

**Untersuchung der grundlegenden
neurophysiologischen Prozesse der Verarbeitung
einfacher und komplexer akustischer Reize durch
Integration elektrophysiologischer und
elektrotomographischer Methoden**

Dissertation

der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard Karls Universität Tübingen
zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)

vorgelegt von
Christoph Justen
aus Köln

Tübingen
2017

Gedruckt mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard Karls Universität Tübingen.

Tag der mündlichen Qualifikation:

12.02.2018

Dekan:

Prof. Dr. Wolfgang Rosenstiel

1. Berichterstatter:

Prof. Dr. Cornelia Herbert

2. Berichterstatter:

Prof. Dr. Martin Hautzinger

Danksagung

Nach vielen Jahren intensiver Arbeit liegt sie nun endlich vor Ihnen: meine Dissertation. Der Weg zur Erreichung dieses Ziels war wie so oft im Leben nicht immer gradlinig — einige Hürden mussten im Laufe der Zeit überwunden werden. Daher möchte ich mich an dieser Stelle bei den Menschen recht herzlich bedanken, die mich in dieser überaus herausfordernden Phase meines Lebens begleitet und noch wichtiger tatkräftig unterstützt haben.

Zunächst gilt mein herzlicher Dank Frau Prof. Dr. Cornelia Herbert, meiner Doktor-mutter, für ihre phantastische Betreuung während meiner Promotion, für ihre freundlichen und wohlwollenden Hilfestellungen sowie ihr allzeit offenes Ohr. Unsere unzähligen Gespräche sowohl auf wissenschaftlicher als auch persönlicher Ebene werden mir immer als bereichernder und konstruktiver Austausch in Erinnerung bleiben. Zudem habe ich unsere Unterhaltungen stets als Inspiration und Motivation empfunden.

Weiterhin möchte ich mich ganz herzlich bei Herrn Prof. Dr. Martin Hautzinger für seine hilfsbereite und wissenschaftliche Betreuung als Zweitgutachter bedanken.

Ferner danke ich Herrn Prof. Dr. Dr. Markus Raab für die Möglichkeit, das EEG-TMS-Labor des Psychologischen Instituts (Abteilung Leistungspsychologie) an der Deutschen Sporthochschule Köln nutzen zu können, sowie die erhobenen Daten für die vorliegende Dissertation und die veröffentlichten Manuskripte verwenden zu dürfen.

Zu guter Letzt möchte ich mich ganz besonders bei den wichtigsten Menschen in meinem Leben bedanken — bei meiner Ehefrau Pia Elina Justen sowie meinen Eltern Gisela und Wilfried Justen. Alle drei nehmen in jeglicher Hinsicht eine herausragende Stellung ein, denn sie haben kontinuierlich an mich geglaubt und mich immer tatkräftig unterstützt. Ohne ihre liebevolle Fürsorge sowie beispiellosen Rückhalt in den letzten Jahren wäre die vorliegende Arbeit nicht zu dem geworden, was sie heute ist.

Für mein Sweetheart

Zusammenfassung

Jeden Tag sind wir in unserem Umfeld fortlaufend vielfältigen Geräuschquellen (bspw. Stimmen, Melodien, Klingeltöne unserer Smartphones und vielem mehr) ausgesetzt, welche in erster Instanz von unseren Ohren aufgenommen werden und anschließend in unserem Gehirn weiterverarbeitet werden. Auf dieser Basis sind wir beispielsweise in der Lage für uns wichtige oder abweichende (sogenannte *deviante*) Reize zu identifizieren. Dieser Prozess ist außerordentlich wichtig, um effizient und adäquat mit unserem (akustischen) Umfeld interagieren zu können. ***Experiment 1.*** Bereits zahlreiche elektrophysiologische und funktionell bildgebende Studien haben durch den Einsatz von ereigniskorrelierten Potentialen (EKPs) sowie der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT) die grundlegenden neuronalen Korrelate der auditiven Devianz- und Zielreizdetektion während passiver und/oder aktiver Experimentalbedingungen untersucht. Eine detaillierte Beschreibung der räumlich-zeitlichen Zusammenhänge wie bspw. der involvierten Netzwerke, welche der passiven und aktiven Devianz- sowie Zielreizdetektion zugrunde liegen, sind jedoch bis heute trotz einiger aussagekräftiger Studien noch nicht hinreichend geklärt. Daher wurde in *Experiment 1* sowohl die *passive* als auch die *aktive* Devianz- und Zieldetektion durch Analyse der Amplitudenmodulationen von frühen und späten evozierten EKP-Komponenten sowie darauf aufbauend die grundlegenden Generatorquellen mittels *standardized low resolution brain electromagnetic tomography* (sLORETA) näher untersucht. Hierbei wurden EKPs mithilfe eines 64-Kanal-EEGs aufgezeichnet, während Versuchspersonen (VPn, $N = 12$) im Zuge eines passiven und aktiven Oddball-Paradigmas über Kopfhörer Sinustöne dargeboten wurden. Jedes der beiden Oddball-Paradigmen bestand aus zwei unterschiedlichen akustischen Reizen: (1) einem Sinuston mit niedriger Frequenz (500 Hz) als sehr häufig dargebotenen ‚Standard‘-Reiz sowie (2) einem Sinuston mit hoher Frequenz (1000 Hz) als sehr selten dargebotenen ‚Deviant‘-Reiz. Die Auftretenswahrscheinlichkeit der ‚Deviant‘-Reize betrug $p = 0.1875$ (respektive $p = 0.8125$ für ‚Standard‘-Reize). Während der *passiven* Oddball-Bedingung mussten sich VPn die dargebotenen Töne

lediglich anhören. Während der *aktiven* Oddball-Bedingung wurden sie instruiert, auf die dargebotenen Töne zu achten und so schnell und so akkurat wie möglich auf per Tastendruck auf sehr selten dargebotene ‚Deviant‘-Reize zu reagieren. Während beider Experimentalbedingungen wurden eine frühe N1-, späte P3-Komponente sowie als Differenzpotential eine frühe Mismatch Negativität (MMN, teilweise überlappend mit der N1-Komponente) evoziert. Einerseits waren die Amplituden der evozierten P3-Komponenten in Reaktion auf sehr selten dargebotene ‚Deviant‘-Reize während beider Experimentalbedingungen unterschiedlich stark ausgeprägt (P3 *passive* Oddball-Bedingung < P3 *aktive* Oddball-Bedingung). Andererseits waren die Amplituden der evozierten MMN-Komponenten während beider Experimentalbedingungen gleich stark ausgeprägt (MMN *passive* Oddball-Bedingung = MMN *aktive* Oddball-Bedingung). Für die *passive* Oddball-Bedingung zeigten sich signifikante Unterschiede der hirnelektrischen Aktivität (Kontrast: Deviants > Standards) während des N1/MMN-Zeitfensters im rechten Gyrus temporalis superior (STG) und in beiden Gyri lingualis (bilateral) sowie während des P3-Zeitfensters in der rechten und linken Insula. Während der *aktiven* Oddball-Bedingung zeigten sich signifikante Unterschiede (Kontrast: Deviants > Standards) der hirnelektrischen Aktivität im N1/MMN-Zeitfenster im rechten inferioren Parietallappen (IPL) sowie im P3-Zeitfenster in mehreren räumlich voneinander getrennten Hirnregionen (z.B. Praecuneus). Die gewonnenen Resultate untermauern die Hypothese, dass sowohl der passiven als auch der aktiven Devianz- und Zielreizdetektion kortikale Aktivierungen in räumlich voneinander getrennten Hirnregionen und Netzwerken einschließlich des ventralen Aufmerksamkeitsnetzwerkes (VAN), des dorsalen Aufmerksamkeitsnetzwerkes (DAN) sowie des Salienznetzwerkes (SN) zugrunde liegen. Basierend auf den ERP- und sLORETA-Befunden wird ein theoretisches Modell der passiven und aktiven Devianz- und Zielreizdetektion vorgeschlagen, das in zukünftigen Studien validiert werden kann. **Experiment 2.** Tagtäglich nehmen wir nicht nur die unterschiedlichsten Geräusche in unserer Umwelt wahr, sondern können diese auch einer eindeutigen Geräuschquelle zuordnen. Dabei stellen wir oft selbst eine zentrale Geräuschquelle dar. Wie diese von uns (selbst) erzeugten auditiven Informationen von unserem Gehirn verarbeitet werden, ist bis heute noch nicht hinreichend geklärt. In

Experiment 2 wurde daher untersucht, ob selbst- im Gegensatz zu fremderzeugte Fingerschnippgeräusche auf kortikaler Ebene unterschiedlich verarbeitet werden. Hierbei wurden EKPs erneut mithilfe eines 64-Kanal-EEGs aufgezeichnet, während VPn ($N = 12$) über Kopfhörer zuvor aufgenommene selbst- und fremderzeugte Fingerschnippgeräusche während eines passiven Oddball-Paradigmas bestehend aus zwei Experimentalblöcken („Selbst“ als ‚Standard‘- und „Fremd“ als ‚Deviant‘-Reiz und umgekehrt) dargeboten wurden. Um Reihungseffekte zu vermeiden, wurden beide Blöcke pro VPn in einer randomisierten Reihenfolge präsentiert. Den VPn wurde im Vorfeld zur Kontrolle ein passives Ton-Oddball-Paradigma mit zwei unterschiedlichen Sinustönen (500 & 1000 Hz) dargeboten (vgl. *Experiment 1*). Während des passiven Ton-Oddball-Paradigmas konnten signifikante EKP-Befunde im frühen N1/MMN- sowie P3-Zeitfenster gefunden werden (vgl. *Experiment 1*), während sich diese während des „Selbst-Fremd“-Oddball-Paradigmas im Zeitfenster der N2a/MMN- sowie der darauffolgenden P3-Komponenten zeigten. Im Gegensatz zum passiven Ton-Oddball-Paradigma mit Sinustönen konnte eine frühe N1-Komponente während des „Selbst-Fremd“-Oddball-Paradigmas nicht beobachtet werden. Mithilfe einer anschließenden sLORETA-Analyse konnte insbesondere während der Verarbeitung von selbst- im Gegensatz zu fremderzeugten Fingerschnippgeräuschen im N2a/MMN-Zeitfenster eine erhöhte hirnelektrische Aktivität im rechten anterioren/posterioren cingulären Cortex (ACC/PCC) sowie während des P3-Zeitfensters zusätzlich im rechten Lobulus parietalis inferior (IPL) lokalisiert werden. Ebenfalls zeigte sich während des „Selbst-Fremd“-Oddball-Paradigmas in beiden Zeitfenstern eine erhöhte hirnelektrische Aktivierung in Teilen des primären motorischen Cortex (M1) sowie des supplementär-motorischen Areals (SMA). Keine dieser Hirnregionen zeigte erhöhte hirnelektrische Aktivität während des Ton-Oddball-Paradigma mit Sinustönen (vgl. *Experiment 1*). Die gewonnenen Ergebnisse von *Experiment 2* zeigen deutlich, dass in besonderem Maße motorische Areale während der Verarbeitung bewegungsbezogener Geräusche involviert sind (unabhängig davon, ob diese selbst- oder fremderzeugt sind) und die kortikale Verarbeitung selbst- im Gegensatz zu fremderzeugten Fingerschnippgeräuschen zusätzlich in räumlich voneinander getrennten Hirnregionen stattfindet.

Inhaltsverzeichnis

Abkürzungsverzeichnis	IV
Einleitung: Ziele der vorliegenden Arbeit	1
Kapitel 1: Interaktion mit unserem akustischen Umfeld	4
1.1. Zum Wesen der akustischen Aufmerksamkeit	5
1.1.1 Akustische Aufmerksamkeit infolge von Devianz.....	7
1.1.2 Akustische Aufmerksamkeit infolge von Salienz.....	8
1.1.3 Grundlegende neuronale Quellen der Verarbeitung devianter bzw. salienter Reize	11
1.2 Wahrnehmung selbst- und fremdbezogener Reize	13
1.2.1 Grundlegende neuronale Quellen der Verarbeitung selbst- und fremdbezogener Reize.....	15
1.3 Wahrnehmung rein bewegungsbezogener Reize sowie deren zugrunde liegenden neuronalen Korrelate.....	16
Kapitel 2: Das Elektroenzephalogramm (EEG)	20
2.1 Ursprung des EEG	21
2.2 Ereigniskorrelierte Potentiale (EKPs).....	22
2.3 Das akustische Oddball-Paradigma	25
2.4 Grundlegende EKPs der Devianz- und Zielreizdetektion	27
2.4.1 Zu den EKP-Komponenten.....	28
2.4.1.1 Die auditive N1	28
2.4.1.2 Die auditive N2 und ihre Teilkomponenten	31
2.4.1.3 Die auditive P3 und ihre Teilkomponenten.....	34
Kapitel 3: Quellenlokalisierung hirnelektrischer Aktivität.....	39
3.1 Quellenlokalisierung mittels Dipolquellenanalyse	41
3.2 Quellenlokalisierung mittels LORETA	42
3.3 Quellenlokalisierung mittels sLORETA	44
3.3.1 sLORETA – Neurophysiologische Grundannahme	45
3.3.2 sLORETA – Statistische Auswertung und graphische Darstellung	47
Kapitel 4: Hypothesen	49
4.1 Experiment 1	50
4.2 Experiment 2.....	53
Kapitel 5: Experiment 1	57

5.1	Methoden	58
5.1.1	Versuchspersonen	58
5.1.2	Ethik.....	58
5.1.3	Rekrutierung der VPn	58
5.1.4	Versuchsablauf.....	59
5.1.5	Akustisches Oddball-Paradigma und verwendetes Reizmaterial ...	59
5.1.6	Reizdarbietung	60
5.1.7	EEG-Ableitung	61
5.1.8	Vorverarbeitung und Analyse der abgeleiteten EEG-Daten.....	61
5.1.9	EKP-Analyse und statistische Auswertung.....	62
5.1.10	EKP-Quellenlokalisationsanalyse mittels sLORETA	64
5.2	Ergebnisse	65
5.2.1	Aktive Oddball-Bedingung – Verhaltensdaten	65
5.2.2	Passive Oddball-Bedingung – EKPs und Differenzwelle.....	65
5.2.3	Aktive Oddball-Bedingung – EKPs und Differenzwelle	66
5.2.4	Passive Oddball-Bedingung – sLORETA-Analyse.....	67
5.2.5	Aktive Oddball-Bedingung – sLORETA-Analyse	67
5.3	Diskussion	69
5.3.1	Vergleich beider Oddball-Bedingungen – EKPs und Differenzwellen	69
5.3.2	Vergleich der passiven und aktiven Oddball-Bedingungen – sLORETA	73
5.3.2.1	Passive Oddball-Bedingung – MMN (nicht-aufgabenrelevante Devianzdetektion).....	73
5.3.2.2	Passive Oddball-Bedingung – P3 (nicht-aufgabenrelevante Zielreizdetektion)	75
5.3.2.3	Aktive Oddball-Bedingung – MMN (aufgabenrelevante Devianzdetektion).....	77
5.3.2.4	Aktive Oddball-Bedingung – P3 (aufgabenrelevante Zielreizdetektion)	77
Kapitel 6: Experiment 2.....		82
6.1	Methoden	83
6.1.1	Versuchspersonen	83
6.1.2	Ethik und Rekrutierung der VPn	83
6.1.3	Versuchsablauf.....	83
6.1.4	Aufnahme der Fingerschnippgeräusche für die passiven „Selbst- Fremd“-Oddball-Bedingungen	84
6.1.5	Reizmaterial	85
6.1.5.1	Passive Oddball-Bedingung mit Sinustönen (Block 1)	85

6.1.5.2	Oddball-Bedingungen bestehend aus selbst- und fremderzeugten Fingerschnippgeräuschen (Blöcke 2 & 3).....	85
6.1.6	Reizdarbietung und EEG-Ableitung.....	86
6.1.7	Verarbeitung, Analyse der elektrophysiologischen Daten sowie deren statistische Auswertung.....	87
6.1.8	sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse.....	87
6.2	Ergebnisse	88
6.2.1	Posttest-Fragebögen.....	88
6.2.2	Passive Oddball-Bedingung mit Sinustönen – EKPs.....	88
6.2.3	Passive Oddball-Bedingung mit Sinustönen – Differenzwelle.....	90
6.2.4	Passive „Selbst-Fremd“-Oddball-Bedingungen – EKPs.....	92
6.2.5	Passive „Selbst-Fremd“-Oddball-Bedingungen – Differenzwellen ..	94
6.2.6	Passive Oddball-Bedingung mit Sinustönen – sLORETA	96
6.2.7	Passive „Selbst-Fremd“-Oddball-Bedingungen – sLORETA	101
6.3	Diskussion	109
6.3.1	Passive Oddball-Bedingung mit Sinustönen – EKPs.....	109
6.3.2	Passive Oddball-Bedingung mit Sinustönen – sLORETA	109
6.3.3	„Selbst-Fremd“-Oddball-Bedingungen	112
6.3.4	EKPs	112
6.3.5	sLORETA.....	113
Kapitel 7: Abschließende Diskussion & Schlussbemerkungen		116
7.1	Zusammenfassung.....	117
7.2	Ein neurophysiologisches Modell der ungerichteten und gerichteten Aufmerksamkeitszuwendung.....	118
7.3	Die Rolle visueller Hirnregionen während der passiven Oddball-Bedingung mit Sinustönen	122
7.4	Limitationen	124
7.4.1	Experiment 1.....	124
7.4.2	Experiment 2.....	126
7.4.3	Experimente 1 & 2	127
7.5	Schlussbemerkungen.....	128
7.5.1	Experiment 1.....	129
7.5.2	Experiment 2.....	129
Kapitel 8: Appendix.....		131
8.1	Literaturverzeichnis.....	132
8.2	Veröffentlichte Manuskripte	158

Abkürzungsverzeichnis

A1	<i>primary auditory cortex</i> (primärer auditorischer Cortex)
A2	<i>secondary auditory cortex</i> (sekundärer auditorischer Cortex)
ACC	<i>anterior cingulate cortex</i> (anteriorer Teil des cingulären Cortex)
Ag/AgCl	Silber/Silberchlorid
AI	<i>anterior insula</i> (anteriorer Teil der Inselrinde/Insula)
ANOVA	<i>analysis of variance</i> (Varianzanalyse)
BA(s)	Brodman-Areal(e)
CMS	<i>cortical midline structures</i> (kortikale Mittellinienstrukturen)
DAN	dorsales Aufmerksamkeitsnetzwerk
dB	Dezibel
DLPFC	dorsolateraler präfrontalen Cortex
DMPFC	dorsomedialen präfrontalen Cortex
EEG	Elektroenzephalogramm
EKPs	Ereigniskorrelierte Potentiale
f_0	fundamentale Frequenz
(f)MRT	(funktionelle) Magnetresonanztomographie
Hz	Hertz
IPC	<i>inferior parietal cortex</i> (Cortex parietalis inferior)
IPL	<i>inferior parietal lobule</i> (Lobulus parietalis inferior)
ISI	Interstimulusintervall
LORETA	<i>low-resolution brain electromagnetic tomography</i>
M	Mittelwert
M1	<i>primary motor cortex</i> (primärer motorischer Cortex)
MMN	<i>mismatch negativity</i> (Mismatch Negativität)
MN	<i>mirror neuron</i> (Spiegelneuron)
MNS	<i>mirror neuron system</i> (Spiegelneuronensystem)
MPFC	<i>medial prefrontal cortex</i> (medialer präfrontaler Cortex)

ms	Millisekunde
OMPFC	<i>orbitomedial prefrontal cortex</i> (orbitomedialer präfrontaler Cortex)
PCC	<i>posterior cingulate cortex</i> (posteriorer cingulärer Cortex)
PET	Positronen-Emissions-Tomographie
PMC	<i>pre-motor cortex</i> (prä-motorischer Cortex)
PT	Planum temporalis
(r)TMS	(repetitive) Transkranielle Magnetstimulation
SD	<i>standard deviation</i> (Standardabweichung)
sLORETA	<i>standardized low-resolution brain electromagnetic tomography</i>
STG	<i>superior temporal gyrus</i> (Gyrus temporalis superior)
STP	<i>superior temporal plane</i> (Planum temporale superior)
STS	<i>superior temporal sulcus</i> (Sulcus temporalis superior)
SMA	supplementär-motorisches Areal
SnPM	<i>statistical non-parametric mapping</i> (statistisches, nicht-parametrisches Mapping)
SN	Salienznetzwerk
SPL	<i>superior parietal lobule</i> (Lobus parietalis superior)
TTG	<i>transverse temporal gyrus</i> (Gyrus temporalis transversus)
TPJ	<i>temporo-parietal junction</i> (temporo-parietale Übergangszone)
VAN	ventrales Aufmerksamkeitsnetzwerk
VLPFC	<i>ventrolateral prefrontal cortex</i> (ventrolateraler präfrontaler Cortex)
VP(n)	Versuchsperson(en)

Einleitung: Ziele der vorliegenden Arbeit

„Es gibt keine wissenschaftliche Studie, die für den Menschen wichtiger ist als das Studium des eigenen Gehirns. Unsere gesamte Sicht auf unser Universums hängt davon ab.“

[übersetzt aus dem Englischen]

Francis Crick, Britischer Physiker, Biochemiker und Nobelpreisträger

Das oben angeführte Zitat von Francis Crick macht besonders deutlich, dass die Erforschung der grundlegenden Funktionsweise unseres Hirns eine fundamentale Rolle für die Sichtweise auf unser direktes Umfeld darstellt. Erst durch die Entwicklung sowie den Einsatz moderner neurowissenschaftlicher Methoden, wie bspw. der Positronen-Emissions-Tomographie (PET; im Englischen: *positron emission tomography*), der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT; im Englischen: *functional magnetic resonance imaging*, fMRI) oder auch der Elektroenzephalographie (EEG; im Englischen: *electroencephalography*), ist es uns heute möglich, die grundlegenden neuro- und elektrophysiologischen Mechanismen und Korrelate einzelner Aspekte der Kognition (wie bspw. Aufmerksamkeit, Wahrnehmung oder Handlung) äußerst präzise zu untersuchen und detailliert zu beschreiben. Mithilfe der oben genannten Methoden lassen sich bedeutende Erkenntnisse gewinnen, in welchen Hirnregionen bzw. Netzwerken innerhalb des menschlichen Hirns diese einzelnen Aspekte der Wahrnehmung, Kognition und Handlung vorrangig verarbeitet werden. Anhand der Kombination sowie Analyse von *Ereigniskorrelierten Potentialen* (EKPs) und extrahierter Differenzwellen mit einer anschließenden Quellenlokalisationsanalyse mittels *standardized low-resolution brain electromagnetic tomography* (sLORETA) soll in der vorliegenden Arbeit demonstriert werden, dass beide Untersuchungsmethoden sehr gut miteinander kombiniert werden können und daher das Potential bieten, neue Möglichkeiten bezüglich wegweisender Perspektiven zukünftiger Studien eröffnen zu können. Diese vorgese-

tellte Kombination elektrophysiologischer und hirnelektrischer Hirnaktivität ist keineswegs auf die nachfolgend untersuchten Verarbeitungsprozesse in der akustischen Modalität beschränkt. Das Ziel der vorliegenden Arbeit soll daher sein, an zwei konkreten und aufeinander aufbauenden Experimenten das Potential der verwendeten Methoden, evozierte EKPs sowie extrahierte Differenzwellen mit anschließender Quellenlokalisationsanalyse mittels sLORETA, aufzuzeigen.

In *Kapitel 1* sollen zunächst die grundlegenden psychologischen sowie neurophysiologischen Begriffe und Befunde der auditorischen Aufmerksamkeit, der Verarbeitung von selbst- im Gegensatz zu fremdbezogenen Reizen und die Verarbeitung rein bewegungsbezogener Informationen näher vorgestellt werden. Anschließend werden in *Kapitel 2* und im folgenden *Kapitel 3* die elektrophysiologischen Grundlagen des EEG, der evozierten EKPs und extrahierter Differenzpotentiale sowie Methoden zur Quellenlokalisierung hirnelektrischer Aktivität mittels Dipolquellenanalyse, LORETA sowie sLORETA näher umrissen. In *Kapitel 4* werden die momentanen Forschungslücken herausgearbeitet und darauf aufbauend die Arbeitshypothesen für beide vorliegenden Experimente formuliert. Die Analyse der Verarbeitung einfacher akustischer Reize (im konkreten Fall Sinustöne) während einer passiven und aktiven Oddball-Bedingung mittels elektrophysiologischer Methoden (EEG mit anschließender sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse der zugrunde liegenden neuronalen Generatorquellen), ist in *Kapitel 5 (Experiment 1)* zu finden. Dieses Experiment wurde von Justen und Herbert (2018) als peer-reviewed Publikation veröffentlicht (siehe Appendix). Die Analyse der Verarbeitung einfacher im Vergleich zu komplexen akustischen Reizen während einer passiven Oddball-Bedingung mit Sinustönen respektive natürlichen Fingerschnippgeräuschen mittels elektrophysiologischer Methoden (EEG mit anschließender sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse der zugrunde liegenden EKP-Komponenten) ist in *Kapitel 6 (Experiment 2)* zu finden. Dieses Experiment wurde von Justen und Herbert (2016) als peer-reviewed Publikation veröffentlicht (siehe Appendix). Das abschließende *Kapitel 7* enthält eine kurze zusammenfassende Diskussion der gewonnenen Ergebnisse vor dem Hintergrund eines neu vorgeschlagenen neurophysiologischen Modells der grundlegenden neuronalen Mechanismen und Korre-

late, welches sowohl der passiven als auch aktiven Oddball-Bedingung zugrunde liegen (*Experiment 1*). Zusätzlich sollen in diesem abschließenden Kapitel auf mögliche Limitationen sowie Forschungsperspektiven zukünftiger neurowissenschaftlicher Studien näher eingegangen werden, insbesondere im Hinblick auf die Integration einer zusätzlichen neurowissenschaftlichen Untersuchungsmethode, der sogenannten repetitiven Transkraniellen Magnetstimulation (rTMS).

