 auditory event-related brain potentials revealed by low resolution electromagnetic tomography (LORETA). *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 108, 160–174.
- Anokhin, A. P. (1988): The sources of individual variability of the human EEG. In: *Individual psychological differences and electric activity of the human brain*. Nauka, Moscow: Rusalov, V. -M.
- Baker, S. N., Kilner, J. M., Pinches, E. M. and Lemon, R. N. (1999): The role of synchrony and oscillations in the motor output. *Experimental Brain Research*, 128, 109–117.
- Basar, E., Schürmann, M., Basar-Eroglu, C. and Karakas, S. (1997): Alpha oscillations in brain functioning: an integrative theory. *International Journal of Psychophysiology*, 26, 5–29.
- Basar-Eroglu, C., Strüber, D., Schürmann, M., Stadler, M. and Basar, E. (1996): Gamma-band responses in the brain: a short review of psychophysiological correlates and functional significance. *International Journal of Psychophysiology*, 24, 101–12.
- Berger, H. (1929): Über das Elektroencephalogramm des Menschen. *Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten*, 87, 527–70.
- Bertrand, O. and Tallon-Baudry, C. (2000): Oscillatory gamma activity in humans: a possible role for object representation. *International Journal of Psychophysiology*, 38, 211–223.
- Birbaumer, N. and Schmidt, R. (1996): *Biologische Psychologie*. Heidelberg: Springer Verlag.
- Black, J. E., Isaacs, K. R. and Greenough, W. T. (1991): Usual versus successful aging: some notes on experiential factors. *Neurobiology of Aging*, 12, 325–28.

- Böttger, D., Herrmann, C. S. and von Cramon, D. Y. (2002): Amplitude differences of evoked alpha and gamma oscillations in two different age groups. *International Journal of Psychophysiology*, 45(3), 245–251.
- Botvinick, M.-M., Cohen, J.-D. and Carter, C.-S. (2004): Conflict monitoring and anterior cingulate cortex: an update. *Trends in Cognitive Science*, 8(12), 539–46.
- Boyer, J. J., Montarom, M. F., Vahnee, J. M., Albert, M. P. and Rougeul, A. (1987): Anatomical localization of cortical beta rhythms in cat. *Neuroscience*, 64, 903–14.
- Breton, F., Ritter, W., Simson, R. and Vaughan, H. G. (1988): The N2 component elicited by stimulus matches and multiple targets. *Biological Psychology*, 27, 23–44.
- Büchel, C. and Friston, K. J. (1997): Modulation of connectivity in visual pathways by attention: cortical interactions evaluated with structural equation modelling and fMRI. *Cerebral Cortex*, 7, 768–78.
- Burle, B. and Bonnet, M. (2000): High-speed memory scanning: A behavioural argument for a serial oscillatory model. *Cognitive Brain Research*, 9, 327–37.
- Busch, N., Debener, S., Kranczisch, C., Engel, A. K. and Herrmann, C. S. (2004): Size matters: Effects of stimulus size, duration and eccentricity on the visual gamma-band response. *Clinical Neurophysiology*, 115, 1810–20.
- Connor, J. R., Diamond, M. C. and Johnson, R. E. (1980): Aging and environmental influences on two types of dendritic spines in rat occipital cortex. *Experimental Neurology*, 70, 371–79.
- Courchesne, E., Hillyard, S. A. and Galambos, R. (1975): Stimulus novelty, task relevance and the visual evoked potential in man. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 39, 131–43.
- Court, J. A., Perry, E. K., Johnson, M., Piggott, M. A., Kerwin, J. A., Perry, R. H. and Ince, P. G. (1993): Regional patterns of cholinergic and glutamate activity in the developing and aging human brain. *Developmental Brain Research*, 74(1), 73–82.

- Coyle, J. T. (348): Use it or lose it - do effortful mental activities protect against dementia ? *New England Journal of Medicine*, 2003, 2489–90.
- Creutzfeldt, O. D. and Kuhnt, U. (1967): The visual evoked potential: Physiological, developmental and clinical aspects. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 26(Suppl.), 29–41.
- Croft, R. J. and Barry, R. J. (2000): Removal of ocular artifact from the EEG: a review. *Clinical Neurophysiology*, 30(1), 5–19.
- Csibra, G., Davis, G., Spratling, M. W. and Johnson, M. H. (2000): Gamma oscillations and object processing in the infant brain. *Science*, 290, 1582–85.
- Dalebout, S. D. and Robey, R. R. (1997): Comparison of the intersubject and intrasubject variability of exogenous and endogenous auditory evoked potentials. *Journal of the American Academy of Audiology*, 8, 342–54.
- Donchin, E. and Coles, M. G. H. (1988): Is the P300 component a manifestation of context updating ? *Behavioural and Brain Sciences*, 11, 357–374.
- Donchin, E., Ritter, W. and McCallum, C. (1978): Cognitive psychophysiology: The endogenous components of the ERP. In: *Event-related brain potentials in man*. New York: Academic Press.
- Eckhorn, R., Frien, A., Bauer, R., Woelbern, A. and Kehr, H. (1993): High frequency (60-90Hz) oscillations in primary visual cortex of awake monkey. *NeuroReport*, 4, 243–46.
- Elton, M., Schandry, R. and Sparrer, B. (1983): A comparative investigation of ERP components and the SCR in a habituation and dishabituation paradigm. *International Journal of Neuroscience*, 22, 55–62.
- Engel, A. K. (1996): Prinzipien der Wahrnehmung: Das visuelle System. In: *Kopf-Arbeit. Gehirnfunktionen und kognitive Leistungen*. Spektrum Verlag.
- Engel, A. K., König, P. and Singer, W. (1991a): Interhemispheric synchronization of oscillatory neuronal responses in cat visual cortex. *Science*, 252, 1177–79.