Kapitel 1: Interaktion mit unserem akustischen Umfeld

Schon vor der Geburt ist der Hörsinn der erste Sinn, mit dem wir (wenn auch unbewusst), Reize aus unserem Umfeld wahrnehmen. Im weiteren Verlauf unseres Lebens sind wir fortlaufend vielfältigen Geräuschquellen ausgesetzt (bspw. Stimmen, musikalische Rhythmen, Geräuschen von Autos oder Lastwagen, Klingeltöne unserer Smartphones oder Wecker, Geräusche von Kaffeemaschinen und vielem mehr), welche von unseren Ohren aufgenommen werden und anschließend von unserem Gehirn weiterverarbeitet werden. Durch komplexe neuronale Verarbeitung unseres Gehirns sind wir nicht nur in der Lage diese unendlich große Anzahl verschiedenster Geräusche in unserem akustischen Umfeld wahrzunehmen, sondern ebenso jedes dieser unendlich vielen Geräusche einer einzigartigen und charakteristischen Klangquelle zu zuordnen sowie für uns wichtige, signifikante oder abweichende Reize zu erkennen. Dieser Prozess ist essentiell wichtig, um effizient mit unserem akustischen Umfeld interagieren zu können.

1.1. Zum Wesen der akustischen Aufmerksamkeit

„Jeder weiß, was Aufmerksamkeit ist. Es ist die Inbesitznahme eines von anscheinend mehreren simultan möglichen Gegenständen oder Gedankensträngen durch den Geist in klarer und lebendiger Form. Die Fokusbildung, die Konzentration des Bewusstseins sind ihr Wesen. Sie setzt Rückzug von einigen Dingen voraus, um effektiv mit anderen umgehen zu können.“

[übersetzt aus dem Englischen]

William James (1950), Amerikanischer Philosoph und Psychologe

Die Verarbeitung akustischer Reize ist vor allem dadurch gekennzeichnet, dass wir unsere *Aufmerksamkeit* (im Englischen: *attention*) selektiv und sehr schnell auf für uns wichtige, signifikante oder auch abweichende Reize, ebenfalls als sogenannte abweichende Töne bzw. als sogenannte *Abweichler* bekannt, in unserem direkten akusti-

sehen Umfeld, richten¹ (Fritz, Elhilali, David, & Shamma, 2007). An dieser Stelle sei vor allem auf eine sehr spezielle Form der Aufmerksamkeit verwiesen, die sogenannte *selektive Aufmerksamkeit* (im Englischen: *selective attention*), welche auf einem System beruht, das abweichende Reize sehr schnell anhand vordefinierter Kriterien detektiert (Näätänen, 1990, 1992). Diese sehr selektive und spezielle Form der Aufmerksamkeitszuwendung (im Englischen: *attention allocation*) bezeichnet also unsere Fähigkeit, gezielt für uns wichtige, signifikante oder abweichende Reize in unserem Umfeld wahrzunehmen und dabei weniger relevante Reize auszublenden. Dieser Prozess wird durch folgende Schlüsselaspekte ermöglicht: (1) die Bewertung, welcher Reiz in unserem akustischen Umfeld der bedeutsamste ist und (2) die Fokussierung auf eben diesen speziellen Reiz bei der gleichzeitigen Berücksichtigung anderer wahrgenommener Reize. Auf dieser Grundlage lässt sich also sagen, dass uns Aufmerksamkeit befähigt, trotz vielfältiger akustischer Reize, die permanent von uns aufgenommen werden, den Überblick zu behalten und einzelne Reize schlussendlich bewusst und selektiv wahrzunehmen. Zudem ist Aufmerksamkeit für eine bewusste Wahrnehmung unabdingbar (Tamber-Rosenau & Marois, 2015).

Bis heute jedoch ist eine eindeutige und vollständige Definition des Begriffs „Aufmerksamkeit“ überaus schwierig. Laut dem Fachlexikon *ABC Psychologie* (Clauß, Erhardt, & Helmut, 1995) versteht man unter Aufmerksamkeit den Zustand gerichteter Wachheit (gemeinhin auch als sogenannte *Vigilanz* bekannt), welche sehr stark an unsere allgemeine Auffassungs- und Aktionsbereitschaft gekoppelt ist. Daher ist die Hauptaufgabe der Aufmerksamkeit die Selektion wahrgenommener Informationen aus unserem akustischen Umfeld, welche zu einer adäquaten Verhaltenssteuerung führen sollte (Kayser, Petkov, Lippert, & Logothetis, 2005). Auf dieser Basis kann konkludiert werden, dass Aufmerksamkeit für uns eine tragende Rolle für die grundlegenden und relevanten Aspekte von Wahrnehmung, Kognition und Handlung spielt (Johnson & Proctor, 2004).

¹ Der internationalen Konvention entsprechend werden ‚Abweichter‘ in der vorliegenden Arbeit als ‚Deviant‘-Reize bzw. ‚Deviants‘ bezeichnet.

1.1.1 Akustische Aufmerksamkeit infolge von Devianz

Bereits im Jahre 1963 nahm Sokolov an, dass ein neuronales System im menschlichen Hirn existiert, welches sich insbesondere für die Detektion von Veränderungen (im Englischen: *change detection*) in unserem akustischen Umfeld verantwortlich zeigt. Neuere Forschungsergebnisse, welche vor allem mittels Studien in der akustischen Modalität gewonnen werden konnten, legen die Vermutung nahe, dass die Detektion von Veränderungen in unserem akustischen Umfeld durch zwei unterschiedliche Aufmerksamkeitsformen moduliert werden kann: ungerichtete und gerichtete bzw. automatische Aufmerksamkeit (im Englischen: *involuntary and voluntary/automatic attention*) (Bledowski, Prvulovic, Goebel, Zanella, & Linden, 2004; Herrmann & Knight, 2001). Alternativ ist in der Literatur ebenso eine Einteilung in sowohl *endogene* als auch *exogene* Kontrolle der Aufmerksamkeit beschrieben (Yantis, 2000).

Die Zuwendung ungerichteter Aufmerksamkeit tritt in erster Linie unabhängig von einer Aufmerksamkeitsmodulation auf, ist reizgetrieben und vor allem durch die aufwärtsgerichtete (im Englischen: *bottom-up*) Verarbeitung abweichender bzw. devianter Reize in unserem akustischen Umfeld gekennzeichnet. Im Gegensatz dazu ist eine gerichtete Aufmerksamkeitszuwendung durch eine willentliche und absichtliche sowie kognitive Reizverarbeitung, also durch abwärtsgerichtete bzw. arbeitsgedächtnisgetriebene (im Englischen: *top-down*) Informationsverarbeitung charakterisiert (Fritz et al., 2007; Kaya & Elhilali, 2017).

In der akustischen Modalität wurde in der Vergangenheit die Verarbeitung abweichender Reize durch Näätänen (1990, 1992) und Schröger (1997) bereits sehr gut untersucht. Besonders hervorzuheben ist hierbei, dass die Abweichung bzw. *Devianz* (im Englischen: *deviance*) eines wahrgenommenen Reizes bestimmt, inwieweit diesem Aufmerksamkeit zugewendet wird. Anders ausgedrückt bedeutet dies: Je devianter ein dargebotener Reiz ist, desto mehr Aufmerksamkeit wird diesem speziellen Reiz zugewendet (Watkins, Dalton, Lavie, & Rees, 2007). Das Erkennen bzw. die Detektion devianter Reize ist gemeinhin auch als sogenannte *Devianzdetektion* (im Englischen: *deviance detection*) bekannt (Schröger, 1997). Bei diesem speziellen Prozess

wird jeder wahrgenommene akustische Reiz vollständig durch einen akustischen Veränderungsdetektor (im Englischen: *acoustic change detector*) analysiert (Garrido, Kilner, Stephan, & Friston, 2009; Kraus & Nicol, 2009; Näätänen, 1990, 1992) und löst, wenn er von einem zuvor wahrgenommenen Reiz abweicht, ein Signal zum Wechsel der Aufmerksamkeit (im Englischen: *attentional switch*), aus (Schröger, 1996). Genauer gesagt, führt die Detektion von Veränderungen und Devianz in unserem akustischen Umfeld in Abhängigkeit ihrer abweichenden physikalischen Reizeigenschaften (bspw. Frequenz, Reizintensität, Lautheit etc.) infolge der zuvor erfolgten Veränderungsdetektion zu einer sehr schnellen und automatischen Orientierungsreaktion (im Englischen: *orientational response*) (Näätänen, 1990, 1992). Infolgedessen kann es also zu einem unwillentlichen sowie willentlichen Wechsel der Aufmerksamkeit kommen, welcher je nach aktueller Reizsituation in unserem akustischen Umfeld entweder zu einer unbewussten oder bewussten Devianzdetektion sowie Auslösung einer ungerichteten oder gerichteten Aufmerksamkeitszuwendung führen kann (Esce-
ra, Alho, Winkler, & Näätänen, 1998; Schröger, 1996).

1.1.2 Akustische Aufmerksamkeit infolge von Salienz

Laut Uddin (2017) können wahrgenommene Reize nicht nur aufgrund ihrer Devianz unterschieden werden (vgl. 1.1.1), sondern ebenfalls in Bezug auf deren Wichtigkeit sowie Auffälligkeit bzw. *Salienz* (im Englischen: *saliency* bzw. *saliency*). Folglich unterscheidet sich ein salienter Reiz im Gegensatz zu einem nicht-salienten Reiz besonders dadurch, dass wir unsere Aufmerksamkeit aufgrund bestimmter und auffälliger Reizmerkmale ganz konkret auf diesen speziellen und somit für uns wichtigen Reiz in unserem Umfeld richten. Dieses Phänomen ist in der Literatur ebenfalls als *reizgetriebene Salienz* bekannt, da gezeigt werden konnte, dass dieser Verarbeitungsprozess automatisch und mühelos abläuft (Uddin, 2017). Folglich ist die reizgetriebene Salienz in besonderem Maße mit einer aufwärtsgerichteten Reizverarbeitung bzw. einer reizgetriebenen Aufmerksamkeitsmodulation assoziiert (Fritz et al., 2007; Kaya & Elhilali, 2017 und vgl. 1.1). Im Unterschied dazu kann Salienz aber auch in Folge ei-

ner abwärtsgerichteten Reizverarbeitung sowie durch eine abwärtsgerichtete bzw. arbeitsgedächtnisgetriebene Informationsverarbeitung moduliert werden (Uddin, 2017).

Bisher wurde Salienz bzw. die Verarbeitung salienter im Vergleich zu nicht-salienten Reizen vorrangig in der visuellen Modalität untersucht (Desimone & Duncan, 1995; Itti & Koch, 2001; Koch & Ullman, 1987), wobei sich der saliente Reiz eindeutig von weiteren bzw. umgebenden Reizen unterscheiden und auf diese Weise besonders stark hervorsteicht. Unterscheidet sich der saliente Reiz nur in einer einzigen Dimension von den weiteren Reizen, wird dieser außergewöhnlich schnell erkannt. Unterscheidet sich der saliente Reiz von den nicht-salienten Reizen jedoch in mehreren Merkmalen, dauert die Erkennung des salienten Reizes länger (Uddin, 2017). In der visuellen Modalität konnte gezeigt werden, dass die Verarbeitung salienter visueller Reize auf sogenannten *visuellen Salienzkarten* (im Englischen: *visual saliency maps*) basiert, auf denen die die Salienz des Reizes in unserer visuellen Umwelt auf zweidimensionalen Karten kodiert wird (Koch & Ullman, 1987; Uddin, 2017).

Im Unterschied zu den zuvor genannten Untersuchungen in der visuellen Modalität sind die grundlegenden Verarbeitungsprozesse akustischer salienter Reize noch weitestgehend unerforscht. Bis dato wurden nur sehr vereinzelt Forschungsergebnisse mit akustischen Reizen (z.B. Tönen) alleine oder in Kombination mit visuellen Reizen berichtet (McDonald, Störmer, Martinez, Feng, & Hillyard, 2013). Bereits im Jahre 2005 wurde von Kayser et al. ein grundlegendes Modell basierend auf sogenannten *auditiven Salienzkarten* (im Englischen: *auditory saliency maps*), analog zum bereits vorhandenen und erfolgreich validierten Konzept der visueller Salienzkarten, postuliert. Genauer gesagt kann aktuell davon ausgegangen werden, dass akustische Reize unseres Umfelds auf zweidimensionalen Karten kodiert werden, wobei das salienteste Merkmal bzw. der salienteste Reiz in der Umwelt ausgewählt wird. Diese Hypothese konnte experimentell mithilfe verhaltensrelevanter Daten von sowohl Primaten als auch Menschen bestätigt werden (Kayser et al., 2005). Daher kamen die Autoren der Studie zu der Schlussfolgerung, dass Salienz entweder durch die Implementierung ähnlicher Verarbeitungsmechanismen in verschiedenen unisensorischen Hirnregionen oder aber durch denselben Mechanismus in multisensorischen Hirnregionen bestimmt

wird. Zusätzlich nehmen die Autoren der Studie an, dass verschiedene sensorische Hirnregionen auf gemeinsame Verarbeitungsprozesse salienter Reize angewiesen sind. Um diese Annahme zu bestätigen sind allerdings weitere neurophysiologische Befunde, vor allem in Bezug auf ihre grundlegenden Verarbeitungsprozesse salienter Reize in der auditiven Modalität, notwendig.

Auf neurophysiologischer Ebene deuten die Ergebnisse mehrerer bildgebender Studien, welche bspw. mittels fMRT gewonnen werden konnten daraufhin, dass saliente Reize primär im sogenannten bilateralen *Saliennetzwerk* (im Englischen: *saliency network*, SN) verarbeitet werden. Zu den Kernstrukturen des Saliennetzwerks zählen nicht nur der anteriore (vordere) Teil des cingulären Cortex² (ACC; Brodmann Areale³ 24/32/33) und beide bilateralen Lobi insularis⁴ (BA 13), sondern ebenfalls subkortikale Verarbeitungsregionen sowie bspw. Strukturen des limbischen Systems (allen voran die Amygdala) (Menon & Uddin, 2010; Seeley et al., 2007; Uddin, 2014, 2017), siehe Abbildung 1. Ganz besonders sei an dieser Stelle an den Lobus insularis und den ACC verwiesen: In den letzten Jahren konnten vor allem einige bildgebende Studien aufzeigen, dass der Lobus insularis, allen voran der anteriore Teil (im Englischen: *anterior insula*, AI), neben der Verarbeitung salienter Reize ebenfalls für die Aufrechterhaltung höherer kognitiver Kontrollprozesse sowie die Verarbeitung aufmerksamkeitsrelevanter Prozesse zuständig ist (Menon & Uddin, 2010). Im Unterschied dazu zeigt der ACC in erster Linie eine signifikant höhere Aktivierung während (1) der Verarbeitung von selbst- im Vergleich zu fremdbezogenen Reizen (Qin & Northoff, 2011), (2) der Detektion und Verarbeitung verhaltensrelevanter Fehler (Bush, Luu, & Posner, 2000) sowie (3) der Modulation von Aufmerksamkeitsprozessen im Allgemeinen (Weissman, Gopalakrishnan, Hazlett, & Woldorff, 2005). Saliente bzw. deviante Reize werden auf neurophysiologischer Ebene nicht nur im zuvor be-

² im Englischen: anterior cingulate cortex (ACC)

³ In der vorliegenden Arbeit werden diese der Einfachheit halber nachfolgend mit BA bzw. BAs abgekürzt.

⁴ Im Deutschen ist diese Hirnregion ebenfalls als Inselrinde, Inselcortex, Insula sowie Reilsche Insel bekannt.

schriebenen SN verarbeitet, sondern ebenfalls in zwei weiteren Netzwerken, welche im nächsten Abschnitt kurz vorgestellt werden.

1.1.3 Grundlegende neuronale Quellen der Verarbeitung devianter bzw. salienter Reize

Basierend auf einem einflussreichen theoretischen Modell zur Aufmerksamkeitsmodulation von Corbetta und Shulman (2002) sowie den gewonnenen Daten einer jüngsten Meta-Analyse von Kim (2014) kann postuliert werden, dass die Verarbeitung devianter bzw. salienter Reize in Kombination mit einer gleichzeitig stattfindenden Aufmerksamkeitsmodulation während der *aufwärtsgerichteten* und *abwärtsgerichteten* Reizverarbeitung nicht nur im zuvor genannten Salienznetzwerk verortet ist, sondern augenscheinlich ebenfalls in zwei klar voneinander getrennten fronto-parietalen Netzwerken, nämlich im *dorsalen* sowie *ventralen Aufmerksamkeitsnetzwerk*. Die gewonnenen Daten der Meta-Analyse von Kim (2014) legen nahe, dass das bilaterale *dorsale Aufmerksamkeitsnetzwerk* (im Englischen: *dorsal attention network*, DAN) aus der inferior frontalen Übergangszone⁵ (BAs 6/9/44), dem Lobus parietalis superior/superioren Parietallappen⁶ (BA 7), dem Sulcus intraparietalis medius⁷ (BA 6/7/46) und dem Lobus temporalis medius/medialen Temporallappen⁸ (BA 21) besteht. Im Gegensatz dazu umfasst das vorwiegend rechts lateralisierte *ventrale Aufmerksamkeitsnetzwerk* (im Englischen: *ventral attention network*, VAN) die temporo-parietale Übergangszone⁹ (BAs 39/40), den anterioren (vorderen) Teil des Lobus insularis (BA 13), das Operculum frontale (BAs 44/45/47) bzw. den Gyrus frontalis inferior¹⁰ (BA 5) und den ACC (BAs 24/32/33) (Corbetta & Shulman, 2002; Kim, 2014;

⁵ im Englischen: *inferior frontal junction* (IFJ)

⁶ im Englischen: *superior parietal lobule* (SPL)

⁷ im Englischen: *medial intraparietal sulcus*

⁸ im Englischen: *medial temporal lobe*

⁹ im Englischen: *temporo-parietal junction* (TPJ)

¹⁰ im Englischen: *inferior frontal gyrus* (IFG)

Vossel, Geng, & Fink, 2014), siehe Abbildung 1.

Basierend auf den Befunden bisheriger fMRT-Studien kann davon ausgegangen werden, dass das DAN kontinuierlich Ressourcen bereit hält und sowohl auf deviante als auch auf nicht deviante Reize in unserem Umfeld reagiert und sich dieses Aufmerksamkeitsnetzwerk speziell für die Aufrechterhaltung von Aufmerksamkeits- und Arbeitsgedächtnisressourcen verantwortlich zeigt. Im Gegensatz dazu wird angenommen, dass das VAN vorrangig für die Detektion devianter Reize in unserem Umfeld und daher spezifisch mit der Informationsverarbeitung salienter bzw. devianter (aber nicht irrelevanter Reize) verantwortlich ist und schlussendlich mit einer gerichteten Aufmerksamkeitszuwendung assoziiert ist. Daraus folgt, dass ein solcher Reiz zu einer Aktivierung des VAN führt, welche während der weiteren Verarbeitung mit einer Orientierungsreaktion einhergeht. Infolgedessen wird darauf aufbauend eine geeignete Verhaltensreaktion durch eine gerichtete Reizverarbeitung und Aufmerksamkeitsmodulation initiiert (Palaniyappan & Liddle, 2012).

Wie auch das VAN, wird das SN mit der automatischen Selektion einer adaptiven und geeigneten (Verhaltens-)Reaktion assoziiert (Menon & Uddin, 2010). Obwohl das VAN im Unterschied zum bilateralen SN eher rechts lateralisiert zu sein scheint, sehen einige wenige Forscher beide Netze angesichts der hohen funktionellen und anatomischen Überschneidungen als Teile eines einzelnen Netzwerks an (Kucyi, Hodaie, & Davis, 2012; Uddin, 2017). Die meisten Forscher jedoch vertreten die alternative Hypothese, dass es sich um zwei voneinander getrennte Netzwerke handelt (Cole et al., 2013; Power et al., 2011). Um diese Grundannahme zu bestätigen sind allerdings weitere neurophysiologische Untersuchungen und Befunde, vor allem in Bezug auf die gemeinsamen sowie unterschiedlichen funktionellen und anatomischen Korrelate des VAN und SN, nötig.

Nicht nur die Devianz oder Salienz eines wahrgenommenen akustischen Reizes entscheidet darüber, ob und wann wir Aufmerksamkeit auf diesen richten, sondern auch ob dieser einen klaren Selbst- oder Fremdbezug aufweist. Daher soll auf die Wahrnehmung selbst- im Gegensatz zu fremdbezogenen Reizen (bzw. fremder Reize) im nächsten Abschnitt näher eingegangen werden.

1.2 Wahrnehmung selbst- und fremdbezogener Reize

„Wer andere kennt, ist klug. Wer sich selber kennt, ist erleuchtet.“

Laozi, Chinesischer Philosoph

Wir sind fortlaufend vielfältigen Geräuschquellen in unserem akustischen Umfeld ausgesetzt (vgl. Einleitung Kapitel 1). Durch komplexe neuronale Verarbeitung unseres Hirns sind wir nicht nur in der Lage diese verschiedenen Geräusche wahrzunehmen, sondern diese auch einer eindeutigen Geräuschquelle zuzuordnen. Eine zentrale Geräuschquelle stellen wir dabei selbst dar. Genauer gesagt müssen wir feststellen, ob ein wahrgenommener akustischer Reiz zu uns oder zu einer anderen Person gehört bzw. von uns selbst oder einer anderen Person produziert wurde und somit für unser Verhalten relevant ist (Gillihan & Farah, 2005). Daher wird ein wahrgenommener Reiz als verhaltensrelevant eingestuft, wenn dieser einen deutlichen Selbstbezug aufweist (Damasio & Meyer, 2009). Die Erforschung des „Selbst“ hat in der Geschichte der Philosophie eine lange Tradition und hat daher in den letzten Jahren auch die Aufmerksamkeit der Psychologie und der Neurowissenschaft sowie ebenfalls der kognitiven Neurowissenschaft auf sich gezogen (Christoff, Cosmelli, Legrand, & Thompson, 2011). Tatsächlich ist die grundlegende Unterscheidung zwischen dem „Selbst“ und unserem Umfeld (das für uns „Fremde“) ebenso wie die Verarbeitung selbstbezogener Reize im Allgemeinen ein wesentlicher Bestandteil unseres psychologischen Lebens (Gillihan & Farah, 2005; James, 1950).

In zahlreichen vorhergehenden Verhaltensstudien (Kaplan, Aziz-Zadeh, Uddin, & Iacoboni, 2008; Nakamura et al., 2001; Tacikowski, Cygan, & Nowicka, 2014; Tacikowski & Nowicka, 2010) sowie mithilfe von Meta-Analysen (Northoff et al., 2006) wurden die zeitliche und neurophysiologische Ebene, die der nicht-attentierten und attentierten Verarbeitung von selbstbezogenen Reizen wie bspw. dem eigenen Gesicht oder dem eigenen Namen zugrunde legen, untersucht. Dies wurde auch durch

eine Reihe von neueren Studien belegt, die weniger vertraute selbstbezogene Reize (wie bspw. die eigenen Schuhe, der eigene Regenschirm oder das eigene Mobiltelefon) als Reizmaterial verwendeten (Esslen, Metzler, Pascual-Marqui, & Jäncke, 2008; Herbert, Herbert, Ethofer, & Pauli, 2011; Miyakoshi, Nomura, & Ohira, 2007; Roye, Schröger, Jacobsen, & Gruber, 2010; Sui, Zhu, & Han, 2006). Auf neurophysiologischer Ebene konnten die Ergebnisse mehrerer vorhergegangener Studien mithilfe von EKPs (vgl. 2.2) eindeutig belegen, dass die Modulation evozierter EKPs bereits im Zeitfenster der N2/P2-Komponenten (vgl. 2.4) zu einer bevorzugten Verarbeitung selbstbezogener bzw. sehr vertrauter Reize (z.B. des eigenen Namens oder Gesichts) führt (Caharel et al., 2002). Ebenfalls wurde bereits vereinzelt von zeitlich frühen Unterschieden evozierter EKP-Komponenten berichtet, z.B. im Zeitfenster der P1-Komponente, sowohl während der visuellen und akustischen Reizdarbietung selbst- im Gegensatz zu fremdbezogenen Pronomen (Blume & Herbert, 2014; Herbert, Blume, & Northoff, 2015; Herbert et al., 2011; Sui et al., 2006) als auch während der Darbietung für die Versuchsperson (VP) bekannter und unbekannter Gegenstände (Miyakoshi et al., 2007).

Selbstbezogene Reize erhalten daher einen privilegierten Zugang zu unserem Bewusstsein bzw. zu unserer Aufmerksamkeit und werden im Vergleich zu fremdbezogenen (bzw. uns gänzlich unbekannt) Reizen bevorzugt und mit hoher Effizienz verarbeitet. Daher deuten die Befunde der zuvor benannten Studien darauf hin, auch solche, die weniger bekannte und weniger auffällige selbstbezogene Reize verwenden, dass unser Hirn schnell und mühelos zwischen selbst- und fremdbezogenen Reizen diskriminiert, selbst wenn wir dazu nicht explizit angewiesen werden. Daraus lässt sich schließen, dass die bevorzugte Verarbeitung selbstbezogener Reize ebenso während der reinen Reizdarbietung stattfindet, auch wenn keine explizite Reizidentifikation in Bezug auf den Selbst- oder Fremdbezug erforderlich ist.

Trotz der zahlreichen oben zusammengefassten Beweise ist weiterhin unklar, ob die bevorzugte Verarbeitung selbstbezogener Reize auch für sensorische (bspw. akustische) Informationen gilt, die durch eigene oder fremde Bewegungen bzw. Handlungen erzeugt wurden und wenn ja, welche neuronalen Generatorquellen dieser Art

der Selbstwahrnehmung während einer ungerichteten Aufmerksamkeitszuwendung zugrunde liegen.

1.2.1 Grundlegende neuronale Quellen der Verarbeitung selbst- und fremdbezogener Reize

Auf neurophysiologischer Ebene konnte eine große Anzahl von fMRT- und metaanalytischer Studien zeigen, dass die Verarbeitung von selbstbezogenen im Vergleich zu fremdbezogenen Reizen (wie bspw. das eigene Gesicht oder der eigene Name) zu statistisch signifikanten Unterschieden in medialen Hirnstrukturen wie dem dorsomedialen präfrontalen Cortex¹¹ (DMPFC; BAs 9/10), dem orbitomedialen präfrontalen Cortex¹² (OMPFC; BAs 10/11/12), dem Praecuneus (BA 7), dem posterioren cingulären Cortex¹³ (PCC; BA 23/32) und dem dorsalen ACC¹⁴ (BAs 24/32) (Northoff et al., 2006; Northoff & Bermpohl, 2004; Qin et al., 2012) führt. Angesichts der medialen Lage der vorgenannten Hirnregionen wird angenommen, dass die Verarbeitung selbstbezogener Reize besonders hoch mit Aktivierungen in kortikalen Mittellinienstrukturen (im Englischen: *cortical midline structures, CMS*) korreliert (Northoff et al., 2006; Northoff & Bermpohl, 2004), siehe Abbildung 1. Darüber hinaus konnten die Befunde zahlreicher fMRT-Studien zeigen, dass vor allem kortikale Strukturen, die vorrangig zum anterioren CMS gehören (wie bspw. der ACC), während der Verarbeitung von selbstbezogenen Reizen aktiviert sind (Qin et al., 2012).

Daher zeigen die beschriebenen Befunde eindrücklich, dass die Verarbeitung spezieller selbst- im Gegensatz zu fremdbezogener Reize (z.B. das eigene Gesicht oder die eigene Stimme) durch spezifische und funktionell unterschiedliche Repräsentationen im menschlichen Hirn fest verankert sind. Eine eindeutige und einheitliche Lokalisation selbstbezogener Prozesse basierend auf selbstbezogenen Bewegungsinformatio-

¹¹ im Englischen: *dorsomedial prefrontal cortex*

¹² im Englischen: *orbitomedial prefrontal cortex*

¹³ im Englischen: *posterior cingulate cortex*

nen kann hiernach noch nicht getroffen werden und bedarf daher der weiteren Untersuchung.

Nicht nur ein möglicher Selbst- oder Fremdbezug eines wahrgenommenen akustischen Reizes entscheidet wie dieser im Hirn verarbeitet wird, sondern auch ob dieser bewegungsbezogene Informationen enthält oder nicht. Daher soll auf die Wahrnehmung rein bewegungsbezogener Reize im nächsten Abschnitt näher eingegangen werden.

1.3 Wahrnehmung rein bewegungsbezogener Reize sowie deren zugrunde liegenden neuronalen Korrelate

Mittels Einzelzelleableitungen im Makakenhirn konnte eine spezielle Art von Neuronen identifiziert werden, die nicht nur aktiv sind, wenn der Primat eine bestimmte Bewegung oder Handlung ausführte (z.B. Greifen), sondern auch, wenn das Tier die entsprechende Bewegung oder Handlung lediglich passiv beobachtete (Fogassi et al., 2005; Gallese, Fadiga, Fogassi, & Rizzolatti, 1996; Rizzolatti, Fadiga, Gallese, & Fogassi, 1996). Daher wurde diese „spezielle“ Art von Neuronen auch als sogenannte *Spiegelneuronen* (im Englischen: *mirror neurons*, MN) bekannt, welche demnach eine sehr hohe Sensitivität für biologische, aber nicht mechanische (nicht-biologische) Bewegungen bzw. Handlungen zeigen. Im Makakenhirn finden sich diese Spiegelneuronen vorrangig im Lobus frontalis (Bereich F5 im Frontallappen) sowie im Lobus parietalis inferior¹⁵ (Cattaneo & Rizzolatti, 2009; Giacomo Rizzolatti & Craighero, 2004). Dementsprechend können diese beiden Hirnregionen zusammen als frontoparietales Netzwerk angesehen werden, das in der Literatur auch als sogenanntes Spiegelneuronensystem (im Englischen: *mirror neuron system*, MNS) bekannt geworden ist. Basierend auf seiner funktionellen Spezifität kann dieses Netzwerk daher als neuronale Grundlage des Bewegungs- bzw. Handlungsverständnisses im Primatenhirn betrachtet werden.

¹⁵ im Englischen: *inferior parietal lobule (IPL)*

Es stellt sich jedoch die Frage, ob dieses Netzwerk auch im menschlichen Hirn zu finden ist, da Einzelzelleableitungen im gesunden menschlichen Hirn, im Gegensatz zu Einzelzelleableitungen im Primatenhirn, bis heute praktisch nicht umsetzbar sind (Caspers, Zilles, Laird, & Eickhoff, 2010). Darauf aufbauend stellten Aglioti und Pazzaglia im Jahr 2010 die Hypothese auf, dass dieses Netzwerk während einer fundamentalen Phase der Informationsverarbeitung aktiviert ist und zudem nicht ausschließlich im Primatenhirn zu finden ist. Daher scheint es wenig überraschend, dass die Befunde zahlreicher aussagekräftiger fMRT-Studien zeigen konnten, dass analog zu den gewonnenen neurophysiologischen Befunden der Primatenforschung Spiegelneurone offenkundig ebenfalls im menschlichen Hirn zu finden sind (Cattaneo & Rizzolatti, 2009; Macuga & Frey, 2011). Auf Grundlage dieser Forschungsergebnisse wird postuliert, dass das menschliche MNS aus dem ventralen Teil des prämotorischen Cortex¹⁶ (PMC; BA 6), dem Lobus parietalis inferior (BAs 39/40) sowie dem Sulcus temporalis superior¹⁷ (STS; BA 22) besteht (Cattaneo & Rizzolatti, 2009), siehe Abbildung 1. Darüber hinaus regen Caspers et al. (2010) basierend auf den Ergebnissen einer koordinatenbasierten Meta-Analyse an, welche die Ergebnisse von insgesamt 87 bildgebender Studien (83 fMRT- sowie 4 PET-Studien) mit insgesamt 1289 VPn zusammenfasste, dass die zuvor genannten Strukturen des „traditionellen“ MNS um folgende Hirnregionen erweitert werden sollten: dem supplementär-motorischen Areal¹⁸ (SMA; BA 6), dem posterioren Teil des Gyrus temporalis medius¹⁹ (BA 39), dem Lobus temporalis inferior²⁰ (BA 37), dem Lobus parietalis superior²¹ (BAs 5/7) sowie dem Gyrus frontalis inferior²² (BAs 44/45), siehe Abbildung 1. Diese spezielle Art der Meta-Analyse zielt im besonderen Maße darauf ab, Hirnregionen zu identifizieren, welche während einer bestimmten Klasse von Paradigmen sowie zusätzlich über mehrere verschiedene Studien kohärent aktiviert werden (Eickhoff et

¹⁶ im Englischen: *ventral premotor cortex (vPMC)*

¹⁷ im Englischen: *superior temporal sulcus (STS)*

¹⁸ im Englischen: *supplementary motor area (SMA)*

¹⁹ im Englischen: *medial temporal gyrus (MTG)*

²⁰ im Englischen: *inferior temporal lobe*

²¹ im Englischen: *superior parietal lobe (SPL)*

²² im Englischen: *inferior frontal gyrus (IFG)*

al., 2009; Laird et al., 2009; Laird et al., 2005).

Wie bereits vorher beschrieben, konzentrierte sich die Erforschung der grundlegenden neuronalen Korrelate des menschlichen MNS hauptsächlich auf neurophysiologischen Untersuchungen zur Bewegungs- und Handlungsbeobachtung in der visuellen Modalität. Interessanterweise zeigte eine Reihe neurophysiologischer Studie mittels Einzelzelleableitungen im Makakenhirn, dass Aktivierungsmuster der aufgezeichneten Aktivität einzelner Neuronen nicht nur bei der Darbietung rein visueller Reize, die komplexe Bewegungen oder Handlungen zeigten, feuerten, sondern ebenfalls als das Tier die entsprechende komplexe Bewegung bzw. Handlung nur hörte (Kohler et al., 2002). Folglich sind die hier berichteten Ergebnisse aus früheren Untersuchungen mit Makaken in der visuellen Modalität konsistent und können dementsprechend auf die auditive Modalität übertragen werden. Darüber hinaus wird aufgrund der berichteten Ergebnisse angenommen, dass diese multimodalen Neuronen als *auditiv-visuelle Spiegelneuronen* angesehen werden können, die zur Bewegungs- und Handlungswahrnehmung beitragen, unabhängig davon, ob diese Bewegung bzw. Handlung auf visuellen oder akustischen Informationen beruht (D'Ausilio, 2007). Anders ausgedrückt bedeutet dies, dass Spiegelneurone auf neurophysiologischer Ebene demnach als maßgebliches Bindeglied zwischen perzeptuellen und handlungsbezogenen Informationen angesehen werden können. Folglich glauben einige Forscher, dass diese spezielle Art von multimodalen Spiegelneuronen für die Abbildung komplexer Bewegungs- bzw. Handlungsgeräusche auf ihre entsprechende kortikale Repräsentation verantwortlich sind, auch wenn diesem Prozess keine simultane Bewegungs- bzw. Handlungsausführung vorangegangen ist. Um diese Annahme zu bestätigen sind allerdings weitere neurophysiologische Befunde, vor allem in Bezug auf ihre grundlegenden Verarbeitungsprozesse im menschlichen Hirn, notwendig.

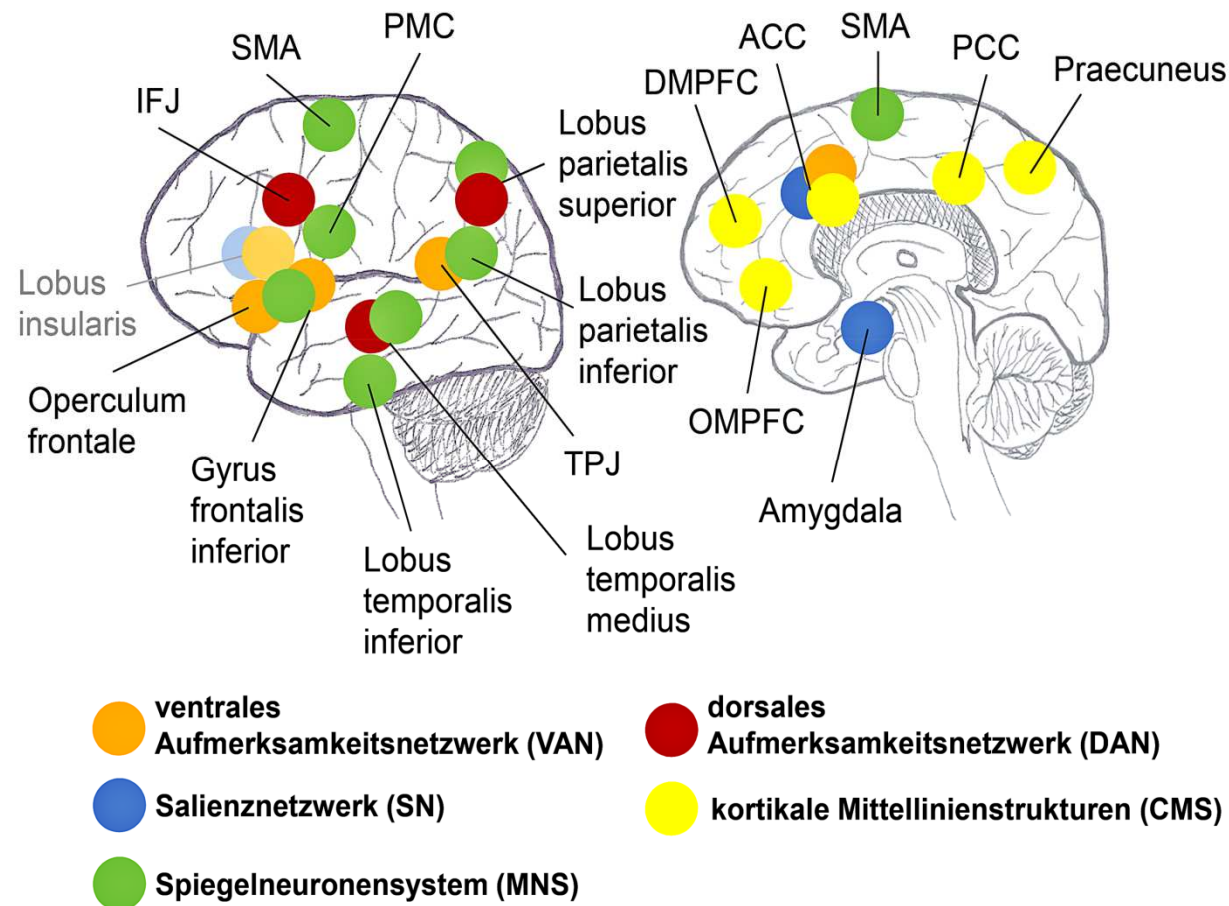


Abbildung 1. Schematische Darstellung und Übersicht der in Kapitel 1 vorgestellten Hirnregionen und eine Einteilung in ihre zugrunde liegenden Netzwerke. Der Lobus insularis ist in blasseren Farben dargestellt, da sich diese Hirnregion in Wirklichkeit versteckt unterhalb der Großhirnrinde befindet. *Abkürzungen: ACC = anteriorer cingulärer Cortex; DMPFC = dorsomedialer präfrontaler Cortex; IFJ = inferior frontale Übergangszone; OMPFC = orbitomedialer präfrontaler Cortex; PCC = posteriorer cingulärer Cortex; PMC = prä-motorischer Cortex; SMA = supplementär-motorisches Areal; TPJ = temporo-parietale Übergangszone.*

Kapitel 2: Das Elektroenzephalogramm (EEG)

„Ich glaube also in der Tat, das Elektroenzephalogramm des Menschen gefunden und hier zum ersten Mal veröffentlicht zu haben. Das EEG stellt eine fortlaufende Kurve mit ständigen Schwankungen dar, an der man, wie schon immer wieder hervorgehoben, die großen Wellen erster Ordnung mit einer Durchschnittsdauer von 90 ms und die kleineren Wellen zweiter Ordnung von durchschnittlich 35 ms unterscheiden kann. Die größeren Ausschläge haben einen Wert von im Höchstmaß 0,00015-0,0002 Volt.“

Hans Berger (1929), deutscher Physiologe, Psychiater sowie Entdecker des humanen EEG

Die grundlegenden neuronalen Korrelate der Aufmerksamkeit können nicht nur mithilfe der fMRT-Methodik näher untersucht werden, sondern auch durch den Einsatz des Elektroenzephalogramms (EEG). Durch die Anordnung zahlreicher Elektroden auf der Oberfläche der Kopfhaut (Skalp) bietet das EEG die Möglichkeit, die hirnelektrische Aktivität des menschlichen Hirns nicht-invasiv mit einer hohen zeitlichen Auflösung, zumeist im Zeitfenster von einer Millisekunde, grundlegend zu untersuchen (Luck, 2005).

Nachfolgend wird mit den Methode des Elektroenzephalogramms (EEG) und der daraus extrahierten ereigniskorrelierten Potentiale (EKPs) ein neurophysiologischer Untersuchungsansatz näher vorgestellt, der Aussagen zur funktionellen Neuroanatomie der Verarbeitung einfacher und komplexer akustischer Reize mit hoher zeitlicher Auslösung gestattet.

2.1 Ursprung des EEG

Der menschliche Kopf besteht grob gesagt aus drei unterschiedlichen Schichten: (1) dem Skalp, (2) dem Schädel(knochen) und (3) dem Hirn. Aufgrund der Dämpfung des Skalps und dem darunterliegenden Schädelknochen ist die hirnelektrische Aktivität eines einzelnen Neurons zu gering, um von den Elektroden als EEG aufgezeichnet werden zu können. Daher können nur große Populationen von aktiven und gleichzeitig synchron feuernenden Neuronen, auch als sogenannter Neuronenverband (im Engli-

schen: *cluster*) bekannt, ein genügend großes Potential erzeugen, welches als Summe der hirnelektrischen Aktivität des Gehirns aufgezeichnet werden kann. Diese elektrischen Spannungsdifferenzen auf dem Skalp entstehen vor allem durch die Aktivität der Zellen im zerebralen Cortex (Großhirnrinde), wobei weitergeleitete subkortikale Potentiale nur einen sehr geringen Anteil zum Gesamtsignal beitragen (Luck, 2005).

Physikalisch kann diese gleichzeitig synchron feuernde Neuronenpopulation als elektrischer Dipol angesehen werden, dessen resultierendes elektrisches Feld sich räumlich auf dem Skalp ausbreitet und dort mittels EEG abgeleitet werden kann. Daher erfasst jede EEG-Elektrode die hirnelektrische Aktivität von vielen verschiedenen neuronalen Generatoren, welche senkrecht zur nahen Hirnoberfläche liegen (Michel & Murray, 2012). Da die auf dem Skalp resultierenden elektrischen Spannungsdifferenzen zwischen 50 und 150 Mikrovolt (μV) nur sehr schwach ausgeprägt sind, muss das kontinuierlich aufgezeichnete EEG-Signal während der Ableitung verstärkt werden. Die Anzahl der digitalisierten und aufgezeichneten Datenpunkte pro Sekunde wird in der SI-Einheit Hertz (Hz) angegeben und ist ebenfalls als sogenannte Abtastrate (im Englischen: *sampling rate/frequency*) bekannt (Luck, 2005).

2.2 Ereigniskorrelierte Potentiale (EKPs)

Die aufgezeichnete Gehirnaktivität ist im rohen EEG-Signal sowohl in Form von Spikes, Rhythmen als auch als scheinbar zufällige Ereignisse sichtbar (Luck, 2005). Im Allgemeinen besteht das rohe EEG-Signal aus zwei wesentlichen Bestandteilen, einerseits den evozierten EKPs als zeitlich exakt fixierte Ereignisse (bspw. in Bezug auf einen dargebotenen Reiz) und andererseits dem zufälligen Hintergrund-EEG (Spontan-EEG und Rauschen) (Kappenman & Luck, 2011). Die kontinuierlichen Frequenz- und Amplitudenveränderungen des Spontan-EEGs sind vorrangig vom Aktivitätsniveau der VP abhängig. Im Gegensatz dazu können EKPs als eigenständige und ereigniskorrelierte Erscheinungen hirnelektrischer Aktivität angesehen werden, welche unter identischen Experimentalbedingungen jederzeit zuverlässig reproduzierbar sein sollten. Hierbei ist wichtig zu beachten, dass die Amplituden der gemittelten EKPs im Ver-

gleich zu den Amplituden des rohen EEG-Signals (zwischen 50 und 150 μV) im Regelfall nur im Bereich von wenigen Mikrovolt (zwischen 1 und 15 μV) liegen (Fabiani, Gratton, & Coles, 2000).

Die Mittelung zahlreicher kleiner EEG-Segmente (auch als sogenannte *Epochen* bekannt) führt zur Extraktion der evozierten EKPs, die zeitlich an dargebotene Reize oder spezifische Ereignisse (z.B. Tastendruck der VP als Reaktion auf einen dargebotenen Reiz) kausal gekoppelt sind. Durch die Mittelung (im Englischen: *averaging*) dieser reizgebunden Epochen wird die zufällige Hintergrundaktivität des EEG, also die reizunabhängigen Bestandteile, eliminiert und somit das Signal-Rausch-Verhältnis (im Englischen: *signal-to-noise ratio*) wesentlich verbessert (Luck, 2005). Das Resultat ist ein repräsentatives Mittelwertsignal bzw. eine Wellenform, die im Regelfall aus einer Reihe von abwärts- und aufwärtsgerichteten Spitzen bzw. Gipfeln (im Englischen: *peaks*) besteht. Diese lokalen Minima und Maxima des EKPs werden auch als *Komponenten* bezeichnet, welche üblicherweise aufgrund ihrer räumlichen Verteilungen auf dem Skalp (auch als EKP-Topographie bekannt), ihrer Polarität (negativ oder positiv), ihrer Amplitude (Einheit: μV) und ihrer Latenz (Einheit: ms) näher charakterisiert werden (Luck, 2005). Zusätzlich wird angenommen, dass extrahierte EKP-Komponenten einem bestimmten Generatorprozess im Gehirn zugrunde liegen bzw. einen charakteristischen Indikator für die räumlich unterschiedliche Verteilung auf dem Skalp darstellen (Näätänen & Picton, 1987). Daher kann mittels dieser extrahierten Komponenten vor allem die zeitliche Differenzierung neuronaler Aktivität in Echtzeit aufgezeigt werden. Ebenfalls können auf diese Weise sowohl die Interaktion als auch die Reihenfolge der beteiligten Haupt- bzw. Subprozesse näher untersucht werden. Dies beruht auf zwei wichtigen Grundannahmen: Einerseits findet die Informationsverarbeitung im menschlichen Gehirn *seriell* statt, weshalb jede EKP-Komponente einen individuellen Schritt während der Informationsverarbeitung reflektiert, andererseits kann jede EKP-Komponente einem bestimmten Verarbeitungsschritt zugeordnet werden. Da jedoch viele Verarbeitungsschritte im menschlichen Gehirn *parallel* stattfinden, kann es öfter zu einer Überlappung einzelner EKP-Komponenten kommen (Luck, 2005). Die Latenz einer EKP-Komponente wird als

Zeitspanne, beginnend mit Reizbeginn ($t = 0$ ms) bis zum Extrempunkt des lokalen Minimums bzw. Maximums der gemittelten EKP-Wellenform, definiert. Neben dieser Kenngröße wird ebenfalls die Polarität zur Klassifizierung einer spezifischen Einzelkomponente herangezogen²³.

Laut Donchin, Ritter und McCallum (1978) können evozierte EKPs in *exogene* und *endogene* Komponenten unterteilt werden. EKP-Komponenten mit einer Latenz bis 100 ms werden per Definition den exogenen Komponenten und EKPs mit einer Latenz ab 100 ms den endogenen Komponenten zugeordnet. Laut Birbaumer und Schmidt (2010) sowie Luck (2005) ist die Auslösung der endogenen Komponenten einerseits abhängig von den physikalischen Reizeigenschaften (wie bspw. Lautheit, Amplitude, Frequenz etc.), andererseits aber unabhängig von der psychologischen Verfassung (Aufmerksamkeit, Bedeutung des Reizes, Interpretation etc.) der VP. Allerdings ist die Bedeutung der exogenen EKP-Komponenten für die Informationsverarbeitung noch nicht hinreichend und eindeutig geklärt. Endogene Komponenten werden hauptsächlich durch kognitive Ereignisse ausgelöst und sind somit von der Interaktion der VP mit dem dargebotenen Reizen abhängig (z.B. Aufmerksamkeitszuwendung und Aufgabenrelevanz). Des Weiteren zeigen endogene Komponenten eine eher unspezifische topographische Verteilung auf dem Skalp und unterscheiden sich in den verschiedenen sensorischen Modalitäten (z.B. Hör- oder Sehsinn) kaum voneinander. Andererseits sind endogene Komponenten, im Gegensatz zu exogenen, stark vom verwendeten Experimentalparadigma abhängig und treten daher nur unter bestimmten Versuchsbedingungen auf. Sie sind ebenfalls als nicht-obligatorische EKP-Komponenten bekannt (Näätänen, 1990). Allerdings ist die Differenzierung der EKP-Komponenten nur ein vereinfachtes Hilfsmittel, da in Wirklichkeit der Übergang zwischen einzelnen Komponenten fließend ist und fast jede sensorische EKP-Komponente

²³ Die Namensgebung der extrahierten EKP-Komponenten orientiert sich an der Polarität sowie der Latenz oder deren Ordnungszahl. Dementsprechend wird die Polarität durch die Buchstaben N (= negativ) oder P (= positiv) abgekürzt (z.B. N100 bzw. N1 oder P300 bzw. P3). Auch können Komponenten aufgrund funktionaler Abhängigkeiten in Teilkomponenten unterteilt werden, in diesem Fall wird zusätzlich ein lateinischer Buchstabe hinzugefügt (z.B. N2a, N2b oder N2c).

ebenfalls frühzeitig durch kognitive Faktoren beeinflusst werden kann, während spätere EKP-Komponenten auch in Abhängigkeit physikalischer Reizeigenschaften variieren können (Kraus & Nicol, 2009).

Ein konkretes Beispiel zur zuverlässigen Auslösung der bekanntesten EKP-Komponenten ist das akustische „Zwei-Ton-Oddball-Paradigma“ bzw. „Zwei-Stimulus-Diskriminationsparadigma“, welches im nächsten Abschnitt näher vorgestellt wird.

2.3 Das akustische Oddball-Paradigma

Das akustische „Zwei-Ton-Oddball-Paradigma“ bzw. „Zwei-Stimulus-Diskriminationsparadigma“ ist in der Fachliteratur auch als „klassisches“ akustisches Oddball-Paradigma bekannt, mit dessen Hilfe die grundlegenden Mechanismen der Devianz- und Zielreizdetektion (im Englischen: *deviance and target detection*) näher untersucht werden können (Opitz, Mecklinger, von Cramon, & Kruggel, 1999; Williams et al., 2005). Während des akustischen „Zwei-Ton-Oddball-Paradigmas“ werden zwei ungleiche Reize (z.B. Sinustöne) zumeist binaural mittels Kopfhörer, als sehr selten dargebotene Ziel- bzw. ‚Deviant‘-Reize (*Deviants*) und sehr oft wiederholt dargebotene Nicht-Ziel- bzw. ‚Standard‘-Reize (*Standards*) dargeboten. In aller Regel werden ‚Deviant‘-Reize mit einer Auftretenswahrscheinlichkeit zwischen $p = 0.05$ und $p = 0.20$ sowie die wesentlich häufiger dargebotenen ‚Standard‘-Reize mit einer Auftretenswahrscheinlichkeit (im Englischen: *ecological frequency*) zwischen $p = 0.80$ und $p = 0.95$ dargeboten. Zusätzlich findet die Reizdarbietung beider Reiztypen *randomisiert*, also rein zufällig statt, wobei jedoch zumeist mindestens zwei bis drei ‚Standard‘-Reize hintereinander dargeboten werden. Diese spezielle Darbietung von sowohl ‚Deviant‘- als auch ‚Standard‘-Reizen kann daher als Abfolge sich wiederholender und strukturierter Reize näher beschrieben werden.

Ein modifiziertes Experimentalparadigma mit drei ungleichen akustischen Reizen („Drei-Ton-Oddball-Paradigma“ bzw. „Drei-Stimulus-Diskriminationsparadigma“) mit einem ‚Distraktor‘-, einem ‚Deviant‘- bzw. Ziel- sowie einem ‚Standard‘-Reiz ist ebenfalls möglich (Debener, Kranczioch, Herrmann, & Engel, 2002; Debener, Makeig,

Delorme, & Engel, 2005). Durch die Verwendung des „Drei-Ton-Oddball-Paradigmas“ können demnach nicht nur die zugrunde liegenden Mechanismen der Devianz- und Zielreizdetektion näher untersucht werden, sondern ebenfalls die grundlegenden Mechanismen der sogenannten *Neuheitsdetektion* (im Englischen: *novelty detection*) in Reaktion auf gänzlich neue ‚Distraktor‘-Reize (Debener, Kranczoch, Herrmann, & Engel, 2002; Debener, Makeig, Delorme, & Engel, 2005)²⁴.