- Engel, A. K., Kreiter, A. K., König, P. and Singer, W. (1991b): Synchronization of oscillatory neuronal responses between striate and extrastriate visual cortical areas of the cat. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 88, 6048–52.
- Engel, A. K., Roelfsema, P. R., König, P. and Singer, W. (1997): *Neurophysiological relevance of time*. Berlin: Springer Verlag.
- Fabiani, M., Gratton, G. and Coles, M. G. H. (2000): *Event-related brain potentials*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Farmer, S. F. (1998): Rhythmicity, synchronization and binding in human and primate motor systems. *Journal of Physiology*, 509(1), 3–14.
- Freeman, W. (1975): *Mass action in the nervous system*. New York: Academic Press.
- Friedman, D., Cycowicz, Y. M. and Gaeta, H. (2001): The novelty p3: an event-related brain potential (ERP) sign of the brain's evaluation of novelty. *Biobehavioral Reviews*, 25, 355–73.
- Friedman, D., Kazmerski, V. and Fabiani, M. (1997): An overview of age-related changes in the scalp distribution of P3b. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 104(6), 498–513.
- Frodl, T., Juckel, G., Gallinat, J., Bottlender, R., Riedel, M., Preuss, U., Möller, H. J. and Hegerl, U. (2000): Dipole localization of P300 and normal aging. *Brain Topography*, 13(1), 3–9.
- Fuster, J. M. (1997): Network memory. *Trends in Neuroscience*, 20(10), 451–59.
- Galambos, R. (1992): *A comparison of certain gamma band (40-Hz) brain rhythms in cat and man. Induced rhythms in the brain*. Boston: Birkhäuser.
- Gallinat, J., Winterer, G., Herrmann, C. S. and Senkowski, D. (2004): Reduced oscillatory gamma responses in unmedicated schizophrenic patients indicate impaired frontal network processing. *Clinical Neurophysiology*, 115(8), 1863–74.
- Ge, Y., Grossman, R. I., Babb, J. S., Rabin, M. L., Mannon, L. J. and Kolson, D. L. (2002): Age-related total gray matter and white matter changes in normal adult brain. part ii: quantitative

- magnetization transfer ratio histogram analysis. *American Journal of Neuroradiology*, 23(8), 1334–41.
- Gilmore, R. (1995): Evoked potentials in the elderly. *Journal of Clinical Neurophysiology*, 12, 132–8.
- Gray, C. M. (1999): The temporal correlation hypothesis of visual feature integration: still alive and well. *Neuron*, 24, 31–47.
- Gray, C. M., König, P., Engel, A. K. and Singer, W. (1989): Oscillatory response in the cat visual cortex exhibit intercolumnar synchronization which reflects global stimulus properties. *Nature*, 338, 334–37.
- Gray, C. M. and Singer, W. (1989): Stimulus-specific neuronal oscillations in orientation columns of cat visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 86, 1698–1702.
- Grice, S. J., Spratling, M. W., Karmiloff-Smith, A., Halit, H., Csibra, G., De Haan, M. and Johnson, M. H. (2001): Disordered visual processing and oscillatory brain activity in autism and Williams syndrome. *NeuroReport*, 12(12), 2697–2700.
- Gruber, T., Müller, M. M., Keil, A. and Elbert, T. (1999): Selective visuo-spatial attention alters induced gamma band responses in the human EEG. *Clinical Neurophysiology*, 110, 2074–85.
- Haig, A. R., Gordon, E., De Pascalis, V., Meares, R. A., Bahramali, H. and Harris, A. (2000): Gamma activity in schizophrenia: evidence of impaired network binding ? *Clinical Neurophysiology*, 111, 1461–68.
- Hansen, J. C. and Hillyard, S. A. (1980): Endogenous brain potentials associated with selective auditory attention. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 49, 277–90.
- Hedden, T. and Gabrieli, D. E. (2004): Insights into the ageing mind: a view from cognitive neuroscience. *Nature Reviews Neuroscience*, 5, 87–97.
- Herculano-Houzel, S., Munk, M. J. H., Neuenschwander, S. and Singer, W. (1999): Precisely synchronized oscillatory firing patterns require electroencephalographic activation. *The Journal of Neuroscience*, 19(10), 3992–4010.

- Herrmann, C. S. and Bosch, V. (2001): Gestalt perception modulates early visual processing. *NeuroReport*, 12(5), 901–904.
- Herrmann, C. S. and Knight, R. T. (2001): Mechanisms of human attention: event-related potentials and oscillations. *Neuroscience and Biobehavioural Reviews*, 25, 465–76.
- Herrmann, C. S. and Mecklinger, A. (1999): Target gamma response in visual ERPs. *Psychophysiology*, 36, S59.
- Herrmann, C. S. and Mecklinger, A. (2000): Magnetoencephalographic responses to illusory figures: early evoked gamma is affected by processing of stimulus features. *International Journal of Psychophysiology*, 38, 265–81.
- Herrmann, C. S. and Mecklinger, A. (2001): Gamma activity in human EEG is related to high-speed memory comparisons during object selective attention. *Visual Cognition*, 8, 593–608.
- Herrmann, C. S., Mecklinger, A. and Pfeifer, E. (1999): Gamma responses and ERPs in a visual classification task. *Clinical Neurophysiology*, 110, 636–42.
- Hoffman, J. E., Houck, M. R., MacMillan, F. W., Simons, R. F. and Oatman, L. C. (1985): Event-related potentials elicited by automatic targets: a dual-task analysis. *Journal of Experimental Psychology - Human Perception and Performance*, 11(1), 50–61.
- Hopf, J. M., Vogel, E., Woodman, G., Heinze, H. J. and Luck, S. J. (2002): Localizing visual discrimination processes in time and space. *Journal of Neurophysiology*, 88, 2088–95.
- Jasper, H. H. (1958): The ten-twenty electrode system of the international federation. *Journal of Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 20, 371–75.
- Jensen, O. and Lisman, J. (1998): An oscillatory short-term memory buffer model can account for data on the Sternberg task. *Journal of Neuroscience*, 18(24), 10688–99.
- Johannes, S., Münte, T. F., Heinze, H. J. and Mangun, G. R. (1995): Luminance and spatial attention effects on early visual processing. *Cognitive Brain Research*, 2, 198–205.
- Jurgens, E., Rosler, F., Henninghausen, E. and Heil, M. (1995): Stimulus-induced gamma oscillations: harmonics of alpha activity? *Neuroreport*, 6, 813–6.

- Kandel, E. R., Schwartz, J. H. and Jessell, T. M. (1995): *Neurowissenschaften - Eine Einführung*. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- Kaneda, Y., Ikuta, T., Nakayama, H., Kagawa, K. and Furuta, N. (1997): Visual evoked potential and electroencephalogram of healthy females during the menstrual cycle. *The journal of medical investigation*, 44, 41–46.
- Kanizsa, G. (1976): Subjective contours. *Scientific American*, 234(4), 48–52.
- Karakas, S. and Basar, E. (1998): Early gamma response is sensory in origin: a conclusion based on cross-comparison of results from multiple experimental paradigms. *International Journal of Psychophysiology*, 31(1), 13–31.
- Keil, A., Müller, M. M., Ray, W. J., Gruber, T. and Elbert, T. (1999): Human gamma band activity and perception of a Gestalt. *The Journal of Neuroscience*, 19(16), 7152–61.
- Kirschfeld, K. (1992): Oscillations in the insect brain: do they correspond to the cortical gamma wave of vertebrates? *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 89(4764-68).
- Klimesch, W., Doppelmayr, M., Russegger, H., Pachinger, T. and Schwaiger, J. (1998): Induced alpha band power changes in human EEG and attention. *Neuroscience Letters*, 244, 73–76.
- Klistorner, A. I. and Graham, S. L. (2001): Electroencephalogram-based scaling of multifocal visual evoked potentials: effect on intersubject amplitude variability. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 42, 2145–52.
- Knott, V., Bradford, L., Dulude, L., Millar, A., Alwahabi, F., Lau, T., Shea, C. and Wiens, A. (2003): Effects of stimulus modality and response mode on the P300 event-related potential differentiation of young and elderly adults. *Clinical Electroencephalography*, 34, 182–90.
- Kojo, I., Liinasuo, M. and Rovamo, J. (1993): Spatial and temporal properties of illusory figures. *Vision Research*, 33, 897–901.
- Kolev, V., Yordanova, J., Basar-Eroglu, C. and Basar, E. (2002): Age effects on visual EEG responses reveal distinct frontal alpha networks. *Clinical Neurophysiology*, 113, 901–10.

- Kreiter, A. K. and Singer, W. (1992): Oscillatory neuronal responses in the visual cortex of the awake macaque monkey. *European Journal of Neuroscience*, 4, 369–75.
- Kreiter, A. K. and Singer, W. (1996): Stimulus-dependent synchronization of neuronal responses in the visual cortex of the awake macaque monkey. *The Journal of Neuroscience*, 16, 2381–96.
- Kutas, M., Iragui, V. and Hillyard, S. A. (1994): Effects of aging on event-related brain potentials (ERPs) in a visual detection task. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 92, 126–39.
- Ladouceur, C.-D., Dahl, R.-E. and Carter, C.-S. (2004): ERP correlates of action monitoring in adolescence. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1021, 329–36.
- Lisman, J. E. and Idiart, M. A. (1995): Storage of 7 ± 2 short-term memories in oscillatory sub-cycles. *Science*, 267, 1512–15.
- Llinas, R. and Ribary, U. (1993): Coherent 40-Hz oscillation characterizes dream state in humans. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 90, 2078–81.
- Loveless, N. E. (1986): Potentials evoked by temporal deviance. *Biological Psychology*, 22(2), 149–67.
- Luck, S. J., Heinze, H. J., Mangun, G. R. and Hillyard, S. A. (1990): Visual event-related potentials index focused attention within bilateral stimulus arrays: II. functional dissociation of P1 and N1 components. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 75(6), 528–42.
- Luck, S. J., Woodman, G. F. and Vogel, E. K. (2000): Event-related potential studies of attention. *Trends in Cognitive Science*, 4(11), 432–440.
- Lutzenberger, W., Pulvermüller, F. and Birbaumer, N. (1994): Words and pseudowords elicit distinct patterns of 30-Hz EEG responses in humans. *Neuroscience Letters*, 176(1), 115–8.
- Lutzenberger, W., Pulvermüller, F., Elbert, T. and Birbaumer, N. (1995): Visual stimulation alters local 40 Hz responses in humans: an EEG study. *Neuroscience Letters*, 183, 1–4.
- Madden, D. J., Whiting, W. L., Provenzale, J. M. and Huettel, S. A. (2004): Age-related changes in neural activity during visual target detection measured by fMRI. *Cerebral Cortex*, 14(2), 143–55.