Aufgrund seiner Einfachheit und Robustheit ist das akustische Oddball-Paradigma, vor allem das „klassische“ Zwei-Töne-Oddball-Paradigma, ein ideales Experimentalparadigma mit dessen Hilfe die grundlegenden Mechanismen und Prozesse der ungerichteten und gerichteten Aufmerksamkeitszuwendung sowohl auf zeitlicher als auch neurophysiologischer Ebene näher untersucht werden können (siehe bspw. Barry et al., 2016; Kennan et al., 2002; Kim, 2014; Lee, Yu, Wu, & Chen, 2011; Müller et al., 2003; Novak, Ritter, Vaughan, & Wiznitzer, 1990). Hierbei sind zwei unterschiedliche Szenarien möglich: Erstens kann die Reizdarbietung während einer Oddball-Bedingung ohne gerichtete Aufmerksamkeitszuwendung (auch als *passive* Oddball-Bedingung bekannt) der VP untersucht werden. Während dieser passiven Untersuchungsbedingung ist eine Zuwendung der Aufmerksamkeit und somit eine willentliche Unterscheidung zwischen sehr seltenen dargebotenen ‚Deviant‘-Reizen und wesentlich öfter dargebotenen ‚Standard‘-Reizen durch explizite Instruktion der VP nicht erforderlich. Die dargebotenen ‚Deviant‘-Reize können wie auch die ‚Standard‘-Reize also während der passiven Oddball-Bedingung als *nicht-aufgabenrelevante* Zielreize betrachtet werden. Zweitens ist eine Oddball-Bedingung mit einer expliziten Instruktion während einer willentlichen Reizpräsentation (auch als *aktive* Oddball-Bedingung bekannt), mit gerichteter Aufmerksamkeitszuwendung der VP auf die dargebotenen Reize, ebenfalls möglich. Während dieser Art der Reizpräsentation wird die VP in der Regel instruiert, zwischen beiden Arten dargebotener Reize aktiv zu unterscheiden und ausschließlich auf die selten dargebotenen ‚Deviant‘-Reize, beispielsweise per Tastendruck, zu reagieren. Oft wiederholt dargebotene ‚Standard‘-Reize sollen

²⁴ Da das „Drei-Ton-Oddball-Paradigma“ für die vorliegende Arbeit nicht weiter relevant ist, wird dieses im Folgenden nicht näher diskutiert.

dabei von der VP nicht weiter beachtet werden. Konkret bedeutet dies: Während der aktiven Oddball-Bedingung sind also nur die sehr selten und zufällig dargebotenen ‚Deviant‘-Reize bzw. Zielreize *aufgabenrelevant*. Im Gegensatz dazu können die sehr häufig dargebotenen ‚Standard‘-Reize als *nicht-aufgabenrelevante* Reize angesehen werden.

Zusätzlich weichen ‚Deviant‘- und ‚Standard‘-Reize in mindestens einer physikalischen Reizeigenschaft voneinander ab, was sich beispielsweise in einem perceptuellen, also wahrgenommenen Unterschied in der Frequenz, Tonhöhe oder Lautheit zeigt. Für *Experiment 1* der vorliegenden Arbeit ist vor allem die Detektion von Veränderungen zwischen dargebotenen ‚Deviant‘- und ‚Standard‘-Reizen im Frequenzbereich von großer Bedeutung. Diese speziellen ‚Deviant‘-Reize sind auch als sogenannte *Frequenzdeviants* (im Englischen: *frequency deviants*) bekannt (Liebenthal et al., 2003).

2.4 Grundlegende EKPs der Devianz- und Zielreizdetektion

Folgende EKPs werden üblicherweise während des „klassischen“ Oddball-Paradigmas ausgelöst: die N1 (Alcaini, Giard, Thévenet, & Pernier, 1994; Risto Näätänen & Picton, 1987), die Mismatch Negativität (im Englischen: *mismatch negativity*, MMN) oder als auditive N2a bekannt (Grimm & Escera, 2012), die N2b (Picton, 2011) und die P3 (eine weitere Einteilung findet in die Teilkomponenten P3a und P3b statt, siehe Polich, 2007; Polich & Kok, 1995; Squires, Squires, & Hillyard, 1975). Die N1 und N2a/MMN werden sowohl während einer ungerichteten als auch einer gerichteten Aufmerksamkeitszuwendung ausgelöst, ungeachtet dessen, ob die akustische Reize während eines passiven oder aktiven Oddball-Paradigmas dargeboten werden (für die N1 siehe z.B. Luck, 2005; für die MMN siehe z.B. Näätänen, Paavilainen, Rinne, & Alho, 2007). Im Gegensatz dazu werden die N2b und die folgende P3b, typischerweise nur bei einer gerichteten Aufmerksamkeitszuwendung während einer aktiven, also

attentierten, Oddball-Bedingung hervorgerufen (Novak et al., 1990; Patel & Azzam, 2005). Folglich werden diese beiden Komponenten in der akustischen Modalität mit einer gerichteten Aufmerksamkeitszuwendung assoziiert (Fritz et al., 2007). Jedoch konnten Bennington & Polich (1999) mithilfe einer interessanten EKP-Studie zeigen, dass die P3b ebenfalls während einer passiven bzw. nicht-attentierten Oddball-Bedingung, also während einer ungerichteten Aufmerksamkeitszuwendung der VP, als Reaktion auf die sehr selten dargebotenen ‚Deviant‘-Reize, ausgelöst werden kann.

2.4.1 Zu den EKP-Komponenten

In den folgenden Abschnitten wird nun ausführlicher auf die jeweiligen EKP-Komponenten, welche üblicherweise während sowohl einer passiven als auch einer aktiven Oddball-Bedingung ausgelöst werden, eingegangen. Zusätzlich werden die grundlegenden Generatorquellen dieser Komponenten näher vorgestellt.

2.4.1.1 Die auditive N1

Die auditive N1 ist eine frühe negative EKP-Komponente, wobei sich ihre Peak normalerweise zwischen 80-120 ms nach Reizbeginn zeigt (Luck, 2005). Topographisch ist diese EKP-Komponente überwiegend an fronto-zentralen Skalp-Elektroden zu finden (Näätänen & Picton, 1987). Während des akustischen Oddball-Paradigmas wird die N1 Komponente zumeist als obligatorische Reaktion auf sowohl ‚Deviant‘- als auch ‚Standard‘-Reize (mit höheren Amplituden für ‚Deviant‘-Reize) ausgelöst, welche auch als Korrelat einer automatischen Orientierungsreaktion (im Englischen: *orientational response*), gedeutet wird (vgl. 1.1.1 und Sokolov, 1975).

Frühere EKP-Studien konnten zeigen, dass die N1 als exogene Komponente angesehen werden kann, welche durch physikalische Eigenschaften der dargebotenen Reize (wie bspw. Frequenz oder Amplitude) moduliert wird, nicht aber durch höhere kognitive Prozesse der Reizverarbeitung (Coles & Rugg, 1995). Darüber hinaus unter-

liegt die N1 ebenfalls dem Einfluss von Aufmerksamkeits- (Herrmann & Knight, 2001) und Arbeitsgedächtnisprozessen (Hillyard, Hink, Schwent, & Picton, 1973; Luck & Hillyard, 1994). Ebenso ist diese frühe EKP-Komponente sehr stark vom verwendeten Interstimulusintervall (ISI) abhängig. Werden während der akustischen Reizdarbietung sehr kurze ISI (May & Tiitinen, 2010; Rosburg, Boutros, & Ford, 2008) oder sehr lange ISI (Levänen, Hari, McEvoy, & Sams, 1993) gewählt, ist zu beobachten, dass die Amplitude der N1 sogar abgeschwächt bzw. komplett gedämpft werden kann. Ferner konnten EKP-Studien zeigen, dass die N1-Amplitude bei regelmäßiger bzw. konstanter Wiederholung gleicher Reize habituiert (Alcaini et al., 1994; Fitzgerald & Picton, 1981; Nelson & Lassman, 1968; Pereira et al., 2014), sich aber auch gleichzeitig die Amplitude der N1, bei gerichteter Aufmerksamkeit bzw. aktiver Aufmerksamkeitszuwendung auf die dargebotenen Reize, auch bekannt als sogenannter *N1-Effekt*, steigern kann (Joos, Gilles, Van de Heyning, De Ridder, & Vanneste, 2014; Luck, 2005; Näätänen & Picton, 1987). Dieser Befund belegt demnach eindeutig, dass die Amplitude der N1-Komponente infolge von allgemeinen Aufmerksamkeitsprozessen variieren kann.

Zusätzlich konnte bereits mehrfach eine unterschiedliche Modulation der N1-Amplitude in Reaktion auf sowohl ‚Deviant‘- als auch ‚Standard‘-Reize beobachtet werden, wobei die Amplituden in Reaktion auf ‚Deviant‘-Reize stärker ausgeprägt sind als in Reaktion auf ‚Standard‘-Reize (Herrmann & Knight, 2001). Dieser Befund kann möglicherweise durch die Beobachtung erklärt werden, dass Neuronen, die lediglich auf ‚Standard‘-Reize reagieren, aufgrund der wiederholten Reizdarbietung über die Zeit eine verminderte elektrische Aktivität aufweisen. Im Gegensatz dazu weisen Neuronen, die auf sehr selten dargebotene ‚Deviant‘-Reize reagieren, eine wesentlich höhere elektrische Aktivität auf. Dieses Phänomen kann laut der vorhandener Literatur sehr gut mit der sogenannten *Refraktärität* (im Englischen: *refractoriness*) bestimmter Neuronen und somit mit deren selektiven Sensitivität im unterschiedlichen Frequenzbereichen erklärt werden (Campbell, Winkler, & Kujala, 2007; McEvoy, Hari, Imada, & Sams, 1993; Näätänen et al., 1988). Ob diese Beobachtungen allerdings tatsächlich die unterschiedliche Modulation der N1-Komponente erklären kön-

nen, ist noch nicht hinreichend geklärt und bedarf daher weiterer neurophysiologischen Untersuchungen.

Befunde mehrerer neurowissenschaftlicher Studien deuten vermehrt darauf hin, dass die wichtigsten neuronalen Generatoren der auditiven N1 in beiden bilateralen Gyri temporalis transversus²⁵ bzw. im umliegenden Planum temporalis (PT) zu finden sind (Godey, Schwartz, de Graaf, Chauvel, & Liégeois-Chauvel, 2001; Zouridakis, Simos, & Papanicolaou, 1998), siehe Abbildung 2. Diese Areale bilden zusammen den primären und sekundären auditiven Cortex (A1 und A2, BAs 41/42/22), welche im Allgemeinen auch als *Hörzentrum* bzw. *Hörrinde* bekannt sind (Read, Winer, & Schreiner, 2002). Vor allem in A1 werden alle ankommenden akustischen Informationen unbewusst (weiter)verarbeitet. Zudem zeigen A1 und A2 eine *tonotopische Organisation* (im Englischen: *tonotopic organization*), was bedeutet, dass Neuronen in diesen beiden Bereichen nach ihrer Spezifität in Reaktion auf einen bestimmten Frequenzbereich, in sogenannten tonotopischen Karten (im Englischen: *tonotopic maps*), konzentrisch organisiert sind (Humphries, Liebenthal, & Binder, 2010). Anders ausgedrückt bedeutet dies, dass sowohl A1 also auch A2 eine besonders präzise und räumlich klar definierte Organisation mehrerer Karten grundlegender und repräsentativer Frequenzregionen aufweisen.

Zusätzlich legen weitere neurophysiologische Befunde die Vermutung nahe, dass die N1 nicht nur in den zuvor genannten Arealen generiert wird, sondern ebenso in frontalen, medialen und motorischen Arealen, wie bspw. im dorsalen Teil des ACC (BAs 24/32/33), im inferioren parietalen Cortex²⁶ (IPC; BAs 39/40) und im ventrolateralen präfrontalen Cortex²⁷ (VLPFC; BAs 44/45/47) (Alcaini et al., 1994; Giard et al., 1994; Grau, Fuentemilla, & Marco-Pallarés, 2007; Levänen et al., 1993; Näätänen & Picton, 1987) sowie im Thalamus (Joos et al., 2014), siehe Abbildung 2. Laut der bekannten Literatur können vor allem der IPC und der VLPFC dem bereits vorgestellten VAN zugeordnet werden (vgl. 1.1.3). Auf die Auslösung der auditiven N1

²⁵ im Deutschen ebenfalls als Heschl'sche Querwindung bekannt

²⁶ im Englischen: *inferior parietal cortex (IPC)*

²⁷ im Englischen: *ventrolateral prefrontal cortex (VLPFC)*

folgt zumeist die auditive N2-Komponente, welche im nächsten Abschnitt näher vorgestellt wird.

2.4.1.2 Die auditive N2 und ihre Teilkomponenten

Die auditive N2 ist, wie die auch die N1, eine negative EKP-Komponente und wird zwischen 200-350 ms nach Reizbeginn ausgelöst (Luck, 2005). Da sie bei der Bewertung des dargebotenen Reizes durch die VPn ausgelöst wird, wird sie als *endogene* Komponente interpretiert (Joos et al., 2014; Sur & Sinha, 2009). Typischerweise wird die akustische N2-Komponente durch Sinustöne hervorgerufen (Luck, 2005). Jedoch wurde eine Auslösung der N2 als Reaktion auf komplexe Töne (wie bspw. Sprachlaute) bereits vereinzelt nachgewiesen (Dehaene-Lambertz, 1997; Graux et al., 2013; Graux, Gomot, Roux, Bonnet-Brilhault, & Bruneau, 2015). Die Skalp-Topographie dieser EKP-Komponente kann primär an fronto-zentralen sowie zentralen Elektroden beobachtet werden (Referenz: verknüpfte Mastoide oder Nase) (May & Tiitinen, 2010; Näätänen & Kreegipuu, 2011; Näätänen, 1990).

Nach derzeitigem Erkenntnisstand kann die N2, in Abhängigkeit der Latenz und Topographie, in drei verschiedene Teilkomponenten unterteilt werden: (1) die auditorische N2a oder auch MMN, (2) die N2b und (3) die N2c²⁸ (Patel & Azzam, 2005). Alle drei der zuvor genannten Teilkomponenten können nur durch die Berechnung einer sogenannten Differenzwelle (im Englischen: *difference wave*) näher untersucht werden (Luck, 2005). Hierbei werden die extrahierten EKPs in Reaktion auf die häufig dargebotenen ‚Standard‘-Reize von den extrahierten EKPs in Reaktion auf die sehr selten dargebotenen ‚Deviant‘-Reize subtrahiert ($EKP_{\text{Deviant}} - EKP_{\text{Standard}}$) (May & Tiitinen, 2010; Näätänen & Kreegipuu, 2011; Näätänen, 1990). Anders ausgedrückt bedeutet dies: Die resultierende Differenzwelle ist eng mit der Detektion von devianten bzw. salienten Veränderungen der aktuellen Reizsituation (‚Deviant‘- im

²⁸ Da die N2c für die vorliegende Arbeit nicht weiter relevant ist, wird diese im Folgenden nicht näher diskutiert.

Vergleich zu ‚Standard‘-Reizen) verknüpft (vgl. 1.1.2 sowie 1.1.3).

Die auditive N2a bzw. MMN wurde erstmals im Jahr 1978 von Näätänen, Gaillard und Mäntysalo während einer passiven Oddball-Bedingung ausgelöst und ist eine negative Komponente der extrahierten Differenzwelle, welche eine Skalp-Topographie an überwiegend fronto-zentralen Elektroden mit einer meist charakteristischen Verlagerung über der rechten Hemisphäre zeigt (Luck, 2005). Da die MMN typischerweise zwischen 100 und 250 ms nach Reizbeginn ausgelöst wird (Garrido et al., 2009), kann es, wie bereits erwähnt, zu einer zeitlichen Überlappung und daher zur Konfundierung mit der bereits vorgestellten N1-Komponente kommen (Campbell et al., 2007). Eine Konfundierung ist besonders dann zu beobachten, wenn der Unterschied zwischen ‚Deviant‘- und ‚Standard‘-Reizen besonders stark im Frequenzbereich variiert (Tiitinen, May, Reinikainen, & Näätänen, 1994). Auf dieser Grundlage diskutieren einige Forscher, ob die N1 und die MMN als zwei voneinander getrennte neuronale Prozesse betrachtet werden können (Jääskeläinen et al., 2004; May & Tiitinen, 2010; Näätänen, Jacobsen, & Winkler, 2005). Neuere neurophysiologische Daten legen nämlich die Vermutung nahe, dass beide Komponenten bis zu einem gewissen Grad, aber nicht vollständig, auf identischen neuronalen Mechanismen beruhen (Friston & Kiebel, 2009; Garrido et al., 2009). Es sind allerdings mehr neurophysiologische Beweise nötig, um diese Annahme untermauern zu können.

Zumeist wurde die Auslösung der MMN unter Verwendung einer passiven Oddball-Bedingung näher untersucht, da sie hierbei sehr zuverlässig und unabhängig einer möglichen gerichteten Aufmerksamkeitszuwendung der VP ausgelöst wird (Sams, Paavilainen, Alho, & Näätänen, 1985). Demzufolge gilt die MMN als automatische und aufmerksamkeitsunabhängige EKP-Komponente (Näätänen, 1990), deren Auslösung als *passiver* Diskriminations- bzw. Reizkategorisierungsprozess (Garrido et al., 2009; Sams et al., 1985), sowie als auditorischer Veränderungsdetektor (im Englischen: *acoustic change detector*) (Kraus & Nicol, 2009) infolge einer automatischen Aufmerksamkeitsorientierung, angesehen werden kann (Escera et al., 1998; Escera, Yago, Corral, Corbera, & Nuñez, 2003; Giard, Perrin, Pernier, & Bouchet, 1990; Grimm & Escera, 2012). Daher kann die MMN als neurophysiologisches Korrelat der

bereits vorgestellten Devianzdetektion in Folge der Detektion von Veränderung in unserem akustischen Umfeld angesehen werden (Schröger, 1997). Ferner wird sie ebenfalls als Index sensorischen Lernens und perzeptueller, also wahrgenommener Akkuratheit interpretiert (Kraus & Nicol, 2009).

Auf neurophysiologischer Ebene konnten die grundlegenden neuronalen Generatoren der MMN in mehreren Hirnregionen lokalisiert werden, bspw. in A1/A2 (BAs 41/42), im dorsalen Teil des ACC (BAs 24/32/33), im Lobus insularis (BA 13) (Alho, 1995; Joos et al., 2014) sowie im Nucleus putamen (Joos et al., 2014), siehe Abbildung 2. Auch ein neuronaler Generator wird öfters im frontalen Cortex beschrieben, genauer gesagt im vorwiegend rechten dorsolateralen präfrontalen Cortex²⁹ (DLPFC; BAs 9/46) (Alho, 1995; Doeller et al., 2003; Garrido et al., 2009; Giard et al., 1990; Näätänen et al., 2007; Opitz, Rinne, Mecklinger, von Cramon, & Schröger, 2002), siehe Abbildung 2. Die Generatorquellen der MMN finden sich also vorrangig in Teilen des VAN bzw. SN. Einerseits variiert die genaue Position der neuronalen Generatorquelle innerhalb von A1/A2 abhängig des abweichenden Reizmerkmals (z.B. Frequenz) sowie der Komplexität des dargebotenen Reizes (Alho, 1995). Andererseits konnten Frodl-Bauch, Kathmann, Möller, und Hegerl (1997) mittels einer Dipolquellenanalyse zeigen, dass die neuronalen Generatorquellen bei Abweichungen in der Tondauer weiter posterior sowie superior liegen als die neuronalen Generatorquellen bei Frequenzabweichungen. Darüber hinaus wird vor allem die kortikale Aktivierung im rechten DLPFC wird als Orientierungsreaktion auf die wesentlich seltener dargebotenen ‚Deviant‘-Reize interpretiert (Giard, Perrin, & Pernier, 1991), welche besonders infolge einer erfolgreichen Devianzdetektion ausgelöst wird (Garrido et al., 2009; Näätänen et al., 2007). Wie bereits vorher beschrieben, ist eine Untersuchung während eines aktiven Oddball-Paradigmas bei einer gerichteten Aufmerksamkeitszuwendung der VPn, als Reaktion auf die selten dargebotenen ‚Deviant‘-Reize, ebenfalls möglich. Hierbei ist allerdings zu beachten, dass die extrahierte MMN oft durch die N2b-Komponente, die nachfolgend näher diskutiert wird, konfundiert ist (Näätänen, 1992).

²⁹ im Englischen: *dorsolateral prefrontal cortex (DLPFC)*

Üblicherweise hat die N2b eine etwas spätere Latenz als die MMN und wird durch aufgabenrelevante, physikalische Reizeigenschaften der wesentlich seltener dargebotenen ‚Deviant‘-Reize ausgelöst (Sur & Sinha, 2009). Diese Teilkomponente weist, im Gegensatz zur MMN, eine Skalp-Topografie an zentralen Elektroden auf (Opitz et al., 1999). Die Skalp-Topographie der N2b ist also im Gegensatz zur N2a/MMN weiter posterior verortet (Sams et al., 1985) und tritt ferner nur bei gerichteter und somit willentlicher Aufmerksamkeitszuwendung auf, also wenn sich die VP auf die selten dargebotenen akustischen ‚Deviant‘-Reize konzentriert (Fritz et al., 2007). Aufgrund dieses Befundes wird die N2b-Komponente folglich als *aktiver* Diskriminationsprozess interpretiert (Ritter et al., 1984), auf den immer die Auslösung der später vorgestellten P3-Komponente folgt (Luck, 2005). Ebenso kann die N2b als *aktiver* Detektionsprozess betrachtet werden, welcher im späteren Verlauf der Informationsverarbeitung die Grundvoraussetzung für eine willentliche und bewusste Detektion, Klassifizierung sowie Kategorisierung der wesentlich seltener dargebotenen ‚Deviant‘-Reize darstellt (Näätänen, 1990; Ritter, Simson, Vaughan, & Friedman, 1979).

Im Gegensatz zur MMN befinden sich die neuronalen Generatoren der N2b nicht nur im ACC (BAs 24/32/33), sondern ebenfalls im anterioren sowie superioren Teil des temporalen Cortex (BAs 21/22/41/42) (Folstein & van Petten, 2008; Patel & Azzam, 2005; Picton, 2011), siehe Abbildung 2. Auf die Auslösung der auditorischen N2a/MMN bzw. N2b folgt fast immer die P3-Komponente, welche im nächsten Abschnitt näher vorgestellt wird.

2.4.1.3 Die auditive P3 und ihre Teilkomponenten

Die auditive P3, welche als rein endogene EKP-Komponente angesehen werden kann, wird nur in Reaktion auf unerwartete (oder gänzlich neue) ‚Deviant‘-Reize ausgelöst. Erstmals wurde diese EKP-Komponente im Jahr 1965 von Sutton, Braren, Zubin und John berichtet. Zehn Jahre später konnten Squires, Squires, und Hillyard (1975) die P3-Komponente erstmals während eines „klassischen“ akustischen Oddball-Paradigmas evozieren und näher untersuchen. Heute gehören sowohl die P3 als ihre Teilkompo-

nenten zu den am meisten und besten untersuchten ERP-Komponenten.

Nach derzeitigen Erkenntnisstand kann die P3, in Abhängigkeit der Latenz und Skalp-Topographie, in drei verschiedene Teilkomponenten unterteilt werden: (1) die P3a, (2) die P3b und (3) die *positive slow wave*³⁰ (Luck, 2005). Die P3a hat eine Latenz zwischen 250 und 350 ms und zeichnet sich durch eine frontale Skalp-Topographie aus (Herrmann & Knight, 2001). Diese Komponente wird vorrangig von selten dargebotenen gänzlich neuen bzw. nicht-aufgaben-relevanten Reizen (gemeinhin ebenfalls als sogenannte *Distraktoren* bekannt) während eines „3-Ton-Oddball-Paradigmas“ bzw. „Drei-Stimulus-Diskriminationsparadigmas“ ausgelöst (vgl. 2.3 und Herrmann & Knight, 2001). Dieser Verarbeitungsprozess ist, im Gegensatz zur Auslösung der P3b, auch ohne selektive Aufmerksamkeitszuwendung der VPn möglich. Laut Squires et al. (1975) kann die P3a daher, ähnlich wie die N1-Komponente, als Korrelat einer automatischen Orientierungsreaktion bzw. im Sinne einer sogenannten *Neuheitsdetektion* (im Englischen: *novelty detection*) in Reaktion auf die gänzlich neue ‚Distraktor‘-Reize angesehen werden.³¹

Im Gegensatz zur P3a sind die Amplituden der P3b (nachfolgend vereinfacht als P3 bezeichnet) am stärksten im Zeitfenster zwischen 300 und 450 ms nach Reizbeginn zu beobachten und zeigen eine maximale Ausprägung an zentro-parietalen und parietalen Elektroden (Herrmann & Knight, 2001; Polich & Kok, 1995). Ihre Latenz ist also etwa 50 ms später als die der zuvor vorgestellten P3a (Herrmann & Knight, 2001). Im Allgemeinen hängt die Auslösung der P3 vor allem davon ab, ob sich die ‚Deviant‘-Reize wesentlich von den ‚Standard‘-Reizen unterscheiden und in infolgedessen eine gerichtete Aufmerksamkeitszuwendung, als Reaktion der VPn auf die wesentlich seltener dargebotenen ‚Deviant‘-Reize, stattfindet (Picton, 1992). Demnach kann die P3 als neurophysiologisches Korrelat der willentlichen Detektion aufgabenrelevanter Zielreize angesehen werden, welches durch eine kontrollierte, aufmerksam-

³⁰ Da die *positive slow wave* für die vorliegende Arbeit nicht weiter relevant ist, wird diese im Folgenden nicht näher diskutiert (für eine Einführung siehe bspw. Luck, 2005; Picton, 1992; Squires et al., 1975).