- Madler, C., Keller, I., Schwender, D. and Pöppel, E. (1991): Sensory information processing during general anaesthesia: effects of isoflurane on auditory evoked neuronal oscillations. *British Journal of Anaesthesia*, 66, 81–87.
- Madler, C. and Pöppel, E. (1987): Auditory evoked potentials indicate the loss of neuronal oscillations during general anaesthesia. *Naturwissenschaften*, 74, 42–43.
- Magliero, A., Bashore, T. R., Coles, M. G. and Donchin, E. (1984): On the dependence of P300 latency on stimulus evaluation process. *Psychophysiology*, 21(2), 171–186.
- Maurer, K., Lowitzsch, K. and Stöhr, M. (1988): *Evozierte Potentiale: Atlas mit Einführungen*. Stuttgart: Enke.
- McCarthy, G. and Donchin, E. (1981): A metric for thought: A comparison of P300 latency and reaction time. *Science*, 211, 77–79.
- Milham, M.-P., Erickson, K.-I., Banich, M.-T., Kramer, A.-F., Webb, A., Wszalek, T. and Cohen, N.-J. (2002): Attentional control in the aging brain: insights from an fMRI study of the stroop task. *Brain and Cognition*, 49(3), 277–96.
- Milner, P. M. (1974): A model for visual shape recognition. *Psychological Review*, 81, 521–35.
- Miltner, W. H. R., Braun, C., Arnold, M., Witte, H. and Traubs, E. (1999): Coherence of gamma-band EEG activity as a basis for associative learning. *Nature*, 397, 434–36.
- Müller, M. M. (2000): Hochfrequente oszillatorische Aktivitäten im menschlichen Gehirn. *Zeitschrift für Experimentelle Psychologie*, 47(4), 231–252.
- Müller, M. M., Bosch, J., Elbert, T., Kreiter, A., Valdes Sosa, M., Valdes Sosa, P. and Rockstroh, B. (1996): Visually induced gamma-band responses in human electroencephalographic activity - a link to animal studies. *Experimental Brain Research*, 112, 96–102.
- Müller, M. M., Elbert, T. and Rockstroh, B. (1997a): Visuell induzierte Gammabandaktivität im menschlichen EEG-Ausdruck corticaler Reizpräsentation ? *Zeitschrift für Experimentelle Psychologie*, 44(1), 186–212.

- Müller, M. M., Gruber, T., Keil, A. and Elbert, T. (2000): Modulation of induced gamma band activity in human EEG by attention and visual processing. *International Journal of Psychophysiology*, 38(3), 283–300.
- Müller, M. M., Junghöfer, M., Elbert, T. and Rockstroh, B. (1997b): Visually induced gamma-band responses to coherent and incoherent motion: a replication study. *NeuroReport*, 8, 2575–79.
- Murthy, V. N. and Fetz, E. E. (1992): Coherent 25- to 35-Hz oscillations in the sensorimotor cortex of awake behaving monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 89, 5670–4.
- Myerson, J., Hale, S., Wagstaff, D., Poon, L. W. and Smith, G. A. (1990): The informational-loss model: a mathematical theory of age-related cognitive slowing. *Psychological Review*, 97(4), 475–87.
- Naumann, E., Huber, C., Maier, S., Plihal, W., Wustmanns, A., Diedrich, O. and Bartusek, D. (1992): The scalp topography of P300 in the visual and auditory modalities: a comparison of three normalization methods and the control of statistical type ii error. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 83, 254–64.
- Neundörfer, B. (1995): *Das EEG in der ärztlichen Praxis*. Stuttgart: Gustav Fischer.
- Okusa, M., Shiraishi, T., Kubo, T. and Nageishi, Y. (1999): Effects of discrimination difficulty on cognitive event-related brain potentials in patients with cochlear implants. *Otolaryngology and head and neck surgery*, 121, 610–15.
- Palmer, B., Nasman, V. T. and Wilson, G. F. (1994): Task decision difficulty: effects on ERPs in a same-different letter classification task. *Biological Psychology*, 38(2-3), 199–214.
- Pfurtscheller, C. and Neuper, C. (1992): Simultaneous EEG 10 Hz desynchronization and 40 Hz synchronization during finger movements. *NeuroReport*, 3, 1057–60.
- Polich, J. (1987): Task difficulty, probability, and inter-stimulus interval as determinants of p300 from auditory stimuli. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 68(4), 311–20.
- Polich, J. (1996): Meta-analysis of P300 normative aging studies. *Psychophysiology*, 33, 334–353.

- Polich, J. (1997a): EEG and ERP assessment of normal aging. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 104, 244–56.
- Polich, J. (1997b): On the relationship between EEG and P300: individual differences, aging and ultradian rhythms. *International Journal of Psychophysiology*, 26, 299–317.
- Polich, J. and Kok, A. (1995): Cognitive and biological determinants of P300: an integrative review. *Biological Psychology*, 41, 103–146.
- Pomerantz, J. R. (1983): Global and local precedence: selective attention in form and motion preception. *Journal of Experimental Psychology - General*, 112, 516–540.
- Posner, M. I. (1980): Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 32, 3–25.
- Pulvermüller, F. (1999): Words in the brain's language. *Behavioural and Brain Sciences*, 2, 253–336.
- Pulvermüller, F., Lutzenberger, W., Preissl, H. and Birbaumer, N. (1995): Spectral responses in the gamma-band: physiological signs of higher cognitive processes. *Neuroreport*, 6, 2059–64.
- Ravden, D. and Polich, J. (1998): Habituation of P300 from visual stimuli. *International Journal of Psychophysiology*, 30, 359–65.
- Ribary, U., Ioannides, A. A., Singh, K. D., Hasson, R., Bolton, J. P., Lado, F., Mogilner, A. and Llinas, R. (1991): Magnetic field tomography of coherent thalamocortical 40-Hz oscillations in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 88(24), 11037–41.
- Ritter, W., Simson, R. and Vaughan, H. G. (1983): Event-related potential correlates of two stages of information processing in physical and semantic discrimination tasks. *Psychophysiology*, 20(2), 168–79.
- Ritter, W., Simson, R. and Vaughan, H. G. (1988): Effects of the amount of stimulus information processed on negative event-related potentials. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 69(3), 244–58.

- Ritter, W., Simson, R., Vaughan, H. G. and Friedman, D. (1979): A brain event related to the making of a sensory discrimination. *Science*, 203(4387), 1358–61.
- Ritter, W., Simson, R., Vaughan, H. G. and Macht, M. (1982): Manipulation of event-related potential manifestations of information processing stages. *Science*, 218(4575), 909–11.
- Rodriguez, E., George, N., Lachaux, J. P., Martinerie, J., Renault, B. and Varela, F. J. (1999): Perception's shadow: long distance synchronization of human brain activity. *Nature*, 397, 430–33.
- Roelfsema, P. R., Engel, A. K., König, P. and Singer, W. (1997): Visuomotor integration is associated with zero time-lag synchronization among cortical areas. *Nature*, 385, 157–61.
- Salenius, S., Salmelin, R., Neuper, C., Pfurtscheller, G. and Hari, R. (1996): Human cortical 40 Hz rhythm is closely related to EMG rhythmicity. *Neuroscience Letters*, 213, 75–78.
- Schütt, A. and Basar, E. (1992): The effects of acetylcholine, dopamine and noradrenaline on the visceral ganglion of *Helix pomatia*. II. stimulus evoked field potentials. *Comparative Biochemistry and Physiology C*, 102, 169–76.
- Senkowski, D. and Herrmann, C. S. (2002): Effects of task difficulty on evoked gamma activity and ERPs in a visual discrimination task. *Clinical Neurophysiology*, 113, 1742–53.
- Sewards, T. V. and Sewards, M. A. (1999): Alpha-band oscillations in visual cortex: part of the neural correlate of visual awareness ? *International Journal of Psychophysiology*, 32, 35–45.
- Shibata, T., Shimoyama, I., Ito, T., Abla, D., Iwasa, H., Koseki, K., Yamanouchi, N., Sato, T. and Nakajima, Y. (1999): Attention changes peak latency of the visual gamma-band oscillation of the EEG. *NeuroReport*, 10, 1167–70.
- Simos, P. G., Papanikolaou, E., Sakkalis, E. and Micheloyannis, S. (2002): Modulation of gamma-band spectral power by cognitive task complexity. *Brain Topography*, 14, 191–96.
- Singer, W. (1996): *Neuronal synchronization: a solution to the binding problem. The mind-brain continuum.* Cambridge: MIT Press.

- Stam, C. J., van Cappellen van Walsum, A. M., Pijnenburg, Y. A., Berendse, H. W., de Munck, J. C., Scheltens, P. and van Dijk, B. W. (2002): Generalized synchronization of MEG recordings in Alzheimer's disease: evidence for involvement of the gamma band. *Journal of Clinical Neurophysiology*, 19(6), 562–74.
- Stancak, A. J. and Pfurtscheller, G. (1996): The effects of handedness and type of movement on the contralateral preponderance of mu-rhythm desynchronisation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 99, 174–82.
- Stancak, A. J. and Pfurtscheller, G. (1997): Effects of handedness on movement-related changes of central beta rhythms. *Journal of Clinical Neurophysiology*, 14, 419–28.
- Sutton, S., Braren, M., Zubin, J. and John, E. R. (1965): Evoked-potential correlates of stimulus uncertainty. *Science*, 150, 1187–88.
- Tachibana, H., Aragane, K. and Sugita, M. (1996): Age related changes in event-related potentials in visual discrimination tasks. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 100, 299–309.
- Tallon, C., Bertrand, O., Bouchet, P. and Pernier, J. (1995): Gamma-range activity evoked by coherent visual stimuli in humans. *European Journal of Neuroscience*, 7, 1285–91.
- Tallon-Baudry, C. and Bertrand, O. (1999): Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. *Trends in Neuroscience*, 3(4), 151–162.
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Delpuech, C. and Pernier, J. (1996): Stimulus specificity of phase-locked and non-phase-locked 40 Hz responses in human. *The Journal of Neuroscience*, 16(13), 4240–49.
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Delpuech, C. and Pernier, J. (1997): Oscillatory gamma band (30-70Hz) activity induced by a visual search task in humans. *Journal of Neuroscience*, 17, 722–34.
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Peronnet, F. and Pernier, J. (1998): Induced gamma-band activity during the delay of a visual short-term memory task in humans. *The Journal of Neuroscience*, 18, 4244–54.