³¹ Da die P3a für die vorliegende Arbeit nicht weiter relevant ist, wird diese im Folgenden nicht näher diskutiert.

keitsabhängige Reizverarbeitung charakterisiert ist (Schneider & Shiffrin, 1977). Frühere EKP-Studien konnten ebenfalls zeigen, dass die Modulation der P3 sowohl von psychologischen als auch kognitiven Faktoren abhängig ist, wobei Salienz, subjektive Auftretenswahrscheinlichkeit sowie Aufgabenrelevanz als wichtigste Faktoren zu nennen sind (Johnson, 1986). Daher kann die P3 als Index subjektiv wahrgenommener Reizeigenschaften angesehen werden, deren Amplitude nicht nur umgekehrt proportional zur Auftretenswahrscheinlichkeit der ‚Deviant‘-Reize moduliert wird (Squires et al., 1975), sondern ebenfalls basierend auf deren Informationsgehalt (Luck, 2005). Dies bedeutet vereinfacht ausgedrückt: Je unerwarteter, unwahrscheinlicher, informativer oder aufgabenrelevanter ein dargebotener ‚Deviant‘-Reiz ist, desto größer die Amplitude der evozierten P3 (Donchin et al., 1978; Donchin & Coles, 1988). Diese bedeutende Annahme konnte bereits in der jüngsten Vergangenheit anhand einiger interessanter EKP-Studien bestätigt werden (Bennington & Polich, 1999; Linden, 2005; John Polich, 2007). Ferner wird angenommen, dass die P3 nicht nur infolge einer gerichteten bzw. bewussten Reizevaluierung und -kategorisierung (Kok, 2001), sondern auch durch eine sogenannte Kontextaktualisierung³² (im Englischen: *context updating*) (Donchin et al., 1978; Donchin & Coles, 1988; Polich, 2007) moduliert werden kann. Im Gegensatz dazu konnten Bennington und Polich (1999) mittels einer interessanten EKP-Studie zeigen, dass die P3 auch während einer passiven Oddball-Bedingung, als Reaktion der VP auf die dargebotenen ‚Deviant‘-Reize ausgelöst werden kann. Auf Basis dieses Befundes kann die P3 daher ebenfalls als neurophysiologisches Korrelat der ungerichteten Aufmerksamkeitszuwendung angesehen werden. Allerdings sind weitere empirische Untersuchungen nötig, um diesen interessanten Befund während einer ungerichteten Aufmerksamkeitszuwendung zu bestätigen.

Auf neurophysiologischer Ebene konnte der Einsatz intrakranieller Elektroden in menschlichen Gehirn zeigen, dass der Gyrus (para)hippocampalis bzw. der Hippocampus eine wichtige neuronale Generatorquelle der P3 sein könnte (Halgren et al., 1980; McCarthy, Wood, Williamson, & Spencer, 1989). Im Gegensatz dazu deuten die gewonnenen Befunde bisheriger EKP- und fMRT-Studien vermehrt darauf hin, dass

³² Während der Reizverarbeitung erfolgt die Aktualisierung mittels eines internen mentalen Modells.

die neuronalen Generatorquellen der P3 während einer gerichteten Aufmerksamkeitszuwendung teilweise im TPJ (BAs 39/40) sowie in benachbarten parietalen und temporalen Gebieten sowie im Thalamus zu finden sind (Joos et al., 2014; Polich, 2007), siehe Abbildung 2. Daher scheinen sich die neuronalen Generatoren der P3 teilweise mit denen des VAN zu überlagern, einschließlich des TPJ (BAs 39/40), des DLPFC (BAs 9/46), des ACC (BAs 24/32/33) sowie in großen Teilen der parietalen und temporalen Cortices (Mulert et al., 2004a; Mulert et al., 2004b; Volpe et al., 2007), siehe Abbildung 2. Im Unterschied dazu sind die Funktion(en) und die zugrunde liegende(n) neuronalen Quelle(n) der P3 während einer passiven Oddball-Bedingung bzw. einer ungerichteten Aufmerksamkeitszuwendung bis heute noch nicht hinreichend geklärt (Polich, 2007) und bedarf bzw. bedürfen daher weiterer neurophysiologischer Untersuchungen.

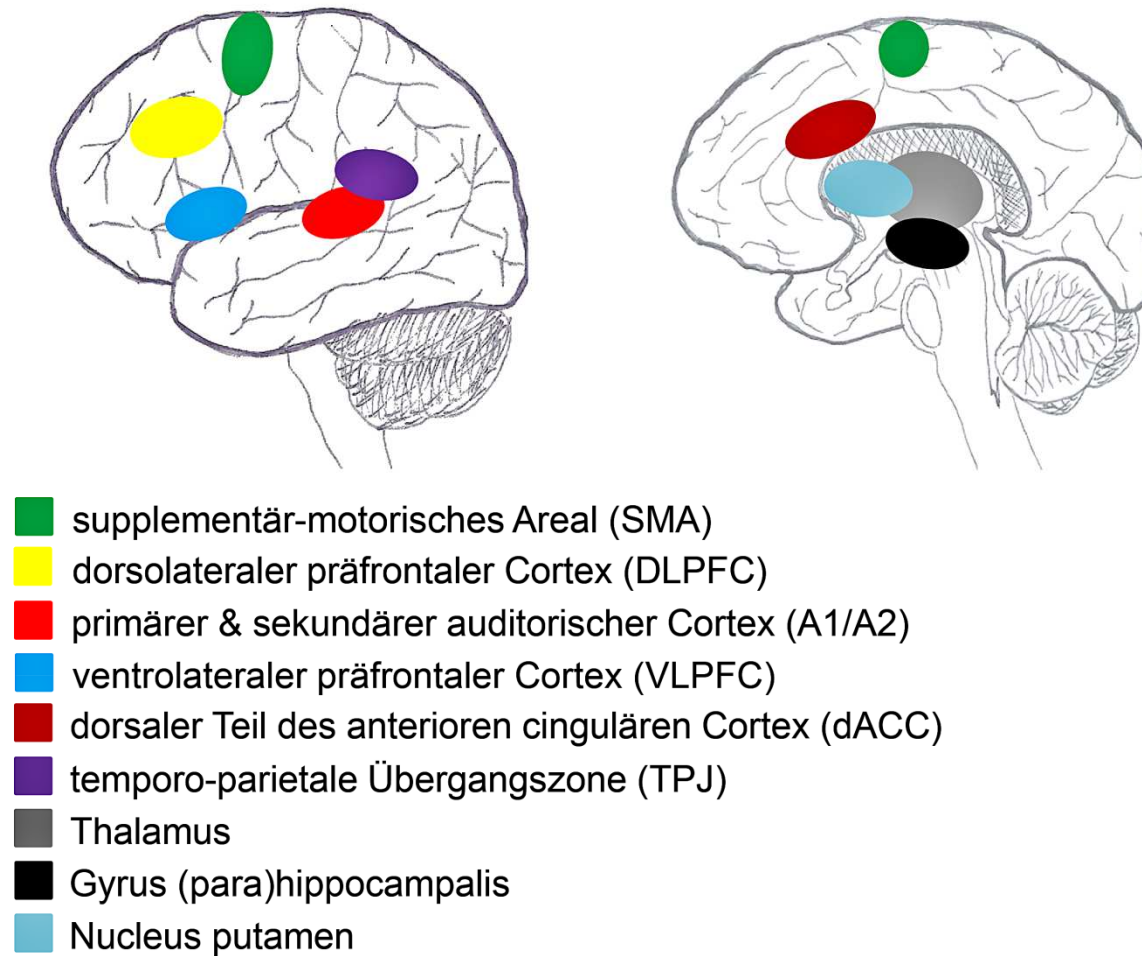


Abbildung 2. Schematische Darstellung und Übersicht der neuronalen Generatorquellen, welche nach aktuellem Erkenntnisstand der N1-, N2a/MMN-, N2b- sowie der P3-Komponente zugrunde liegen (modifiziert nach Joos et al., 2013).

Kapitel 3:

Quellenlokalisierung

hirnelektrischer Aktivität

„(...) um eine Funktion zu verstehen, ist es in der Regel eine gute Idee, ihre Struktur zu studieren.“

[übersetzt aus dem Englischen]

Francis Crick & Christof Koch (2005), amerikanische Neurophysiologen

Für die kognitive Neurowissenschaft ist nicht nur die Untersuchung der evozierten EKPs und die der extrahierten Differenzpotentiale von großer Bedeutung, sondern ebenso die Lokalisierung ihrer zugrunde liegenden neuronalen Generatorquellen. Hierzu stehen einerseits moderne bildgebende Verfahren wie die fMRT zur Verfügung, welche eine sehr hohe räumliche Auflösung, welche im Bereich von wenigen Millimetern liegt. Andererseits haben allerdings traditionelle und über viele Jahre sehr gut erprobte EEG-Ableitungen mit ihrer hohen zeitlichen Auflösung im Bereich von wenigen Millisekunden in Kombination mit verschiedenen modernen Quellenlokalisationsanalysen (Dipolquellenanalyse oder elektrotomographische Verfahren wie LORETA oder sLORETA) ihre Daseinsberechtigung trotz ihrer geringeren räumlichen Auflösung im Vergleich zur fMRT nicht verloren. Im Gegenteil, diese Untersuchungsmethoden konnten in den letzten Jahren sogar ihrer Position festigen und wurden durch aktuelle Forschungsarbeiten (Kombination von Methoden, wie bspw. kombinierte fMRT-EEG-Studien mit einer anschließenden Quellenlokalisationsanalyse) wieder vermehrt in den Fokus zur Beantwortung aktueller Forschungsfragen gestellt. Von unschätzbarem Vorteil ist vor allem die Tatsache, dass EEG-Ableitungen die zeitlichen Abläufe im menschlichen Hirn hoch präzise erfassen können, was schlussendlich zu einem verbesserten Verständnis der zeitlichen Zusammenhänge der zugrunde liegenden Hirnaktivität(en) führt (Mulert et al., 2004a).

Technisch bedingt lassen allerdings evozierte EKPs (wie bspw. die N1 oder P3) und extrahierte Differenzpotentiale (wie z.B. die MMN) sowie deren dazugehörigen Skalp-Topographien keinen unmittelbaren Rückschluss auf deren zugrunde liegende neuronalen Generatorquellen im Cortex zu. Anders ausgedrückt: Zu einem beliebigen

Zeitpunkt kann eine EKP-Komponente und die dazugehörige Skalp-Topographie durch eine unendlich große Anzahl von möglichen zugrunde liegenden Generatorquellen erklärt werden.

Dieses Problem kann durch den Einsatz von zwei unterschiedlichen Herangehensweisen gelöst werden: Die resultierende Stromdichteverteilung auf dem Skalp kann mathematisch eindeutig berechnet und gelöst werden, vor allem dann, wenn die zugrunde liegenden neuronalen Generatorquellen im Vorhinein bekannt sind. Diese Vorgehensweise ist in der Mathematik gemeinhin auch als sogenanntes *Vorwärtsproblem* (im Englischen: *forward problem*) bekannt (Baillet, 2013)³³. Im umgekehrten und plausibelsten Fall trifft dies jedoch nicht zu, da die Stromstärkenverteilung auf dem Skalp nur auf einer zweidimensionalen Oberfläche registriert wird, was zur Folge hat, dass die Stromstärkenverteilung auf dem Skalp von *beliebig vielen* unterschiedlichen Konfigurationen neuronaler Generatorquellen, welche sich in ihrer Anzahl, Stärke und Orientierung unterscheiden, erzeugt werden kann (Michel et al., 2009). Dieses Phänomen ist in der Mathematik als sogenanntes *Inverses Problem* (im Englischen: *inverse problem*) bekannt (Baillet, 2013). Daher ist die Lösung des Inversen Problems aufgrund der unendlich großen Anzahl möglicher Konfigurationen der grundlegenden neuronalen Generatorquellen mathematisch nicht eindeutig lösbar. Nichtsdestotrotz wurden in den letzten 20 Jahren große Bemühungen unternommen, um neuere und elegantere Wege zu finden, das Inverse Problem dennoch lösen zu können. Diese mittlerweile etablierten Forschungsansätze, allen voran die Dipolquellenanalyse und elektrotomographische Verfahren, sollen in den folgenden Abschnitten näher vorgestellt und in Bezug auf maßgebliche Vor- und Nachteile evaluiert werden.

3.1 Quellenlokalisierung mittels Dipolquellenanalyse

Das Inverse Problem wurde in der Vergangenheit häufig versucht dadurch zu lösen, dass *a priori*, also im Vorfeld, eine konkrete Festlegung über die exakte Anzahl der

³³ Da dieses Szenario in der Realität meistens nicht zutrifft, wird in der vorliegenden Arbeit vorrangig auf das Inverse Problem und dazugehörige mögliche Lösungsansätze eingegangen.

grundlegenden neuronalen Generatorquellen erfolgen musste, welche folglich die Anzahl aller möglichen Lösungen verringert. Diese Vorgehensweise ist auch als sogenannte *Dipolquellenanalyse* (im Englischen: *dipole source analysis*) bekannt (Gallinat & Hegerl, 1994). Ganz konkret werden bei diesem Verfahren simulierte, also künstlich erzeugte EEG-Daten mit der im Vorfeld festgelegten Konfiguration neuronaler Generatorquellen modelliert, welche in einem folgenden Schritt mit den tatsächlich abgeleiteten EEG-Daten verglichen wird. Zusätzlich werden die Hauptparameter der Konfiguration der im Vorfeld festgelegten neuronalen Generatorquellen (Anzahl, Stärke und Orientierung) solange variiert, bis die Differenz zwischen simulierten und tatsächlich abgeleiteten EEG-Daten möglichst gering ist (Scherg & Berg, 1991).

Diese Art der Quellenlokalisierung ist vor allem für die Untersuchung von Studienfragen von besonderer Bedeutung, die eine sehr geringe Anzahl von gleichzeitig aktiven neuronalen Generatorquellen annehmen. Im Gegensatz dazu ist diese spezielle Art der EKP-Quellenlokalisationsanalyse weniger geeignet, wenn davon auszugehen ist, dass möglicherweise eine unbekannte Anzahl neuronaler Generatorquellen gleichzeitig aktiv ist (bspw. während der Untersuchung höherer kognitiver Prozesse wie die Verarbeitung selbst- im Gegensatz zu fremdbezogenen Informationen). Für diese spezielle Art von Forschungsfragen eignet sich ganz besonders die Anwendung elektrotomographischer Forschungsansätze, genauer gesagt die *low-resolution brain electromagnetic tomography* (LORETA) sowie deren konsequente Weiterentwicklung die *standardized low-resolution brain electromagnetic tomography* (sLORETA). Auf diese zwei verwandten und aufeinander aufbauenden Lösungsansätze, welche eine zuverlässige und verbreitete Möglichkeit bieten das Inverse Problem zu lösen, wird in den nächsten Abschnitten näher eingegangen.

3.2 Quellenlokalisierung mittels LORETA

Laut Pascual-Marqui, Michel und Lehmann (1994) sowie Pascual-Marqui (1999) gelingt es mit Hilfe des LORETA-Softwarepakets erfolgreich, die vorhandenen neuronalen Generatoren korrekt zu lokalisieren. Außerdem hat LORETA gegenüber der klas-

sischen Dipolquellenanalyse den entscheidenden Vorteil, dass *a priori* keine Aussage über die exakte Anzahl der grundlegenden neuronalen Generatorquellen getätigt werden muss (Scherg & Berg, 1991). Vereinfacht ausgedrückt bedeutet dies, dass die aufgezeichneten EEG-Signale auf dem Skalp durch die Aktivität von mehreren Quellen charakterisiert werden können, welche sowohl im Cortex als auch an den einzelnen Elektrodenpositionen unterschiedlich stark ausprägt sind (Michel & Murray, 2012). Allerdings besteht der größte Nachteil dieses Forschungsansatzes darin, dass nur ein unscharfes Abbild in geringer Auflösung der zugrunde liegenden neuronalen Generatoren dargestellt werden kann. Diese Beeinträchtigung kann jedoch bei bestimmten Studien, z.B. Pilotstudien, vernachlässigt werden.

Der implementierte mathematische Algorithmus des LORETA-Softwarepakets hat jedoch noch einen weiteren Nachteil: Bei einer Studie mit simulierten EEG-Daten war die LORETA-Software noch nicht im Stande die räumliche Verteilung von zwei voneinander getrennten hypothetischen neuronalen Generatorquellen in einem Abstand von 15 mm als zwei voneinander unabhängige Generatorquellen korrekt zu lokalisieren. Erst eine Vergrößerung des Abstandes zwischen beiden Generatorquellen auf über 30 mm führte zur einer erfolgreichen Trennung und korrekten Darstellung beider Generatorquellen (Pascual-Marqui et al., 1994).

Dieser augenscheinliche Nachteil konnte jedoch in einer interessanten Studie von Mulert et al. (2004a) entkräftet werden. In dieser Studie wurden die mittels fMRT gemessenen Hirnaktivierungen während einer „klassischen“ aktiven Oddball-Bedingung mit Sinustönen mit denen verglichen, welche mittels EEG abgeleitet und einer anschließenden LORETA-Quellenlokalisationsanalyse berechnet wurden. Die gewonnenen Ergebnisse dieser aussagekräftigen Studie haben gezeigt, dass LORETA in der Lage ist, die kortikalen Quellen, die der akustischen Zielreizdetektion zugrunde liegen, mit einem geringen und tolerierbaren Lokalisierungsfehler, aufgrund der geringen Auflösung der berechneten LORETA-Bilder, berechnen und abschätzen kann. Laut Pascual-Marqui (1999) und Mulert et al. (2004a) liegt die Genauigkeit der Lokalisierung mittels der LORETA-Software bei 14 mm. Bei dieser innovativen Studie konnten also die sehr hohe räumliche Auflösung von fMRT-Messungen mit der hohen

zeitlichen Auflösung von EEG-Ableitungen miteinander kombiniert werden.

In der vorliegenden Arbeit wird jedoch nicht das LORETA-Softwarepaket zur Quellenlokalisierung eingesetzt, sondern die sogenannte *standardized low-resolution brain electromagnetic tomography* (Psychiatrische Universitätsklinik Zürich, Zürich, Schweiz sowie Pascual-Marqui, 2002), abgekürzt auch als sogenannte *sLORETA* bekannt. Auf diese Weiterentwicklung des LORETA-Softwarepakets wird in den nächsten Abschnitten näher eingegangen.

3.3 Quellenlokalisierung mittels sLORETA

Das sLORETA-Softwarepaket ist eine konsequente Weiterentwicklung des LORETA-Softwarepakets und stellt einen linearen und diskret verteilten Lösungsansatz des inversen Problems dar. Zur Modellierung und Darstellung der neuronalen Generatorquellen, die den Veränderungen der aufgezeichneten hirnelektrischen EEG-Aktivität auf dem Skalp zugrunde liegen, verwendet das sLORETA-Softwarepaket einen bereits mehrfach erfolgreich erprobten Quellenlokalisationsalgorithmus (Michel, Koenig, Brandeis, Gianotti, & Wackermann, 2009). Dieser Algorithmus zeigt selbst bei der Anwesenheit und Ableitung von biologischem Rauschen, bspw. bedingt durch Bewegungsartefakte o.ä., keine Lokalisationsfehler (Pascual-Marqui, 2007). Daher kann das sLORETA-Softwarepaket als wesentliche Verbesserung gegenüber des zuvor beschriebenen LORETA-Softwarepakets angesehen werden (Pascual-Marqui et al., 1994). Dies wurde bereits mehrfach, wie ebenfalls für das vorhergehende LORETA-Softwarepaket, durch verschiedene Studien und insbesondere mithilfe kombinierter EEG-fMRT-Studien, bestätigt (Mobascher et al., 2009; Olbrich et al., 2009). Auf dieser Basis kann die EKP-Technik in Kombination mit einer anschließenden sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse als eine kostengünstige, nützliche und leistungsfähige Methode angesehen werden, um die grundlegende Physiologie des menschlichen Gehirns zu untersuchen, vor allem wenn eine fMRT-Untersuchung nicht durchgeführt werden kann. Es muss jedoch angemerkt werden, dass der größte Nachteil bei der Durchführung einer sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse darin besteht, dass die

räumliche Auflösung mit zunehmender Tiefe abnimmt. Trotz dieser Einschränkung konnte die elektrokorticale Aktivität in tieferen Hirnregionen, wie bspw. im ACC oder auch im Lobus temporalis medius mittels sLORETA präzise lokalisiert werden (Pizzagalli et al., 2001; Zumsteg, Friedman, Wieser, & Wennberg, 2017), was bedeutet, dass der implementierte Quellenlokalisationsalgorithmus der sLORETA-Software in der Lage ist die hirnelektrische Aktivität in tieferen Hirnregionen korrekt zu lokalisieren, schlussendlich aber nur ein eher unscharfes Bild dieser Aktivität berechnen und aufzeigen kann.

3.3.1 sLORETA - Neurophysiologische Grundannahme

Der implementierte mathematische Algorithmus des sLORETA-Softwarepakets berechnet die aufgezeichnete Stromdichteverteilung (Einheit: A/cm^2) auf dem Skalp. Diese hirnelektrische EEG-Aktivität wird durch hirnelektrische Aktivität hervorgerufen, die vor allem in Neuronenverbänden (im Englischen: *Clustern*), bestehend aus Pyramidenzellen des Cortex cerebri, erzeugt wird. Der sLORETA-Algorithmus verwendet diese hoch synchronisierte hirnelektrische Aktivität, um die dreidimensionale Verteilung der zugrunde liegenden neuronalen Generatoren abzuschätzen und zu berechnen (Michel, Koenig, Brandeis, Gianotti, & Wackermann, 2009).

In der aktuellen Version der sLORETA-Software werden Berechnungen in einem realistischen 3D-Kopfmodell (Fuchs, Kastner, Wagner, Hawes, & Ebersole, 2002) unter Verwendung des probabilistischen digitalisierten MNI152-Template des *Montreal Neurological Institute* (MNI, McConnell Brain Imaging Center, McGill University, Kanada, für eine technische Einführung siehe Mazziotta et al., 2001), wie von Lancaster et al. (2000) vorgeschlagen, durchgeführt. Die insgesamt 152 anatomischen Hirnscans des MNI152-Templates wurden mit einer räumlichen Auflösung von 5 mm angefertigt und setzen sich aus insgesamt 6239 Voxeln (dreidimensionale Volumenelemente) mit einer räumlichen Auflösung von jeweils 5x5x5 mm zusammen. Somit stellen die erhaltenen sLORETA-Bilder die hirnelektrische Aktivität in jedem Voxel innerhalb des MNI-152-Templates als exakte Größe der geschätzten standardisierten

Stromdichtewerte dar. Die standardisierten Koordinaten des 10-5-Elektrodensystems des MNI-152-Templates basieren auf den Arbeiten von Jurcak, Okamoto, Singh und Dan (2005), Jurcak, Tsuzuki und Dan (2007) sowie Oostenveld und Praamstra (2001). In einem weiteren Schritt wurden die berechneten MNI-Koordinaten des MNI-152-Templates in korrigierte Talairach-Koordinaten umgewandelt und im *Talairach-Daemon* (<http://www.talairach.org/daemon.html>), welcher auf dem digitalisierten *Talairach-Atlas* (Talairach & Tournoux, 1988) basiert, überführt (Lancaster et al., 2000). Die anatomischen Labels und ihre korrespondierenden Brodmann Areale werden auf Grundlage korrigierter Talairach-Koordinaten im MNI-Raum lokalisiert (Brett, Johnsrude, & Owen, 2002).

Basierend auf dem *Talairach-Atlas* von Talairach und Tournoux (1988) wurden Voxel, die eindeutig der grauen Substanz (Hirnrinde) zugeordnet werden konnten und somit Teil des finalen Templates sein sollten, beibehalten. Konkret formuliert bedeutet dies, dass ein Voxel dem dreidimensionalen sLORETA-Lösungsraum³⁴ zugeschrieben wurde, wenn dieses jede der folgenden drei Kriterien erfüllte: (1) es besteht eine höhere Wahrscheinlichkeit zur grauen als zur weißen Substanz (Hirnrinde bzw. Hirnmark) zu gehören, (2) weiterhin besteht eine höhere Wahrscheinlichkeit der Zugehörigkeit zur grauen Substanz als zum Liquor (Hirnwasser) sowie (3) die Wahrscheinlichkeit der Zugehörigkeit zur grauen Substanz ist im Allgemeinen größer als 33%. Da es anatomisch nicht möglich ist, dass neuronale Generatorquellen sowohl in den Ventrikeln als auch im Schädelknochen verortet sind, können auf dieser Basis viele Lösungsmöglichkeiten bereits im Vorfeld ausgeschlossen werden. Allerdings umfasst der dreidimensionale sLORETA-Lösungsraum nur die graue Substanz des Cortex cerebri (Großhirnrinde) und den Hippocampus und enthält keine tiefer liegenden Hirnstrukturen, wie den Thalamus oder das Cerebellum (Kleinhirn) (Pascual-Marqui, 1999). Das grundlegende Kopfmodell zur Lösung des inversen Problems wurde mit dem MNI152-Template ko-registriert (Fuchs et al., 2002). Das Resultat ist ein verbessertes und realistischeres Kopfmodell, welches in der vorhergehenden Version der

³⁴ Der dreidimensionale Raum, in dem das Inverse Problem mithilfe des sLORETA-Algorithmus berechnet und gelöst wird.

LORETA-Software noch nicht implementiert war.

Die zuvor berechneten MNI- und Talairach-Koordinaten werden verwendet, um die sLORETA-Transformationsmatrix für jede der beiden experimentellen Bedingungen zu berechnen. Die Aktivierung eines gegebenen Voxels basiert auf der *smoothness assumption*, welche besagt, dass benachbarte Voxel eine hochkorrelierte hirnelektrische Aktivität, also einen sehr ähnlichen Ladungszustand, aufweisen (Silva, Amitai, & Connors, 1991). Diese bedeutende Grundannahme konnte durch frühere elektrophysiologische Studien bestätigt werden, welche eindeutig zeigen konnten, dass die hirnelektrische Aktivität benachbarter neuronaler Populationen sehr hoch miteinander korreliert (Haalman & Vaadia, 1997; Silva et al., 1991). Daher bietet die Analyse mittels sLORETA besonders in Szenarien eine sehr valide und exakte Lösung, in denen die hirnelektrische Aktivität benachbarter Voxel ein sehr ähnliches Aktivitätsmuster aufweist. Diese Annahme ist zugleich auch die Grundvoraussetzung für die Ableitung der hirnelektrischen Aktivität auf dem Skalp (vgl. 2.1). Zudem wird die Stromdichteverteilung jedes der 6239 Voxel im dreidimensionalen sLORETA-Lösungsraum als lineare und gewichtete Summe der elektrischen Ladungszustände berechnet.

3.3.2 sLORETA - Statistische Auswertung und graphische Darstellung

Um alle statistisch signifikanten Unterschiede zwischen beiden experimentellen Bedingungen darzustellen, berechnet sLORETA die intrazerebrale Stromdichteverteilung auf Grundlage der dreidimensionalen sLORETA-Bilder mittels gepaarter t -Tests (Voxel für Voxel). Die statistische Signifikanz der berechneten t -Tests wird mittels einer nicht-parametrischen Randomisierung, basierend auf der Maximalstatistik, bestimmt (Nichols & Holmes, 2002). Zur Korrektur der statistischen Vergleiche aller Voxel wird ein nicht-parametrischer Test durch Definition eines kritischen Schwellenwertes (t_{crit}) bewertet. Ausgehend von der Nullhypothese (H_0), die besagt, dass es

keinem Unterschied zwischen den beiden Experimentalbedingungen gibt, werden Voxel, die diese kritische Schwelle überschreiten, verworfen. Die Nullhypothese (H_0) wird zurückgewiesen, wenn mindestens ein t -Wert eines Voxels oberhalb des kritischen Schwellenwertes (t_{crit}) $p < .01$ respektive $p < .05$ liegt, welcher durch 5000 Randomisierungen definiert wurde. Anders ausgedrückt, wird die statistische Signifikanz durch die Definition kritischer Schwellenwerte (t_{crit}) für multiple Vergleiche ($p < .01$ und $p < .05$) korrigiert, sowie für alle getesteten Voxel und Zeitfenster getrennt bewertet. Der aktuelle Stromdichtewert jedes Voxels wird im dreidimensionalen sLORETA-Lösungsraum als lineare und gewichtete Summe der elektrischen Potentiale auf der Skalpoberfläche berechnet. Wie von Nichols & Holmes (2002) vorgeschlagen wurde *statistisches, nicht-parametrisches Mapping* (im Englischen: *statistical non-parametric mapping*, SnPM) angewendet, um die gemittelte intrazerebrale Stromdichteverteilung in allen Zeitintervallen, auf Basis von 5000 voxel-per-voxel basierten Permutationen, zu berechnen. Als Bewertungsgrundlage dienen hierbei die resultierenden dreidimensionalen sLORETA-Bilder. Wie von Friston (2002) vorgeschlagen, werden aktivierte Voxel, sowohl im Talairach- als auch MMI-Raum mit einem t -Wert größer t_{crit} , als Region kortikaler Aktivierung definiert. Schließlich führt die statistische Analyse zu einer entsprechenden intrazerebralen Stromdichteverteilung im dreidimensionalen sLORETA-Lösungsraum. Die gewonnenen Hirnregionen werden sowohl in Bezug auf normalisierte Talairach- und MMI-Koordinaten als auch ihrer entsprechenden BA gekennzeichnet (Brodman & Gary, 2006).

Kapitel 4: Hypothesen

4.1 Experiment 1

Das vorrangige Ziel von *Experiment 1* besteht darin, einen Vergleich der auditorischen Verarbeitung während einer passiven und aktiven Oddball-Bedingung innerhalb der gleichen VPn (im Englischen: *within-subject design*) zu untersuchen. Hierbei interessiert vor allem die Herausarbeitung der Unterschiede auf sowohl EKP- als auch auf sLORETA-Ebene. Die neurowissenschaftliche Forschung zeigt ein sehr uneinheitliches Bild bezüglich der neuronalen Mechanismen der Verarbeitung akustischer ‚Deviant‘-Reize, was die Vergleichbarkeit bereits durchgeführter Studien wesentlich erschwert. Als wichtigster Grund sind hierbei methodische Differenzen zwischen den einzelnen Studien zu nennen. Daraus resultiert die Frage nach geeigneten Forschungsansätzen mit dem Ziel der detaillierten Beschreibung der funktionellen Charakteristika und neuronalen Mechanismen, welche der Verarbeitung einfacher akustischer Reize (z.B. Sinustöne) zugrunde liegen.

Da die akustische Modalität eine sehr schnelle und dynamische Reizverarbeitung zeigt, ist die sehr hohe zeitliche Auflösung der EKP-Technik im Millisekundenbereich ideal, um evozierte EKPs und extrahierte Differenzwellen mithilfe des akustischen Oddball-Paradigmas näher zu untersuchen (Bennington & Polich, 1999; Gurtubay et al., 2001; Gurtubay, Alegre, Labarga, Malanda, & Artieda, 2004; Kennan et al., 2002; Lee et al., 2011). Der Vergleich zwischen EKP-Komponenten in Reaktion auf sehr selten dargebotene ‚Deviant‘-Reize und sich häufig wiederholende ‚Standard‘-Reize, während beider experimentellen Bedingungen (passive und aktive Oddball-Bedingung) bietet daher die Möglichkeit, die unterschiedlichen Auswirkungen einer sowohl ungerichteten als auch gerichteten Aufmerksamkeitszuwendung in Bezug auf die grundlegenden psychologischen und kognitiven Prozesse auf funktionell verschiedene Stadien der neuronalen Verarbeitung, die von spezifischen Hirnregionen ausgehen, aufzuzeigen (Näätänen & Picton, 1987). Dementsprechend spiegelt die Auslösung evozierter EKPs in der akustischen Modalität während der passiven und aktiven Oddball-Bedingung die Grundlage für zeitliche und räumliche Veränderungen der hirnelektrischen Aktivierung wider (Kotchoubey, 2006).

Eine kombinierte EEG-fMRI-Studie von Opitz, Mecklinger, von Cramon und Kruggel (1999) ist eine der wenigen verfügbaren Studien, welche den zeitlichen Verlauf und die grundlegenden neuronalen Generatorquellen der auditorischen Devianz- und Zielreizdetektion sowohl während einer passiven als auch aktiven Oddball-Bedingung mit Sinustönen näher untersuchten. Die gewonnenen EEG- und fMRT-Daten wurden in festen Zeitfenstern zwischen 120 und 160 ms (äquivalent zur MMN-Komponente) sowie zwischen 320 und 360 ms (äquivalent zur P3-Komponente) ausgewertet. EKP-Ergebnisse zeigten für die passive Oddball-Bedingung, dass sehr selten dargebotene ‚Deviant‘- im Vergleich zu häufig dargebotenen ‚Standard‘-Reizen eine MMN auslösten, aber keine deutliche P3-Komponente. Auf neurophysiologischer Ebene zeigte der Vergleich von ‚Deviant‘- und ‚Standard‘-Reizen im Zeitfenster der P3 eine erhöhte Aktivität in beiden bilateralen Gyri temporales transversus³⁵ und Gyri temporales superior³⁶ (BAs 22/41/42). Die Ergebnisse der EKP-Analyse für die aktive Oddball-Bedingung zeigten, dass sehr selten dargebotene ‚Deviant‘- im Vergleich zu häufig dargebotenen ‚Standard‘-Reizen neben der MMN auch eine P3-Komponente auslösten. Die fMRI-Analyse im Zeitfenster der P3-Komponente zeigte eine erhöhte Aktivität in beiden bilateralen STG (BA 22) sowie in beiden bilateralen Neostriata (Nuclei caudatus und putamen). Für die aktive Oddball-Bedingung wurden leider keine Ergebnisse einer entsprechenden fMRT-Analyse im MMN-Zeitfenster berichtet, wodurch die Frage offen gelassen wird, ob unterschiedliche Aktivitäten in diesem frühen Zeitfenster zwischen der passiven und aktiven Oddball-Bedingung zu finden sind.

Experiment 1 dient in der vorliegenden Arbeit dazu, das Zusammenspiel der neuronalen Verarbeitung einfacher akustischer Reize (im konkreten Fall Sinustöne) während einer passiven und einer aktiven Oddball-Bedingung schlussendlich besser verstehen und beschreiben zu können.

³⁵ im Englischen: transverse temporal gyrus (TTG)

³⁶ im Englischen: superior temporal gyrus (STG)

Auf dieser Grundlage werden folgende Arbeitshypothesen formuliert:

1. Einfache akustische Reizen (Sinustöne) werden während der passiven und aktiven Oddball-Bedingung unterschiedlich verarbeitet, sowohl auf zeitlicher (EKPs) als auch auf neurophysiologischer Ebene (sLORETA).
2. Während der passiven und aktiven Oddball-Bedingung bestehend aus einfachen akustischen Reizen (Sinustönen) werden folgende EKP-Komponenten ausgelöst: einerseits eine frühe N1 (sichtbar in der gemittelten EKP-Wellenform) sowie eine MMN (sichtbar in der extrahierten Differenzwelle) und andererseits eine spätere P3 (sichtbar in der gemittelten EKP-Wellenform).
3. Die Kombination der EKP-Methode und einer anschließenden Quellenlokalisationsanalyse mittels sLORETA ermöglicht die Differenzierung der unterschiedlichen sowie grundlegenden neuronalen Generatoren, welche sowohl mit der passiven als auch aktiven Oddball-Bedingung assoziiert sind, bspw. Hirnregionen zugehörig zum DAN, VAN sowie zum SN.

4.2 Experiment 2

Laut der verfügbaren Literatur waren Hauk, Shtyrov und Pulvermüller (2006) die Ersten, die auf EKP-Ebene die Verarbeitung von sowohl zuvor aufgenommenen natürlichen und künstlichen Fingerschnipp- als auch Zungenklickgeräuschen untersuchten, welche eingebettet während eines passiven Oddball-Paradigmas dargeboten wurden. Als Kontrollreize dienten künstlich generierte Fingerschnipp- und Zungenklickgeräusche, die ähnliche physikalische Eigenschaften aufwiesen, aber nicht mit dem entsprechenden Bewegungsmuster assoziiert werden konnten. Die gewonnenen EKP-Ergebnisse dieser Studie zeigten, dass natürliche bewegungsbezogene Töne (Fingerschnipp- und Zungenklickgeräusche) bereits 100 ms nach Reizbeginn eine statistisch signifikant größere MMN als künstlich erzeugte Kontrollstimuli erzeugten. Darüber hinaus zeigte sich ein signifikanter Unterschied in den Skalp-Topographien der extrahierten MMN in Reaktion auf natürliche Fingerschnipp- und Zungenklickgeräusche. Die Ergebnisse einer zusätzlichen Dipolquellenanalyse ergaben hirnelektrische Aktivierungen für natürliche Fingerschnippgeräusche im linken (und damit kontralateralen) primären motorischen Cortex (M1; BA 6). Dieser Befund steht im Einklang mit der etablierten Annahme, dass insbesondere sensomotorische Regionen (wie bspw. der prämotorische oder der motorische Cortex) während der Erkennung und Verarbeitung bewegungsbezogener Körpersignale maßgeblich aktiviert sind, auch wenn die Bewegung selbst nicht ausgeführt wird (vgl. 1.3). Leider nutzten Hauk, Shtyrov und Pulvermüller (2006) ausschließlich natürliche und künstliche Bewegungsgeräusche, die keinen klaren Selbstbezug aufwiesen. Daher lassen die hier vorgestellten EKP- und Dipolergebnisse die Frage offen, welche EKP-Komponenten und neurophysiologischen Korrelate (Regionen bzw. Netzwerke) während der Verarbeitung natürlicher sowie zusätzlich selbstbezogener Bewegungsinformationen (z.B. Fingerschnippgeräusche) involviert sind.

Besonders im Sport gibt es viele verschiedene Arten selbstbezogener Bewegungsgeräusche, die es zu identifizieren und zu analysieren gilt. Jede Sportart hat ihre ganz typischen und unverwechselbaren Geräusche. Man denke hier nur an leichtathle-

tische Disziplinen wie den Weitsprung, Hammerwurf oder einen 100m-Sprint, um nur einige wenige zu nennen. Ein selbstbezogenes Bewegungsgeräusch gibt daher z.B. einem Sprinter während der Bewegungsausführung eine Rückmeldung darüber, ob die Schrittfrequenz während des Sprints optimal ist oder angepasst werden muss (Hodges, 2003). Ferner kann ein Bewegungsgeräusch daher als valider Reiz angesehen werden, der sich hauptsächlich aus einem charakteristischen Rhythmus bestehend aus Frequenzen, Amplituden und Phasen zusammensetzt und daher von Sportler zu Sportler bzw. von Athlet zu Athlet individuell sehr unterschiedlich sein kann (MacPherson, Collins, & Obhi, 2009). Aufbauend auf dieser Annahme konnte in ersten Verhaltensstudien gezeigt werden, dass die Leistung von Sportlern und Athleten mittels akustischer Darbietung selbstbezogener Bewegungsinformationen verbessert werden konnte. Exemplarisch sei hier besonders auf eine Studie von Agostini, Righi, Galmonte und Bruno (2004) mit Hammerwerfern verwiesen: Die Befunde dieser Verhaltensstudie konnten eindeutig zeigen, dass Hammerwerfer nach der Darbietung ihres besten (selbstbezogenen) Hammerwurfgeräuschs nicht nur ihre Wurfweite (Leistung) bei darauffolgenden Hammerwürfen signifikant steigern konnten, sondern auch ihre Leistung über mehrere Würfe stabilisieren konnten. Ferner konnte in einer jüngsten Verhaltensstudie mit Golfspielern gezeigt werden, dass diese zuvor aufgezeichneten selbst- und fremdbezogenen Golfschläge erfolgreich diskriminiert werden konnten (Murgia, Hohmann, Galmonte, Raab, & Agostini, 2012). Diese beiden Befunde deuten auf Verhaltensebene eindeutig darauf hin, dass ein selbstbezogenes Bewegungsgeräusch essentielle Informationen enthält, welche für eine erfolgreiche Selbstwahrnehmung eine wichtige Rolle spielen bzw. dass unser Hirn schnell und mühelos zwischen selbst- und fremdbezogenen Reizen diskriminiert (vgl. 1.2). Wie bzw. wo dieser Prozess tatsächlich im Hirn verankert bzw. verortet ist, konnte bis heute noch nicht hinreichend geklärt werden.

Im Rahmen einer aktuellen Studie von Justen, Herbert, Werner und Raab (2014) wurden VPn aufgefordert, zuvor aufgezeichnete bewegungsbezogene Weitsprunggeräusche während einer Diskriminationsaufgabe (im Englischen: *discrimination task*) in Bezug auf deren Selbstbezug zu bewerten, wobei ihnen Reize mit und oh-

ne Selbstbezug dargeboten wurden. Währenddessen wurde zusätzlich von jeder VP das individuelle EEG aufgezeichnet. Eine anschließende Quellenlokalisationsanalyse mittels sLORETA im Frequenzbereich konnte als wichtigste neuronale Quellen den rechten ACC bzw. MPFC (BA 32) und den rechten TPJ (BA 40) lokalisieren. Diese Hirnregionen werden sehr häufig mit der Verarbeitung selbstbezogener Reize und dem CMS assoziiert (vgl. 1.2.1 sowie Qin & Northoff, 2011). Es wurde jedoch keine spezifische Aktivierung in rein motorischen oder assoziierten Hirnregionen (wie bspw. M1 oder SMA) gefunden. Ferner konnten die dargebotenen Weitsprunggeräusche aufgrund ihrer Komplexität und einer Länge von 3 Sekunden nicht näher auf EKP-Ebene untersucht werden. Daher lassen die von Justen, Herbert, Werner und Raab (2014) berichteten Ergebnisse die Frage offen, in welchen Stadien der Reizverarbeitung selbst- im Gegensatz zu fremdbezogenen Bewegungsgeräuschen auf neurophysiologischer Ebene unterschieden werden. Hierbei interessiert vor allem, ob eine Unterscheidung zwischen Selbst- und Fremdbezug bereits bei einer ungerichteten Aufmerksamkeitszuwendung während einer passiven Reizdarbietung, vor allem in frühen Zeitfenstern (z.B. N1, P2, MMN), stattfindet. Ferner kann davon ausgegangen werden, dass die Verarbeitung passiv dargebotener selbstbezogener Reize hauptsächlich mit einer automatischen Reizverarbeitung assoziiert ist, welche unterhalb der Bewusstseinschwelle stattfindet und somit die Verarbeitung selbstbezogener Reize im Alltag passender widerspiegelt (wie bspw. beim Erkennen der eigenen Stimme; siehe Graux et al., 2013, 2015). Üblicherweise denken wir nicht bewusst darüber nach, ob wir bspw. mit unseren Fingern zum Rhythmus eines Musikstücks schnippen. Stattdessen werden wir von unserer eigenen unbewussten Selbsterkenntnis dahin gehend geleitet, automatisch, adaptiv sowie adäquat zu reagieren.

Experiment 2 der vorliegenden Arbeit dient dazu, das Zusammenspiel der neuronalen Verarbeitung akustischer Bewegungsinformationen in Kombination mit selbst- im Gegensatz zu fremdbezogenen Informationen, im konkreten Fall natürliche Fingerschnippgeräusche, besser verstehen zu können. Da ein Bewegungsgeräusch wie das Fingerschnippen ein komplexes motorisches Bewegungsprogramm bzw. ein hochdynamischer Reiz ist, welcher sich über die Zeit entfaltet (anders als ein visueller

Reiz), kann sowohl die zeitliche Verarbeitung als auch die grundlegenden neuronalen Prozesse bzw. Mechanismen der Verarbeitung von auditiven Reizen sehr gut mithilfe des EEGs untersucht und dargestellt werden. Zentral steht hierbei der Vergleich zwischen einer passiven Oddball-Bedingung mit Sinustönen und zwei modifizierten passiven Oddball-Bedingungen mit zuvor aufgenommenen natürlichen Fingerschnippgeräuschen (mit und ohne Selbstbezug).

Auf dieser Grundlage werden folgende Arbeitshypothesen formuliert:

1. Passiv dargebotene Sinustöne werden im Vergleich zu passiv dargebotenen Fingerschnippgeräuschen mit klarem Selbst- bzw. Fremdbezug sowohl auf zeitlicher Ebene (EKPs) als auch auf neurophysiologischer Ebene (sLORETA) unterschiedlich verarbeitet.
2. Weiterhin werden selbst- und fremdbezogene Fingerschnippgeräusche unterschiedlich verarbeitet, sowohl auf zeitlicher (EKPs) als auch auf neurophysiologischer Ebene (sLORETA).
3. Passiv dargebotene Sinustöne führen zu keiner hirnelektrischen Aktivierung in motorischen Hirnregionen (M1, SMA o.ä.) bzw. in Teilen des sogenannten MNS (vgl. 1.3).
4. Ähnlich wie bereits von Hauk, Shytyrov und Pulvermüller (2006) berichtet, führt die Reizdarbietung passiv dargebotener Fingerschnippgeräusche mit Selbst- und Fremdbezug zu signifikant höheren hirnelektrischen Aktivierungen in motorischen Hirnregionen (M1, SMA o.ä.) bzw. in Teilen des sogenannten MNS, auch wenn die Bewegung selbst nicht simultan ausgeführt wird (vgl. 1.3).

Kapitel 5: Experiment 1

5.1 Methoden

5.1.1 Versuchspersonen

Am vorliegenden Experiment nahmen zwölf Studenten (sieben Frauen, fünf Männer) zwischen 19 und 26 Jahren ($M = 21.3$ Jahre; $SD = 2.15$) der Deutschen Sporthochschule (DSHS) Köln teil. Alle VPn waren gesund und bekundeten keine Hörstörungen oder psychischen Leiden zu haben. Laut der Definition des *Edinburgh Handedness Inventory* (Oldfield, 1971) waren alle VPn Rechtshänder.

5.1.2 Ethik

Das experimentelle Protokoll wurde von der örtlichen Ethikkommission der Deutschen Sporthochschule Köln, Deutschland, genehmigt und entsprach zusätzlich der Erklärung von Helsinki. Vor Beginn des Experiments gaben alle VPn ihre schriftliche Zustimmung zur Teilnahme am Experiment. Weder der Versuchsablauf noch das Reizmaterial der Studie waren den VPn im Vorfeld bekannt. Das Experiment (einschließlich aller EEG-Ableitungen) wurde am Psychologischen Institut, Abteilung Leistungspsychologie der Deutschen Sporthochschule (DSHS) Köln durchgeführt.

5.1.3 Rekrutierung der VPn

VPn wurden über Aushänge, persönliche Ansprachen, Flyer und Ankündigungen auf der Institutshomepage des Psychologischen Instituts der DSHS Köln angeworben. Wie in den ethischen Richtlinien vorgesehen, wurden VPn durch ein Informationsschreiben sowie mündlich durch den Untersuchungsleiter auf mögliche Risiken der Studie und über die Freiwilligkeit ihrer Teilnahme aufgeklärt. Ferner wurde den VPn versichert, dass jederzeit die Möglichkeit bestehen würde, ohne dass Nachteile entste-

hen, von der Teilnahme an der geplanten Studie zurückzutreten. Die erhobenen Daten wurden bzw. werden vertraulich und anonym behandelt und nicht länger als für die Auswertung und Publikation der Daten notwendig, aufbewahrt (entsprechend den offiziellen Richtlinien der Deutschen Forschungsgemeinschaft).

5.1.4 Versuchsablauf

Vor dem Beginn der EEG-Sitzung setzten sich alle VPn auf einen bequemen Stuhl und wurden über das generelle Prozedere der EEG-Ableitung und des Experiments informiert. Das Experiment bestand aus insgesamt zwei verschiedenen Blöcken: einer passiven Oddball-Bedingung (Block 1), gefolgt von einer aktiven Oddball-Bedingung (Block 2). Die Reihenfolge beider Experimentalblöcke war für alle VPn gleich, um die passive und aktive Oddball-Bedingung nicht mit einem möglichen Übertragungseffekt zu konfundieren. Wäre die aktive Oddball-Bedingung zuerst präsentiert worden, hätte eine Beeinflussung der passiven Oddball-Bedingung durch die Induktion einer offenen (verhaltensrelevanten) Reaktion auf die ‚Deviant‘-Reize und somit einer willentlich gerichteten Aufmerksamkeitszuwendung stattfinden können (vgl. Bennington & Polich, 1999).

Das Experiment gliederte sich in folgende Phasen: (1) Ausfüllen der Einverständniserklärung, (2) Ausfüllen eines Händigkeitstests nach Oldfield (1971), (3) das Anlegen der EEG-Kappe sowie das Kleben der EOG-Elektroden, (4) die Instruktion sowie (5) die Durchführung der Untersuchung.

5.1.5 Akustisches Oddball-Paradigma und verwendetes

Reizmaterial

In Anlehnung an Williams et al. (2005) bestand jedes der beiden Oddball-Paradigmen aus zwei verschiedenen akustischen Reizen: (1) einem niedrigen Sinuston (500 Hz) als ‚Standard‘-Reiz und (2) einem hohen Sinuston (1000 Hz) als ‚Deviant‘-Reiz. Daher

unterschieden sich beide Sinustöne nur im Frequenzbereich voneinander. Darüber hinaus hatten beide Sinustöne eine Gesamtlänge von 50 ms (einschließlich einer auf- und absteigenden Flanke von 5 ms). Während des experimentellen Paradigmas wurden insgesamt 400 Durchläufe (im Englischen: *trials*) bestehend aus 325 ‚Standard‘- und 75 ‚Deviant‘-Reizen (mit Auftretenswahrscheinlichkeiten von $p = 0.8125$ respektive $p = 0.1875$) sowie einem festen Interstimulusintervall (ISI) von 950 ms dargeboten. Wie Williams et al. (2005) zeigen konnten, führt die Anwendung eines festen ISIs zur zuverlässigen Auslösung einer robusten frühen N1-Komponente als Reaktion auf sowohl ‚Deviant‘- als auch ‚Standard‘-Reizen sowie zur Auslösung einer stabilen und aussagekräftigen späten P3-Komponente als Reaktion auf sehr selten dargebotene ‚Deviant‘-Reize (nicht aber auf häufig dargebotene ‚Standard‘-Reize). Sowohl die Reizdarbietung als auch die Aufzeichnung der Reaktionen der VPn wurde durch den Einsatz der Versuchssteuerungssoftware Inquisit (Millisecond Software, Seattle, WA, USA, Version 4) realisiert. Der entsprechende Programmcode der „Auditory Oddball Task“ wurde von der offiziellen Inquisit-Website heruntergeladen.

5.1.6 Reizdarbietung

Die akustischen Reize wurden mit einem konstanten Schallpegel von etwa 75 dB/SPL via Bügelkopfhörer der Firma Shure (Modell: SHR440; Shure, Niles, IL, USA) dargeboten. Vor der *passiven* Oddball-Bedingung (Block 1) wurden die VPn instruiert, nicht auf die dargebotenen akustischen Reize zu achten. Im Gegensatz dazu wurden sie vor der *aktiven* Oddball-Bedingung (Block 2) angeleitet, mit dem rechten Zeigefinger per Tastendruck der Leertaste so schnell wie möglich auf ‚Deviant‘-, aber nicht auf ‚Standard‘-Reize zu reagieren. Zur Vermeidung von Sakkaden (horizontale Augenbewegungen) während der EEG-Ableitung wurden die VPn instruiert, den Blick möglichst auf ein zentrales Fixationskreuz zu richten, das auf einem Computerbildschirm vor ihnen angezeigt wurde. Zusätzlich wurden sie gebeten, die Augen während der kompletten Reizpräsentationen möglichst geöffnet zu halten, um eine etwaige Konfundierung der EEG-Daten mit Alphawellen zu vermeiden.

5.1.7 EEG-Ableitung

Das kontinuierliche EEG-Signal (Abtastrate: 2048 Hz) wurde mithilfe von 64 Ag/AgCl-gesinterten Elektroden (Elektrodenpositionen: Fp1, Fpz, Fp2, AF7, AF3, AF4, AF8, F7, F5, F3, F1, Fz, F2, F4, F6, F8, FT7, FC5, FC3, FC1, FCz, FC2, FC4, FC6, FT8, T7, C5, C3, C1, Cz, C2, C4, C6, T8, TP7, CP5, CP3, CP1, CPz, CP2, CP4, CP6, TP8, P7, P5, P3, P1, Pz, P2, P4, P6, P8, PO7, PO5, PO3, POz, PO4, PO6, PO8, O1, Oz, O2, M1 und M2), welche auf einer EEG-Kappe der Firma Waveguard (Advanced Neuro Technology BV, Enschede, Niederlande) angebracht waren, abgeleitet. Die Elektroden dieser EEG-Kappe waren nach dem internationalen 10/10-System (Jurcak et al., 2007) angeordnet und alle EEG-Kanäle wurden gegen die gemeinsame Durchschnittsreferenz (im Englischen: *common average reference*) aller Skalp-Elektroden gemessen. Als Erdungselektrode wurde die mittlere Stirnelektrode AFz verwendet. Kleine, scheibenförmige Klebeelektroden (Blue Sensor, Ambu, Ballerup, Dänemark) wurden jeweils an beiden äußeren Augenwinkeln bilateral und zusätzlich sowohl unter als auch über dem linken Auge platziert, um mittels Elektrokulographie (EOG) horizontale und vertikale Augenbewegungen (HEOG und VEOG) aufzuzeichnen. Zur Gewährleistung einer stabilen und möglichst artefaktfreien EEG-Ableitung wurde darauf geachtet, dass alle Elektrodenimpedanzen einen Wert < 10 Kiloohm ($k\Omega$) aufwiesen.