- Teichner, W. H. and Krebs, M. J. (1974): Laws of visual choice reaction time. *Psychological Review*, 81(1), 75–98.
- Tiitinen, H., Sinkkonen, J., Reinikainen, K., Alho, K., Lavikainen, J. and Näätänen, R. (1993): Selective attention enhances auditory 40-Hz transient response in humans. *Nature*, 364, 59–60.
- Traub, R. D., Whittington, M. A., Stanford, I. M. and Jefferys, G. R. (1996): A mechanism for generating long-range synchronous fast oscillations in the cortex. *Nature*, 383, 621–24.
- Trepel, M. (1999): *Neuroanatomie*. München: Urban & Fischer Verlag.
- Van der Molen, M. W., Bashore, T. R., Halliday, R. and Callaway, E. (1991): Chronopsychophysiology: mental chronometry augmented by psychophysiological time markers. *Handbook of Cognitive Psychophysiology: Central and Autonomic Nervous System Approaches*. Wiley, Chichester.
- Verghese, J., Lipton, R. B., Katz, M. J., Hall, C. B., Derby, C.-A., Kuslansky, G., Ambrose, A.-F., Sliwinski, M. and Buschke, H. (2003): Leisure activities and the risk of dementia in the elderly. *New England Journal of Medicine*, 348, 2508–16.
- Verleger, R. (1988): Event-related potentials and cognition: a critique of the context updating hypothesis and an alternative interpretation of P3. *Behavioural Brain Sciences*, 11, 343–427.
- von Cramon, Y. D., Mai, N. and Ziegler, W. (1995): *Neuropsychologische Diagnostik*. London: Chapman & Hall.
- von der Malsburg, C. (1981): The correlation theory of brain function. Internal report, 81-2.
- von der Malsburg, C. (1999): The what and why of binding: the modeler's perspective. *Neuron*, 24, 95–104.
- Wilson, R., Barnes, L. and Bennett, D. (2003): Assessment of lifetime participation in cognitively stimulating activities. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 25(5), 634–42.
- Yilmaz, H., Erkin, E. F., Mavioglu, H. and Sungurtekin, U. (1998): Changes in pattern reversal evoked potentials during menstrual cycle. *International Ophthalmology Clinics*, 22, 27–30.

Yordanova, J., Kolev, V., Heinrich, H., Woerner, W., Banaschewski, T. and Rothenberger, A. (2002): Developmental event-related gamma oscillations: effects of auditory attention. *European Journal of Neuroscience*, 16, 2214–2224.

Yordanova, J., Kolev, V., Hohnsbein, J. and Falkenstein, M. (2004): Sensorimotor slowing with ageing is mediated by a functional dysregulation of motor-generation processes: evidence from high-resolution event-related potentials. *Brain*, 127, 351–362.

Yordanova, J. Y., Kolev, V. N. and Basar, E. (1998): EEG theta and frontal alpha oscillations during auditory processing change with aging. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 108, 497–505.

Zeki, S. (1993): *A vision of the brain*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.

Zschocke, S. (1995): *Klinische Elektroenzephalographie*. Berlin: Springer Verlag.

D Anhang 3

Erklärung über die eigenständige Abfassung der Arbeit

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig und ohne unzulässige Hilfe oder Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe. Ich versichere, dass Dritte von mir weder unmittelbar noch mittelbar geldwerte Leistungen für Arbeiten erhalten haben, die im Zusammenhang mit dem Inhalt der vorliegenden Dissertation stehen, und dass die vorgelegte Arbeit weder im Inland noch im Ausland in gleicher oder ähnlicher Form einer anderen Prüfungsbehörde zum Zweck einer Promotion oder eines anderen Prüfungsverfahrens vorgelegt wurde. Alles aus anderen Quellen und von anderen Personen übernommene Material, das in der Arbeit verwendet wurde oder auf das direkt Bezug genommen wird, wurde als solches kenntlich gemacht. Insbesondere wurden alle Personen genannt, die direkt an der Entstehung der vorliegenden Arbeit beteiligt waren.

30.01.2005

Datum

Diana Böttger

Unterschrift

E Anhang 4 - Lebenslauf

Name: Diana Böttger

Geburtsort: Leipzig

Geburtsdatum: 25.11.1977

1992-1996: Mathematisch-naturwiss. Spezialschuleil
Albert-Schweizer-Gymnasium Erfurt

1996-2001: Studium der Humanmedizin
Universität Leipzig

2001-2002: „Postgraduate Diploma in Neuroscience“
„University of Otago“
Dunedin, Neuseeland

2002-2003: Studium der Humanmedizin
Universität Leipzig

2004-dato: Assistenzärztin Klinik für Neurologie
Städtisches Klinikum „St. Georg“, Leipzig

MPI Series in Human Cognitive and Brain Sciences:

- 1 Anja Hahne
Charakteristika syntaktischer und semantischer Prozesse bei der auditiven Sprachverarbeitung: Evidenz aus ereigniskorrelierten Potentialstudien
- 2 Ricarda Schubotz
Erinnern kurzer Zeitdauern: Behaviorale und neurophysiologische Korrelate einer Arbeitsgedächtnisfunktion
- 3 Volker Bosch
Das Halten von Information im Arbeitsgedächtnis: Dissoziationen langsamer corticaler Potentiale
- 4 Jorge Jovicich
An investigation of the use of Gradient- and Spin-Echo (GRASE) imaging for functional MRI of the human brain
- 5 Rosemary C. Dymond
Spatial Specificity and Temporal Accuracy in Functional Magnetic Resonance Investigations
- 6 Stefan Zysset
Eine experimentalpsychologische Studie zu Gedächtnisabrufprozessen unter Verwendung der funktionellen Magnetresonanztomographie
- 7 Ulrich Hartmann
Ein mechanisches Finite-Elemente-Modell des menschlichen Kopfes
- 8 Bertram Opitz
Funktionelle Neuroanatomie der Verarbeitung einfacher und komplexer akustischer Reize: Integration haemodynamischer und elektrophysiologischer Maße
- 9 Gisela Müller-Plath
Formale Modellierung visueller Suchstrategien mit Anwendungen bei der Lokalisation von Hirnfunktionen und in der Diagnostik von Aufmerksamkeitsstörungen
- 10 Thomas Jacobsen
Characteristics of processing morphological structural and inherent case in language comprehension

- 11 Stefan Kölsch
Brain and Music
A contribution to the investigation of central auditory processing with a new electrophysiological approach
- 12 Stefan Frisch
Verb-Argument-Struktur, Kasus und thematische Interpretation beim Sprachverstehen
- 13 Markus Ullsperger
The role of retrieval inhibition in directed forgetting – an event-related brain potential analysis
- 14 Martin Koch
Measurement of the Self-Diffusion Tensor of Water in the Human Brain
- 15 Axel Hutt
Methoden zur Untersuchung der Dynamik raumzeitlicher Signale
- 16 Frithjof Kruggel
Detektion und Quantifizierung von Hirnaktivität mit der funktionellen Magnetresonanztomographie
- 17 Anja Dove
Lokalisierung an internen Kontrollprozessen beteiligter Hirngebiete mithilfe des Aufgabenwechselfaradigmas und der ereigniskorrelierten funktionellen Magnetresonanztomographie
- 18 Karsten Steinhauer
Hirnphysiologische Korrelate prosodischer Satzverarbeitung bei gesprochener und geschriebener Sprache
- 19 Silke Urban
Verbinformationen im Satzverstehen
- 20 Katja Werheid
Implizites Sequenzlernen bei Morbus Parkinson
- 21 Doreen Nessler
Is it Memory or Illusion? Electrophysiological Characteristics of True and False Recognition
- 22 Christoph Herrmann
Die Bedeutung von 40-Hz-Oszillationen für kognitive Prozesse

- 23 Christian Fiebach
*Working Memory and Syntax during Sentence Processing.
A neurocognitive investigation with event-related brain potentials and
functional magnetic resonance imaging*
- 24 Grit Hein
*Lokalisation von Doppelaufgabendefiziten bei gesunden älteren Personen
und neurologischen Patienten*
- 25 Monica de Filippis
*Die visuelle Verarbeitung unbeachteter Wörter.
Ein elektrophysiologischer Ansatz*
- 26 Ulrich Müller
*Die katecholaminerge Modulation präfrontaler kognitiver Funktionen
beim Menschen*
- 27 Kristina Uhl
Kontrollfunktion des Arbeitsgedächtnisses über interferierende Information
- 28 Ina Bornkessel
*The Argument Dependency Model: A Neurocognitive Approach to Incremental
Interpretation*
- 29 Sonja Lattner
*Neurophysiologische Untersuchungen zur auditorischen Verarbeitung
von Stimminformationen*
- 30 Christin Grünewald
*Die Rolle motorischer Schemata bei der Objektrepräsentation:
Untersuchungen mit funktioneller Magnetresonanztomographie*
- 31 Annett Schirmer
*Emotional Speech Perception: Electrophysiological Insights into the
Processing of Emotional Prosody and Word Valence in Men and Women*
- 32 André J. Szameitat
*Die Funktionalität des lateral-präfrontalen Cortex für die Verarbeitung
von Doppelaufgaben*
- 33 Susanne Wagner
*Verbales Arbeitsgedächtnis und die Verarbeitung ambiger Wörter in Wort-
und Satzkontexten*

- 34 Sophie Manthey
Hirn und Handlung: Untersuchung der Handlungsrepräsentation im ventralen prämotorischen Cortex mit Hilfe der funktionellen Magnet-Resonanztomographie
- 35 Stefan Heim
Towards a Common Neural Network Model of Language Production and Comprehension: fMRI Evidence for the Processing of Phonological and Syntactic Information in Single Words
- 36 Claudia Friedrich
Prosody and spoken word recognition: Behavioral and ERP correlates
- 37 Ulrike Lex
Sprachlateralisierung bei Rechts- und Linkshändern mit funktioneller Magnetresonanztomographie
- 38 Thomas Arnold
Computergestützte Befundung klinischer Elektroenzephalogramme
- 39 Carsten H. Wolters
Influence of Tissue Conductivity Inhomogeneity and Anisotropy on EEG/MEG based Source Localization in the Human Brain
- 40 Ansgar Hantsch
Fisch oder Karpfen? Lexikale Aktivierung von Benennungsalternativen bei der Objektbenennung
- 41 Peggy Bungert
*Zentralnervöse Verarbeitung akustischer Informationen
Signalidentifikation, Signallateralisation und zeitgebundene Informationsverarbeitung bei Patienten mit erworbenen Hirnschädigungen*
- 42 Daniel Senkowski
Neuronal correlates of selective attention: An investigation of electrophysiological brain responses in the EEG and MEG
- 43 Gert Wollny
Analysis of Changes in Temporal Series of Medical Images
- 44 Angelika Wolf
Sprachverstehen mit Cochlea-Implantat: EKP-Studien mit postlingual ertaubten erwachsenen CI-Trägern