5.1.8 Vorverarbeitung und Analyse der abgeleiteten

EEG-Daten

Vor der weiteren Analyse der Daten mit MATLAB (The MathWorks Inc., Natick, MA, USA, Version: R2013a, 8.1.0.604) und EEGLAB (Swartz Center for Computational Neuroscience, La Jolla, CA, USA, Version: 13.4.4b, sowie Delorme & Makeig, 2004) wurden die einzelnen Datensätze offline mit dem Softwarepaket ASALAB (Advanced Neuro Technology B.V., Enschede, Niederlande, Version: 4.7.8, sowie Zanow

& Knösche, 2004) vorverarbeitet. Die Vorverarbeitung umfasste das Herunterrechnen (im Englischen: *down sampling*) auf 512 Hz, das Filtern mit einem Bandsperrfilter (Kerbfiter) von 50 Hz (24 dB/Oktave) sowie einem Bandpassfilter zwischen 0,5 und 20 Hz (24 dB/Oktave). Wie von Ille, Berg, und Scherg (2002) vorgeschlagen, wurden horizontale und vertikale Artefakte im HEOG und VEOG infolge von Augenbewegungen (Augenblinzeln und Sakkaden) mit einer in ASALAB implementierten Artefaktkorrektur auf Basis einer Hauptkomponentenanalyse (im Englischen: *principal component analysis*, PCA) korrigiert. Weitere Schritte der Vorverarbeitung der artefaktfreien EEG-Daten in EEGLAB beinhaltete die Re-Referenzierung auf verknüpfte Mastoide/verknüpfte Ohren (im Englischen: *linked mastoids/ears*, M1 und M2) und die Segmentierung in Epochen (100 ms vor und 700 ms nach Reizbeginn) für jede der vier verschiedenen gemittelten Experimentalbedingungen: „DEV_act“ (= „Deviant aktiv“), „ST_act“ (= „Standard aktiv“), „DEV_pas“ (= „Deviant passiv“) und „ST_pas“ (= „Standard passiv“). Abschließend wurde eine Baseline-Korrektur durchgeführt, bei der die Baseline aller extrahierten Epochen in Bezug auf ein definiertes Intervall, 100 ms vor Reizbeginn, korrigiert wurde.

5.1.9 EKP-Analyse und statistische Auswertung

Auf Grundlage der Ergebnisse früherer EKP-Studien erfolgte die Analyse der gemittelten ERPs im N1- und N2-, sowie im P3-Zeitfenster. Die gemittelten ERPs der vier experimentellen Bedingungen wurden mithilfe der in EEGLAB implementierten Funktion „statcond“ auf statistisch signifikante Unterschiede untersucht (Delorme, 2004). Hierbei wurde jeweils die Nullhypothese (H_0) angenommen, die besagt, dass es zwischen den experimentellen Bedingungen keine statistisch signifikanten Unterschiede gab.

Für die statistische Analyse der passiven (nicht-attentierten) Oddball-Bedingung (Block 1) wurden gemittelte ERPs aller 62 Elektroden in Reaktion auf ‚Deviant‘- und ‚Standard‘-Reize („DEV_pas“ bzw. „ST_pas“) zu allen Zeitpunkten

zwischen 0 und 700 ms (nach Reizbeginn) einem nicht-parametrischen gepaarten t -Test mit 5000 Permutationen unterzogen.

Für die statistische Analyse der aktiven (attentierten) Oddball-Bedingung (Block 2) wurden gemittelte ERPs aller 62 Elektroden in Reaktion auf ‚Deviant‘- und ‚Standard‘-Reize („DEV_act“ bzw. „ST_act“) zu allen Zeitpunkten zwischen 0 und 700 ms (nach Reizbeginn) einem nicht-parametrischen gepaarten t -Test mit 5000 Permutationen unterzogen.

Alle statistischen Analysen wurden mithilfe der *False Discovery Rate* (FDR; implementiert in der EEGLAB-Funktion „FDR“) und einem FDR-Wert von 5% ($q = 0.05$) korrigiert (für eine Einführung siehe Benjamini & Hochberg, 1995). Die FDR-Methode bietet die Möglichkeit, die erwartete Proportion aller fälschlicherweise positiven Tests im Verhältnis zu allen signifikanten Tests darzustellen. Somit bietet das FDR-Verfahren eine wesentlich bessere räumliche und zeitliche Auflösung im Vergleich zu parametrischen t -Tests, bei denen eine Bonferroni-Korrektur angewendet wurde (Lage-Castellanos, Martínez-Montes, Hernández-Cabrera, & Galán, 2010).

Zur Bestimmung der MMN aus den gemittelten EKPs wurden, zusätzlich für jede der beiden experimentellen Bedingungen bzw. Blöcke, mithilfe der Maas Univariate ERP Toolbox (o.D. sowie siehe Groppe, Urbach, & Kutas, 2011a, 2011b) zwei Differenzwellen berechnet (Deviant minus Standard; d.h. „DEV_pas“ minus „ST_pas“ bzw. „DEV_act“ minus „ST_act“). Zur zuverlässigen Erfassung statistisch signifikanter Unterschiede, in den zuvor genannten Zeitfenstern, wurden die extrahierten Differenzwellen einem zweiseitigen, clusterbasierten Permutationstest (im Englischen: *two-tailed cluster-based permutation test*), unter Verwendung eines familiären Alpha-Niveaus von $p < .05$, unterzogen (Bullmore et al., 1999). Die folgenden Komponenten und dazugehörigen Zeitfenster wurden während der statistischen Tests mit allen 62 Skalp-Elektroden miteinbezogen: MMN (50-150 ms), N2 (150-225 ms) und P3 (225-400 ms), was insgesamt 3224, 2418 sowie 5642 Vergleichen entspricht.

Unter Verwendung der ursprünglichen Daten und 2500 zufälligen Permutationen wurden t -Tests mit Messwiederholungen für jeden Vergleich berechnet (d.h. für die Vergleiche „DEV_pas“ minus „ST_pas“ sowie „DEV_act“ minus „ST_act“). Für

jede Permutation wurden alle t -Werte, die einem nicht-korrigierten p -Wert von .01 oder weniger entsprachen, zu Clustern bestehend aus benachbarten t -Werten, gebildet. Elektroden, die innerhalb von 5,44 cm nebeneinander lagen, wurden als räumliche Nachbarn betrachtet. Die Summe aller t -Werte eines jeden Clusters kann daher als „Masse“ des Clusters angesehen werden. Die extremste Clustermasse, während jeder der 2501 durchgeführten Permutationen, wurde verwendet, um die Verteilung der Nullhypothese (H_0) darzustellen. Das heißt, es gibt keine Differenz zwischen den Bedingungen. Anhand eines abschließenden Perzentil-Rankings wurden die resultierenden p -Wert geschätzt. Der resultierende p -Wert des Clusters wurde jedem Teil des Clusters zugewiesen, wobei t -Werte, die nicht in einem Cluster enthalten waren, einen p -Wert von 1 zugewiesen wurden.

Dieser spezielle Permutationstest wurde anstelle einer herkömmlichen Analyse der mittleren Amplitudenwerte verwendet, da dieser Test viel bessere räumliche und zeitliche Auflösung bietet, während die Kontrolle über das familiäre Alpha-Niveau beibehalten werden kann (d.h. das verwendete Verfahren ist in der Lage, eine große Anzahl von Vergleichen zu korrigieren (Groppe et al., 2011a, 2011b). Zusätzlich wurde die Clustermassenstatistik für diesen Permutationstest gewählt, da frühere Studien ausdrücklich zeigen konnten, dass dieser spezielle Test für breitverteilte EKP-Komponenten wie bspw. der P3, eine relativ große Power aufweist (Groppe et al., 2011b; Maris & Oostenveld, 2007). Insgesamt wurden 2500 Permutationen verwendet, um die Verteilung der Nullhypothese zu schätzen. Dieser Wert ist mehr als doppelt so hoch ist wie der von Manly (1997) für ein familiäres Alpha-Niveau von $p = .01$ vorgeschlagen.

5.1.10 EKP-Quellenlokalisationsanalyse mittels sLORETA

Zur Lokalisation der grundlegenden neuronalen Generatorquellen wurde die sLORETA-Software verwendet (vgl. 3.3). Hierbei wurden folgende Vergleiche in den zuvor berichteten und gemittelten Zeitfenstern „DEV_pas“ minus „ST_pas“ sowie „DEV_act“ minus „ST_act“ näher untersucht.

5.2 Ergebnisse

In den folgenden Abschnitten werden die Ergebnisse der Datenanalyse genauer erläutert und auf die Implikationen eingegangen.

5.2.1 Aktive Oddball-Bedingung – Verhaltensdaten

Während des zweiten experimentellen Blocks lagen die Reaktionszeiten (im Englischen: *reaction times*, RTs) der VPn zwischen 223 und 379 ms ($M = 285.6$ ms; $SD = 38.5$). Im Durchschnitt reagierten diese mit hoher Genauigkeit auf die dargebotenen ‚Deviant‘-Reize und zeigten eine sehr niedrige Fehlerrate ($< 3.0\%$).

5.2.2 Passive Oddball-Bedingung – EKPs und Differenzwelle

Die statistische Analyse der evozierten EKPs des passiven Oddball-Paradigmas zeigte zwei unterschiedliche Zeitfenster, in denen extrahierte EKPs der passiven Oddball-Bedingung signifikante Unterschiede im Vergleich zwischen ‚Deviant‘- und ‚Standard‘-Reizen zeigten. Diese wurden zwischen 67 und 129 ms (äquivalent zum gemittelten Zeitfenster der N1-Komponente, mit einer Peak bei etwa 95 ms) und zwischen 232 und 354 ms (äquivalent zum gemittelten Zeitfenster der P3-Komponente mit einer Peak bei etwa 300 ms) nach Reizbeginn ermittelt.

Statistische Ergebnisse der extrahierten Differenzwelle (‚Deviant‘- minus ‚Standard‘-Reize) bestätigten zwei unterschiedliche Zeitfenster, in denen diese statistisch signifikante Unterschiede aufwiesen. Für die extrahierte MMN-Komponente (zeitlich überlappend mit dem gemittelten Zeitfenster der N1-Komponente, welche u.a. bereits von Campbell, Winkler, & Kujala, 2007 berichtet wurde) wurden statistisch signifikante Unterschiede zwischen 66 und 128 ms nach Reizbeginn ermittelt.

Die maximale Anzahl der statistisch signifikanten Unterschiede wurde zwischen 82 und 103 ms nach Reizbeginn beobachtet. Dieser Befund ist im Einklang mit den gewonnenen EKP-Ergebnissen früherer Studien, die auf eine ‚frühe‘ MMN-Komponente (Peak: bei etwa 90 ms) schließen lassen (Luck, 2005). Um die Gültigkeit dieser Interpretation sicher zu stellen, wurden alle verwendeten Elektroden auf eine gemeinsame Durchschnittsreferenz (im Englischen: *common average reference, CAR*) re-referenziert, da laut bestehender Fachliteratur davon ausgegangen werden kann, dass entweder mittels einer gemeinsamen Durchschnitts- oder aber eine Nasenreferenz die MMN am stabilsten bestimmt werden kann (Koelsch, 2012). Erwartungsgemäß bestätigte das CAR-Verfahren die charakteristische Polaritätsinversion der extrahierten MMN an beiden Mastoid-Elektroden (M1 und M2). Für die P3-Komponente wurden statistisch signifikante Unterschiede zwischen 226 und 347 ms nach Reizbeginn festgestellt, wobei zusätzlich die maximale Anzahl dieser zwischen 269 und 322 ms nach Reizbeginn beobachtet wurde.

5.2.3 Aktive Oddball-Bedingung – EKPs und Differenzwelle

Statistische Ergebnisse, die mithilfe von EEGLAB errechnet wurden, ergaben zwei unterschiedliche Zeitfenster, in denen EKPs der aktiven Oddball-Bedingung signifikante Unterschiede zwischen Deviants und Standards zeigten. Diese wurden zwischen 60 und 114 ms (gleichbedeutend zum gemittelten Zeitfenster der N1-Komponente, Peak: bei etwa 90 ms) und zwischen 232 und 378 ms (gleichbedeutend mit dem gemittelten Zeitfenster der P3-Komponente, Peak: bei etwa 300 ms) nach Reizbeginn ermittelt.

Statistisch signifikante Unterschiede für die MMN-Komponente konnten zwischen 56 und 117 ms nach Reizbeginn gefunden werden, wobei die maximale Anzahl zwischen 83 und 95 ms nach Reizbeginn beobachtet werden konnte. Diese Negativierung wurde als ‚frühe‘ MMN mit einer Peak bei etwa 90 ms interpretiert (Luck,

2005). Ähnlich zur passiven Oddball-Bedingung bestätigte die erneute Re-Referenzierung, auf eine gemeinsame Durchschnittsreferenz, die charakteristische Polaritätsinversion der extrahierten MMN an den linken und rechten Mastoiden (M1 bzw. M2). Für die P3-Komponente wurden statistisch signifikante Unterschiede zwischen 228 und 384 ms nach Reizbeginn gefunden. Das Maximum dieser Komponente wurde zwischen 253 und 351 ms nach Reizbeginn beobachtet.

5.2.4 Passive Oddball-Bedingung – sLORETA-Analyse

Für den Vergleich zwischen passiven ‚Deviant‘- und ‚Standard‘-Reizen (Kontrast: ‚DEV_pas‘ > ‚ST_pas‘) zeigten sich im gemittelten Zeitfenster der MMN-Komponente (zwischen 80 und 126 ms) statistisch signifikante Unterschiede zum einen in beiden bilateralen Gyri lingualis (BAs 17/18/19) zu finden im medialen visuellen Cortex und zum anderen im rechten Gyrus temporalis superior (BAs 13/22/39/42), der sich im rechten Temporallappen befindet, siehe Tabelle 1.

Zusätzlich zeigten sich für das gemittelte Zeitfenster der P3-Komponente (zwischen 244 und 343 ms) statistisch signifikante Unterschiede für den Kontrast zwischen sehr selten dargebotenen ‚Deviant‘- und sehr häufig dargebotenen ‚Standard‘-Reizen während der passiven Oddball-Bedingung in beiden bilateralen Insulae (BA 13) und im rechten Gyrus lingualis (BA 18), siehe Tabelle 2.

5.2.5 Aktive Oddball-Bedingung – sLORETA-Analyse

Für das gemittelte Zeitfenster zwischen 61 und 133 ms (entsprechend der MMN-Komponente) zeigte sich ein statistisch signifikanter Unterschied zwischen sehr selten dargebotenen ‚Deviant‘- und sehr häufig dargebotenen ‚Standard‘-Reizen (Kontrast: ‚DEV_act‘ > ‚ST_act‘) während der aktiven Oddball-Bedingung im rechten Lobus parietalis inferior (BA 7/39/40), siehe Tabelle 3.

Im rechten und linken Praecuneus (BAs 7/19/23/31), im rechten cingulären

Cortex (BA 31), im rechten Gyrus temporalis superior (BA 13/22/39/41) und im rechten Gyrus praecentralis (BA 4/6) zeigten sich für das Zeitfenster zwischen 253 und 351 ms (überlappend mit dem gemittelten Zeitfenster der P3-Komponente) statistisch signifikante Unterschiede zwischen ‚Deviant‘- und ‚Standard‘-Reizen während der aktiven Oddball-Bedingung, siehe Tabelle 4.

5.3 Diskussion

5.3.1 Vergleich beider Oddball-Bedingungen – EKPs und Differenzwellen

Erwartungsgemäß lösten sehr selten dargebotene ‚Deviant‘-Reize sowohl in der passiven als auch in der aktiven Oddball-Bedingung eine N1- und P3-Komponente sowie eine MMN als Differenzpotential aus, wenn ‚Deviant‘- gegen ‚Standard‘-Reize kontrastiert wurden. Darüber hinaus steht die Modulation der N1-Komponente (d.h. eine größere N1-Amplitude in Reaktion auf ‚Deviant‘- als auf ‚Standard‘-Reize) im Einklang mit bereits bekannten Ergebnissen früherer EKP-Studien, welche ein vergleichbares Oddball-Paradigma mit Sinustönen verwendeten (Godey et al., 2001; Zouridakis et al., 1998). Ferner unterscheiden sich die N1-Amplituden, zwischen der passiven und aktiven Oddball-Bedingung in Reaktion auf Deviants und Standards, nicht signifikant voneinander. Dies unterstützt die Annahme, dass die N1 während des Oddball-Paradigmas als ein verlässlicher Indikator für die Modulation von selektiven Aufmerksamkeits- (Luck & Hillyard, 1994) und Arbeitsgedächtnisprozessen (Hillyard et al., 1973) angesehen werden kann (vgl. 2.4.1.1). Wie in Abbildung 4 ersichtlich, waren die Amplituden der N1 in Reaktion auf Standards während der passiven als auch der aktiven Oddball-Bedingung signifikant reduziert. Dennoch, wie bereits in Kapitel 2.4.1.1 dargelegt, hat die ungerichtete Aufmerksamkeitszuwendung in Reaktion auf ‚Deviant‘-Reize keinen Einfluss auf die kortikale Reizverarbeitung in früheren Zeitfenstern (wie bspw. in Bezug auf die N1- oder MMN-Komponente).

Ferner lösten sehr selten dargebotene ‚Deviant‘-Reize eine P3-Komponente, sowohl während der passiven als auch der aktiven Oddball-Bedingung, aus (vgl. 2.4.1.3). Basierend auf den Befunden früherer Oddball-Studien wird die P3 bevorzugt ausgelöst, wenn die VP aktiv eine Aufgabe bearbeitet, ihre Aufmerksamkeit demnach willentlich auf sehr seltene ‚Deviant‘-Reize richtet oder wenn sich diese Reize signifikant von den wesentlich häufiger dargebotenen ‚Standard‘-Reizen unterscheiden (z.B.

Passive Oddball-Bedingung

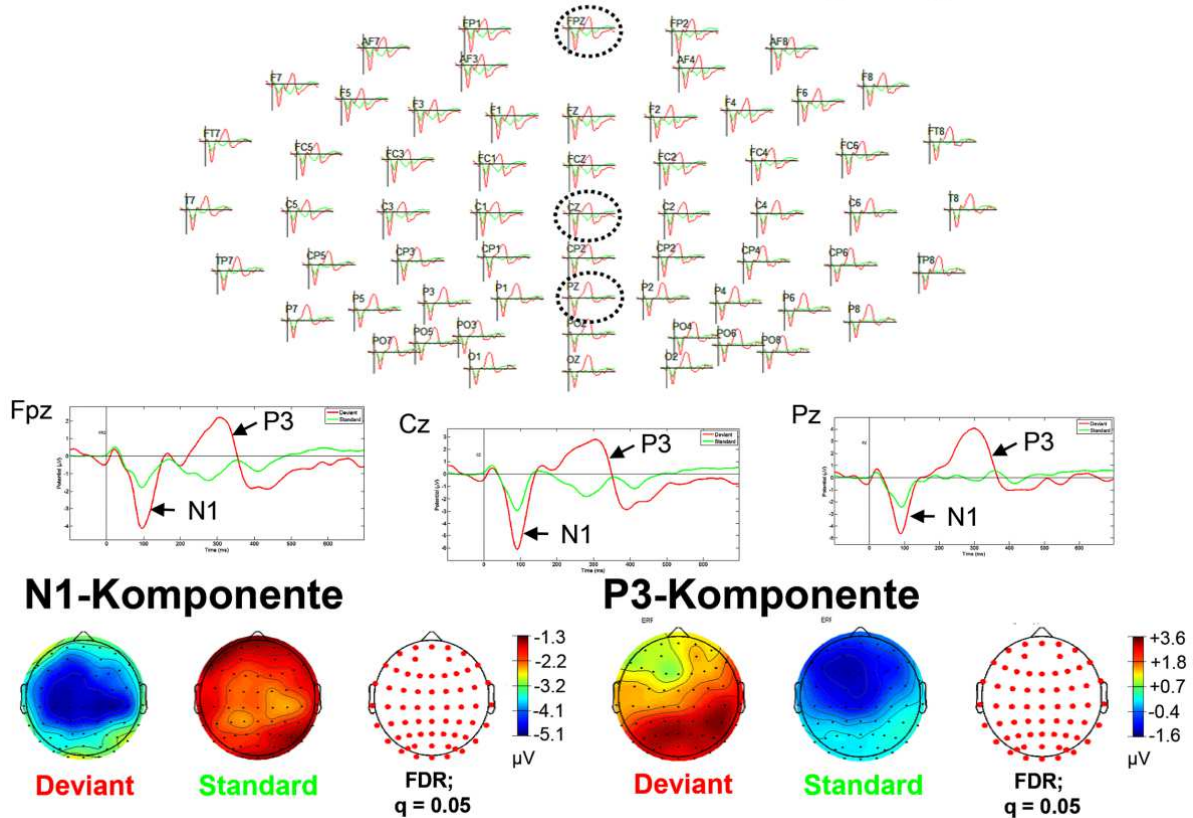


Abbildung 4. Darstellung der ERPs und Skalp-Topographien für die N1- und die P3-Komponente der passiven Oddball-Bedingung. Das obere Schaubild zeigt alle extrahierten EKP-Wellenformen der 62 Elektroden dar. Eine anteriore Elektrode (Fpz) sowie eine zentrale (Cz) und eine posteriore Elektrode (Pz) sind detailliert dargestellt (Im Schaubild durch gestrichelte schwarze Kreise gekennzeichnet). Die Plots der EKP-Wellenform zeigen für die N1- und P3-Komponente deutlich höhere Amplituden als Reaktion auf Deviant-Reize (Frequenz: 1000 Hz) im Vergleich zu Standard-Reizen (Frequenz: 500 Hz). Extrahierte Zeitfenster wurden zwischen 67 und 129 ms (N1-Komponente) sowie zwischen 232 und 354 ms (P3-Komponente) gemittelt. Extrahierte Zeitfenster wurden zwischen 60 und 114 ms (N1-Komponente) sowie zwischen 232 und 378 ms (P3-Komponente) gemittelt. Abkürzungen: FDR = False discovery rate.

Aktive Oddball-Bedingung

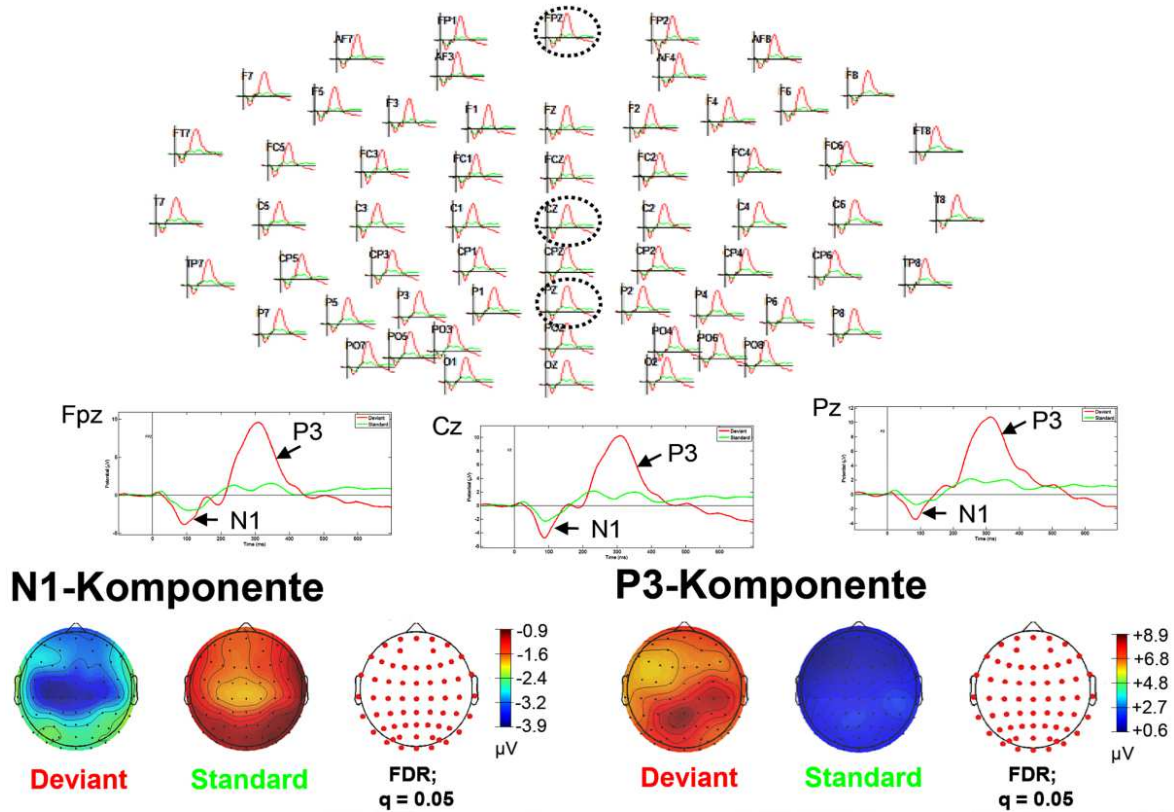


Abbildung 5. Darstellung der ERPs und Skalp-Topographien für die N1- und die P3-Komponente der aktiven Oddball-Bedingung. Das obere Schaubild zeigt alle extrahierten EKP-Wellenformen der 62 Elektroden dar. Eine anteriore Elektrode (Fpz) sowie eine zentrale (Cz) und eine posteriore Elektrode (Pz) sind detailliert dargestellt (Im Gesamtbild durch gestrichelte schwarze Kreise gekennzeichnet). Die Plots der EKP-Wellenform zeigen für die N1- und P3-Komponente deutlich höhere Amplituden als Reaktion auf Deviant-Reize (Frequenz: 1000 Hz) im Vergleich zu Standard-Reizen (Frequenz: 500 Hz). Extrahierte Zeitfenster wurden zwischen 60 und 114 ms (N1-Komponente) sowie zwischen 232 und 378 ms (P3-Komponente) gemittelt. Abkürzungen: *FDR* = *False discovery rate*.