- 45 Kirsten G. Volz
Brain correlates of uncertain decisions: Types and degrees of uncertainty
- 46 Hagen Huttner
Magnetresonanztomographische Untersuchungen über die anatomische Variabilität des Frontallappens des menschlichen Großhirns
- 47 Dirk Köster
Morphology and Spoken Word Comprehension: Electrophysiological Investigations of Internal Compound Structure
- 48 Claudia A. Hruska
Einflüsse kontextueller und prosodischer Informationen in der auditorischen Satzverarbeitung: Untersuchungen mit ereigniskorrelierten Hirnpotentialen
- 49 Hannes Ruge
Eine Analyse des raum-zeitlichen Musters neuronaler Aktivierung im Aufgabenwechselparadigma zur Untersuchung handlungssteuernder Prozesse
- 50 Ricarda I. Schubotz
Human premotor cortex: Beyond motor performance
- 51 Clemens von Zerssen
Bewusstes Erinnern und falsches Wiedererkennen: Eine funktionelle MRT Studie neuroanatomischer Gedächtniskorrelate
- 52 Christiane Weber
*Rhythm is gonna get you.
Electrophysiological markers of rhythmic processing in infants with and without risk for Specific Language Impairment (SLI)*
- 53 Marc Schönwiesner
Functional Mapping of Basic Acoustic Parameters in the Human Central Auditory System
- 54 Katja Fiehler
Temporospatial characteristics of error correction
- 55 Britta Stolterfoht
Processing Word Order Variations and Ellipses: The Interplay of Syntax and Information Structure during Sentence Comprehension

- 56 Claudia Danielmeier
Neuronale Grundlagen der Interferenz zwischen Handlung und visueller Wahrnehmung
- 57 Margret Hund-Georgiadis
Die Organisation von Sprache und ihre Reorganisation bei ausgewählten, neurologischen Erkrankungen gemessen mit funktioneller Magnetresonanztomographie – Einflüsse von Händigkeit, Läsion, Performanz und Perfusion
- 58 Jutta L. Mueller
Mechanisms of auditory sentence comprehension in first and second language: An electrophysiological miniature grammar study
- 59 Franziska Biedermann
Auditorische Diskriminationsleistungen nach unilateralen Läsionen im Di- und Telenzephalon
- 60 Shirley-Ann Rüschemeyer
The Processing of Lexical Semantic and Syntactic Information in Spoken Sentences: Neuroimaging and Behavioral Studies of Native and Non-Native Speakers
- 61 Kerstin Leuckefeld
The Development of Argument Processing Mechanisms in German. An Electrophysiological Investigation with School-Aged Children and Adults
- 62 Axel Christian Kühn
Bestimmung der Lateralisierung von Sprachprozessen unter besonderer Berücksichtigung des temporalen Cortex, gemessen mit fMRT
- 63 Ann Pannekamp
Prosodische Informationsverarbeitung bei normalsprachlichem und deviantem Satzmaterial: Untersuchungen mit ereigniskorrelierten Hirnpotentialen
- 64 Jan Derrfuß
Functional specialization in the lateral frontal cortex: The role of the inferior frontal junction in cognitive control
- 65 Andrea Mona Philipp
*The cognitive representation of tasks
Exploring the role of response modalities using the task-switching paradigm*
- 66 Ulrike Toepel
Contrastive Topic and Focus Information in Discourse – Prosodic Realisation and Electrophysiological Brain Correlates

- 67 Karsten Müller
Die Anwendung von Spektral- und Waveletanalyse zur Untersuchung der Dynamik von BOLD-Zeitreihen verschiedener Hirnareale
- 68 Sonja A.Kotz
The role of the basal ganglia in auditory language processing: Evidence from ERP lesion studies and functional neuroimaging
- 69 Sonja Rossi
The role of proficiency in syntactic second language processing: Evidence from event-related brain potentials in German and Italian
- 70 Birte U. Forstmann
Behavioral and neural correlates of endogenous control processes in task switching
- 71 Silke Paulmann
Electrophysiological Evidence on the Processing of Emotional Prosody: Insights from Healthy and Patient Populations
- 72 Matthias L. Schroeter
Enlightening the Brain – Optical Imaging in Cognitive Neuroscience
- 73 Julia Reinholz
Interhemispheric interaction in object- and word-related visual areas
- 74 Evelyn C. Ferstl
The Functional Neuroanatomy of Text Comprehension
- 75 Miriam Gade
Aufgabeneinhibition als Mechanismus der Konfliktreduktion zwischen Aufgabenrepräsentationen
- 76 Juliane Hofmann
Phonological, Morphological, and Semantic Aspects of Grammatical Gender Processing in German
- 77 Petra Augurzky
Attaching Relative Clauses in German – The Role of Implicit and Explicit Prosody in Sentence Processing
- 78 Uta Wolfensteller
Habituelle und arbiträre sensomotorische Verknüpfungen im lateralen prämotorischen Kortex des Menschen

- 79 Päivi Sivonen
Event-related brain activation in speech perception: From sensory to cognitive processes
- 80 Yun Nan
Music phrase structure perception: the neural basis, the effects of acculturation and musical training
- 81 Katrin Schulze
Neural Correlates of Working Memory for Verbal and Tonal Stimuli in Nonmusicians and Musicians With and Without Absolute Pitch
- 82 Korinna Eckstein
Interaktion von Syntax und Prosodie beim Sprachverstehen: Untersuchungen anhand ereigniskorrelierter Hirnpotentiale
- 83 Florian Th. Siebörger
Funktionelle Neuroanatomie des Textverstehens: Kohärenzbildung bei Witzen und anderen ungewöhnlichen Texten