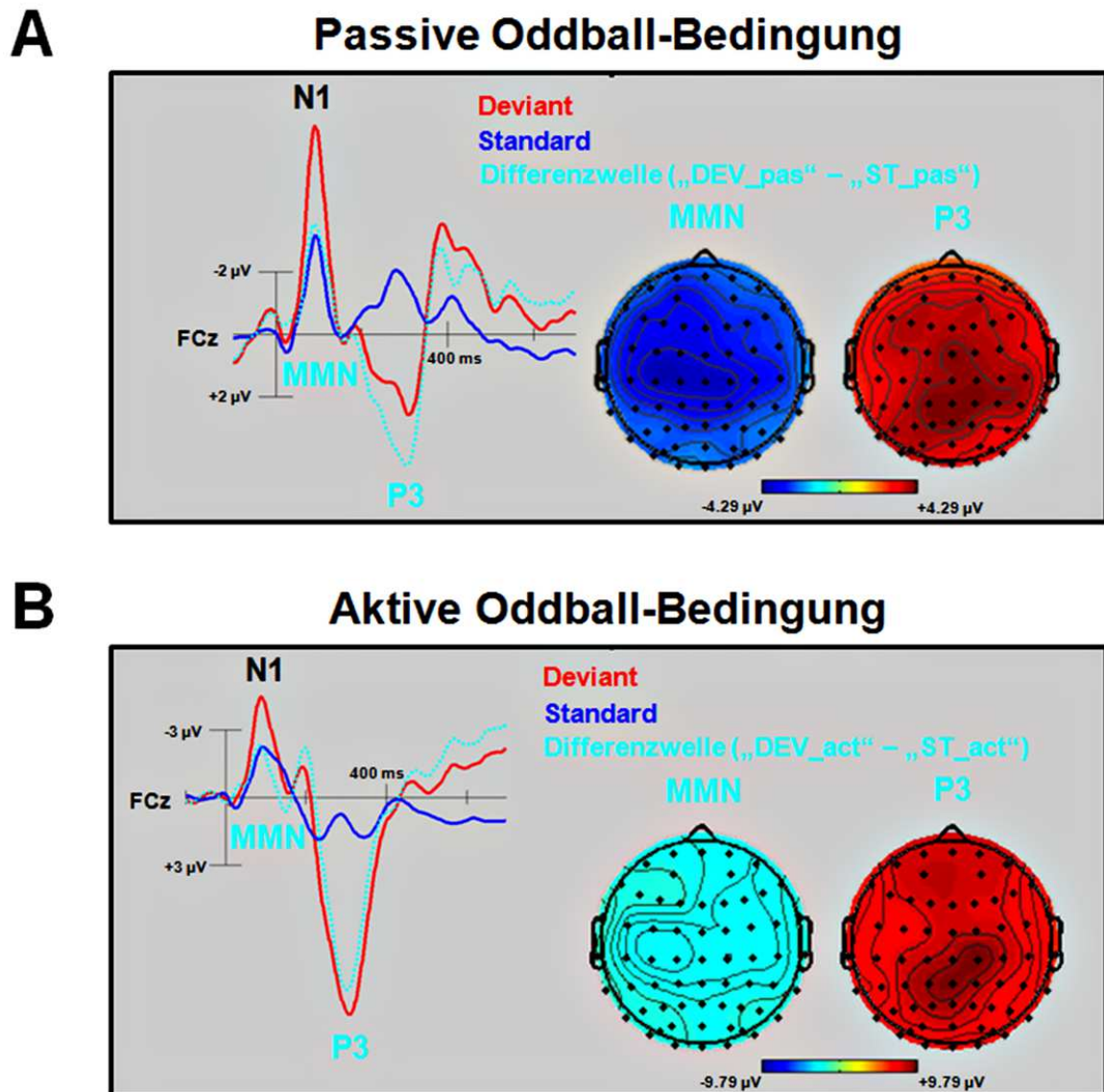


Abbildung 6. Extrahierte ERP- und Differenzwellen und entsprechende Skalp-Topographien während der passiven und aktiven Oddball-Bedingung mit Sinustönen. **A:** EKP-Wellenform und entsprechende Differenzwelle („*DEV_pas*“ minus „*ST_pas*“) an Elektrode FCz. Darüber hinaus werden berechnete Skalp-Topographien der MMN- und der P3-Komponente dargestellt. **B:** EKP-Wellenform und entsprechende Differenzwelle („*DEV_act*“ minus „*ST_act*“) an Elektrode FCz. Darüber hinaus werden topographische Plots der MMN- und P3-Komponente dargestellt. *Abkürzungen: MMN = Mismatch negativity.*

Polich, 2007, Polich & Kok, 1995, Squires et al., 1975). Im Einklang mit einer früheren Studie von Bennington & Polich (1999) deutet dies darauf hin, dass die Auslösung der P3 auch während eines Oddball-Paradigmas mit passiver Oddball-Bedingung hervorgerufen werden kann. Dieser EKP-Befund zeigt deutlich, dass die beobachtete unwillkürliche Aufmerksamkeitszuwendung gegenüber den sehr selten dargebotenen ‚Deviant‘-Reizen ein unwillentlicher Prozess ist, der keine explizite Verhaltensreaktion (z. B. Tastendruck) der VP erforderlich macht.

5.3.2 Vergleich der passiven und aktiven Oddball-Bedingungen – sLORETA

In den folgenden Abschnitten wird nun ausführlicher auf die jeweiligen gewonnenen Befunde der sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse während sowohl der passiven als auch aktiven Oddball-Bedingung eingegangen. Zusätzlich werden die grundlegenden Generatorquellen dieser Komponenten näher diskutiert.

5.3.2.1 Passive Oddball-Bedingung – MMN (nicht-aufgabenrelevante Devianzdetektion)

Die Ergebnisse der sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse für die passive Oddball-Bedingung (Kontrast: „DEV_pas“ > „STA_pas“) zeigten im gemittelten Zeitfenster der MMN-Komponente (82-103 ms) eine signifikant höhere hirnelektrische Aktivität in visuellen und temporalen Hirnregionen, nämlich in beiden bilateralen Gyri lingualis (BA 18), im rechten Gyrus temporalis superior (BA 22) und in multisensorischen Assoziationsgebieten (BAs 39/22). Dieser Befund steht im Einklang mit der Idee einer reizgetriebenen bzw. aufwärtsgetriebenen Modulation der Aufmerksamkeit (Fritz et al., 2007).

Zusätzlich wurde während der passiven Oddball-Bedingung eine deutlich höhe-

re hirnelektrische Aktivierung in posterioren Hirnarealen, vorrangig visuellen, sowohl im gemittelten Zeitfenster der MMN als auch der P3-Komponente, beobachtet. Dieser Befund zeigt deutlich die Beteiligung visueller Verarbeitungsbereiche während einer ungerichteten Aufmerksamkeitszuwendung der VPn. Frühere Studien konnten deutlich zeigen, dass selbst spezielle Bereiche im visuellen Cortex (wie bspw. die Sehrinde) bei Aufgaben involviert sind, die normalerweise während der Modulation von räumlicher Aufmerksamkeit aktiviert werden (Murray & Wojciulik, 2004). Die Aktivierung visueller Verarbeitungsregionen konnte bereits mithilfe früherer fMRT-Studien nachgewiesen werden (Bénar et al., 2007; Goldman et al., 2009). Die Ergebnisse dieser Studien dokumentierten zudem, dass die zugrunde liegenden neuronalen Generatoren der P3-Komponente ebenfalls in Teilen des visuellen Cortex zu finden sind. Bereits bekannte EKP-Befunde werden daher durch die Ergebnisse des vorliegenden Experiments erweitert und zeigen deutlich, dass im gemittelten Zeitfenster der MMN passiv dargebotene ‚Deviant‘-Reize in visuellen Hirnregionen verarbeitet werden.

Während der passiven Oddball-Bedingung wurde mittels sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse sowohl im gemittelten Zeitfenster der extrahierten MMN- als auch der evozierten P3-Komponente eine erhöhte hirnelektrische Aktivität in der linken und rechten Insula gefunden. Dieser Befund des vorliegenden Experiments wird zusätzlich durch Ergebnisse einer fMRI-Studie von Müller, Achenbach, Oades, Bender und Schall (2002) gestützt, welche die Beteiligung insbesondere der rechten Insula während der Verarbeitung devianter bzw. abweichender unimodal akustischer Reize aufzeigen konnte. Darüber hinaus stimmen die Ergebnisse des vorliegenden Experiments mit vorhergehenden Studien überein, welche die spezifische Rolle der Insula während der akustischen Reizverarbeitung untersucht haben (für eine Einführung siehe Bamiou, Musiek, & Luxon, 2003).

5.3.2.2 Passive Oddball-Bedingung – P3 (nicht-aufgabenrelevante Zielreizdetektion)

Im gemittelten Zeitfenster der evozierten P3-Komponente während der passiven Oddball-Bedingung (Kontrast: „DEV_pas“ > „STA_pas“) wurde eine signifikant höhere hirnelektrische Aktivität in beiden bilateralen anterioren Insulae (AI; BA 13) sowie im rechten Gyrus lingualis (LG; BA 18) lokalisiert. Die Aktivierung beider bilateralen Insulae im gemittelten Zeitfenster der P3-Komponente steht im Einklang mit den Befunden früherer fMRT-Studien, die die Beteiligung der Insulae (insbesondere die der rechten Insula), während sowohl der Verarbeitung akustischer Reize (z.B. Sinustöne) als auch einer ungerichteten Aufmerksamkeitszuwendung, zeigen konnten (Bamiou et al., 2003; Müller et al., 2003, 2002). Beide Insulae (BA 13) sind Teil des VAN bzw. ebenfalls eine Kernstruktur des sogenannten *Saliennetzwerks* (im Englischen: *saliency network*, SN) (Menon & Uddin, 2010; Seeley et al., 2007), das vor allem mit der weiteren Verarbeitung salienter Reize assoziiert ist. Im gemittelten Zeitfenster der MMN, während der passiven Oddball-Bedingung, waren demnach Hirnregionen sowohl des DAN als auch des VAN aktiviert, während hirnelektrische Aktivierungen im gemittelten Zeitfenster der evozierten P3, während der passiven Oddball-Bedingung, mit alleinigen hirnelektrischen Aktivierungen im VAN assoziiert sind. Somit überlappen sich die gefundenen hirnelektrischen Aktivierungen beider gemittelten Zeitfenster (MMN bzw. P3) zu einem großen Teil in Hirnregionen, die sowohl zum DAN als auch VAN gehören.

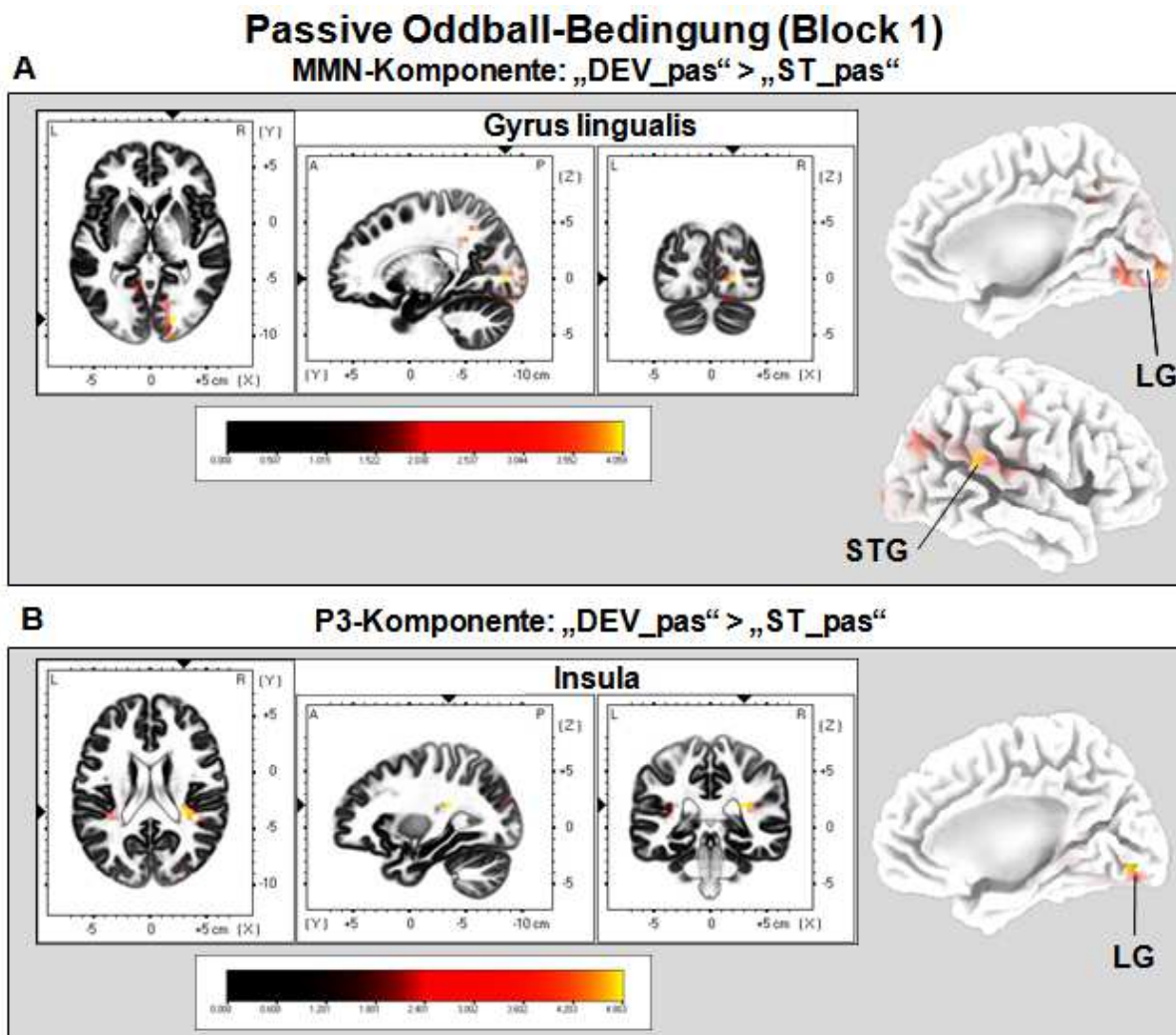


Abbildung 7. Ergebnisse der sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse (Kontrast: „DEV_pas“ > „ST_pas“) für die passive Oddball-Bedingung (modifiziert nach Justen & Herbert, 2018). sLORETA-Bilder wurden mittels statistischem, nicht-parametrischem Mapping (im Englischen: *statistical non-parametric mapping*, SnPM) und Ko-Registrierung mit dem stereotaxischen Talairach-Raum auf Basis des digitalisierten Talairach-Atlas des menschlichen Hirns (Talairach & Tournoux, 1988) sowie des probabilistischen MNI-152-Templates (Mazziotta et al., 2001) berechnet. Nach Korrektur für mehrere statistische Signifikanztests ($p < .01$ bzw. $p < .05$) wurden aktivierte Voxel durch gelbliche und rötliche Farben dargestellt. **A:** Während der passiven Oddball-Bedingung wurde im gemittelten Zeitfenster der MMN-Komponente (zwischen 82 und 103 ms) das Maximum der höchsten hirnelektrischen Aktivität im rechten Gyrus lingualis (BAs 17/18/19) und sowie im rechten Gyrus temporalis superior (BAs 13/22/39/42) lokalisiert. **B:** Während der passiven Oddball-Bedingung wurde im gemittelten Zeitfenstern der P3-Komponente (zwischen 269 und 322 ms) wurde das Maximum der hirnelektrischen Aktivität sowohl in beiden bilateralen Insulae (BA 13) als auch im rechten Gyrus lingualis (BA 18) lokalisiert. *Abkürzungen:* L = links; R = rechts; A = anterior; P = posterior; MNI = Montreal Neurological Institute; X, Y, Z = entsprechende MNI-Koordinaten; BA = Brodmann-Areal; LG = Gyrus lingualis; STG = Gyrus temporalis superior.

5.3.2.3 Aktive Oddball-Bedingung – MMN

(aufgabenrelevante Devianzdetektion)

Während der aktiven Oddball-Bedingung (Kontrast: „DEV_act“ > „STA_act“) wurde der größte Voxelcluster im rechten Lobus parietalis inferior (BAs 39/40) lokalisiert. Der Lobus parietalis inferior ist Teil des ventralen Aufmerksamkeitsnetzes (VAN) und spielt eine wichtige Rolle bei der Modulation visuell-räumlicher Aufmerksamkeit sowie der bewussten Kontrolle von Reizen, die für die Ausführung zielgerichteter Augen- sowie Gliedmaßenbewegungen wichtig sind (Singh-Curry & Husain, 2009). Während der aktiven Oddball-Bedingung kann die frühe Aktivierung des Lobus parietalis inferior im N1/MMN-Zeitfenster demzufolge als Konsequenz einer vorausschauenden Aufmerksamkeitszuwendung interpretiert werden, welche es erlaubt, aktuelle Aufgabenziele (d.h. die gerichtete Auswahl devianter Reize) aufrecht zu erhalten. Dementsprechend können während der passiven und aktiven Oddball-Bedingung frühe Stadien der Reizverarbeitung, wie sie durch die N1 und die MMN reflektiert werden, durch verschiedene Hirnregionen und Prozesse moduliert werden. Dieser Befund ist bemerkenswert, da sich die Amplituden der N1 und der MMN auf neurophysiologischer Ebene in Bezug auf die gemittelten EKPs zwischen passiver und aktiver Oddball-Bedingung nicht signifikant voneinander unterscheiden.

5.3.2.4 Aktive Oddball-Bedingung – P3

(aufgabenrelevante Zielreizdetektion)

Während der aktiven Oddball-Bedingung wurde im gemittelten Zeitfenster der P3 (Kontrast: „DEV_act“ > „STA_act“) die signifikant höchste hirnelektrische Aktivierung innerhalb des Praecuneus und umliegenden Lobulus parietalis superior (im Englischen: *superior parietal lobe*, SPL, BA 7), sowie dem posterioren Teil des cingulären Cortex (PPC, BAs 23/31) gefunden. Hervorzuheben ist der Befund, dass der größte Cluster (Größe: 132 Voxel) innerhalb des bilateralen Praecuneus/SPL lokalisiert wer-

den konnte. Der Praecuneus ist eine kortikale Struktur, die dem übergeordneten Parietalbereich zugeordnet wird und traditionell mit der Modulation visueller Aufmerksamkeit assoziiert ist (Le, Pardo, & Hu, 1998). Ebenfalls legen die Befunde mehrerer fMRT-Studien die Vermutung nahe, dass der Praecuneus als eine Kernstruktur des DAN angesehen werden kann (Corbetta & Shulman, 2002; Kim, 2014). Erwartungsgemäß spiegelt die erhöhte hirnelektrische Aktivität, des Praecuneus bzw. des umgebenden Lobulus parietalis superior, eine Modulation der Aufmerksamkeit als Resultat einer gerichteten Aufmerksamkeitszuwendung wider. Diese Annahme wird zusätzlich dadurch unterstützt, dass Aktivierungen in diesen Arealen während der Auslösung der evozierten P3-Komponente in der passiven Oddball-Bedingung gänzlich fehlten. Somit lassen die vorliegenden sLORETA-Ergebnisse der aktiven Oddball-Bedingung darauf schließen, dass die signifikant höhere hirnelektrische Aktivität im Praecuneus bzw. Lobulus parietalis superior mit einer signifikanten Erhöhung von Aufmerksamkeitsressourcen verbunden ist.

Zusammenfassend lässt sich daher sagen, dass die Aktivierung des Praecuneus bzw. SPL (vorrangig in BA 7) im gemittelten Zeitfenster der P3-Komponente während der passiven Oddball-Bedingung nicht beobachtet werden konnte und somit die Modulation der P3 während der aktiven Oddball-Bedingung signifikant größer war. Anders ausgedrückt bedeutet dies eine Erhöhung einer gerichteten Aufmerksamkeitszuwendung in Reaktion auf sehr selten dargebotene ‚Deviant‘-Reize während der aktiven Oddball-Bedingung.

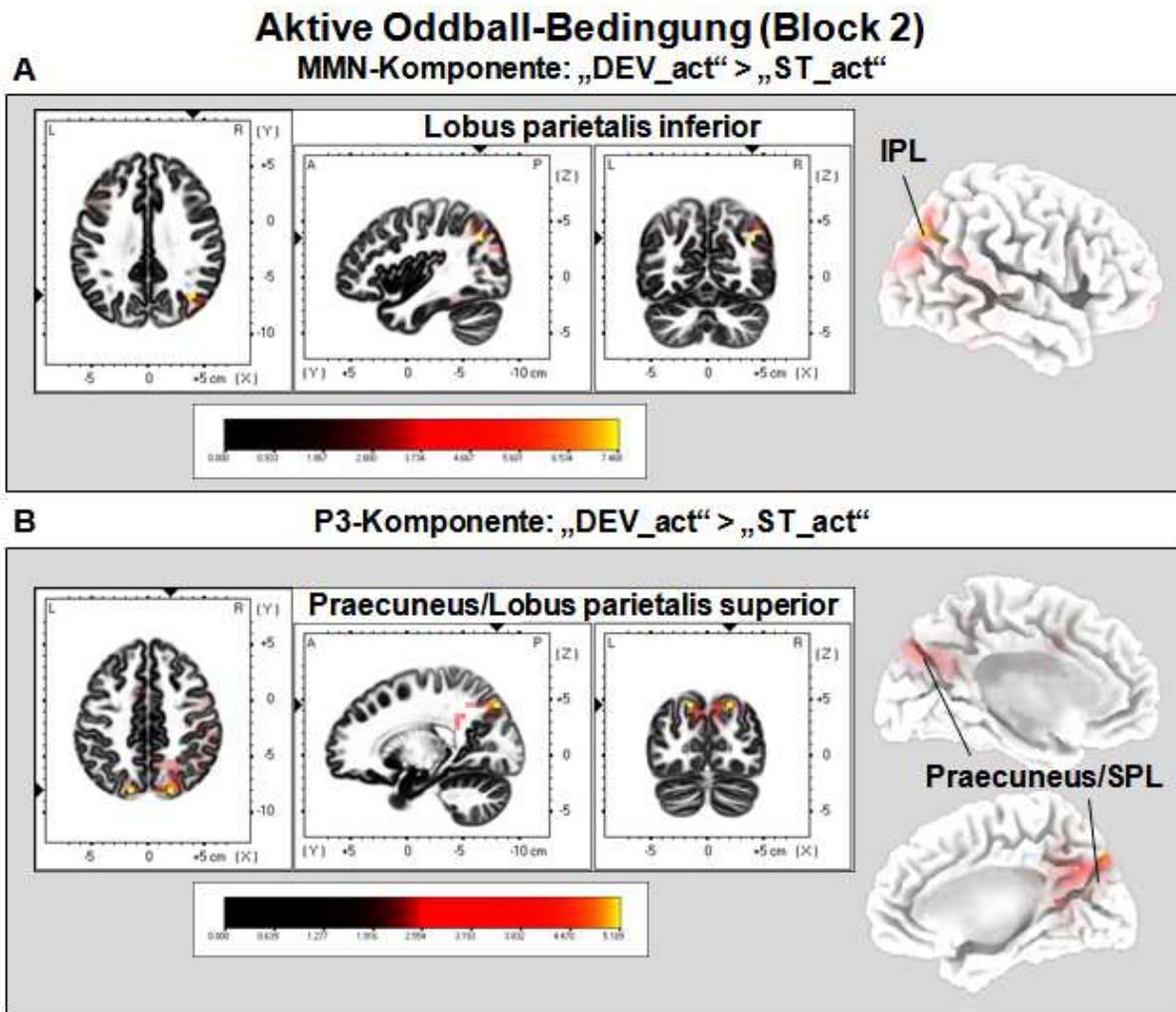


Abbildung 8. Ergebnisse der sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse (Kontrast: „DEV_act“ > „ST_act“) für die aktive Oddball-Bedingung (modifiziert nach Justen & Herbert, 2018). sLORETA-Bilder wurden mittels statistischem, nicht-parametrischem Mapping (im Englischen: *statistical non-parametric mapping*, SnPM) und Ko-Registrierung mit dem stereotaxischen Talairach-Raum auf Basis des digitalisierten Talairach-Atlas des menschlichen Gehirns (Talairach & Tournoux, 1988) sowie des probabilistischen MNI-152-Templates (Mazziotta et al., 2001) berechnet. Nach Korrektur für mehrere statistische Signifikanztests ($p < .01$ bzw. $p < .05$) wurden aktivierte Voxel durch gelbliche und rötliche Farben dargestellt. **A:** Während der aktiven Oddball-Bedingung wurde im gemittelten Zeitfenster der MMN-Komponente (zwischen 83 und 95 ms) wurde das Maximum der hirnelektrischen Aktivität im rechten Lobus parietalis inferior (BAs 7/39/40) gefunden. **B:** Während der aktiven Oddball-Bedingung wurde im gemittelten Zeitfenster der P3-Komponente (zwischen 253 und 351 ms) wurde das Maximum der hirnelektrischen Aktivität in beiden bilateralen Praecuneus gefunden (BAs 7/19/23/21). *Abkürzungen:* L = links; R = rechts; A = anterior; P = posterior; MNI = Montreal Neurological Institute; X, Y, Z = entsprechende MNI-Koordinaten; BA = Brodmann-Areal; IPL = Lobus parietalis inferior; SPL = Lobus parietalis superior.

Tabelle 1. Ergebnisse der sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse (Kondition: *passive* Oddball-Bedingung; „DEV_pas“ > „ST_pas“) im gemittelten Zeitfenster der N1/MMN-Komponente (82-103 ms nach Reizbeginn). Talairach/MNI-Koordinaten und *t*-Werte werden als max. Aktivität in jedem Gehirnareal angegeben. Fett gedruckte Ziffern beziehen sich auf die höchste Aktivität im korrespondierenden Brodmann-Areal (BA). Es werden nur aktivierte Voxel mit einer Clustergrößen ≥ 9 berichtet.

Gehirnregion				Koordinaten (X, Y, Z)						<i>t</i> -Wert		Anzahl Voxel
Anatomische Struktur	lBA	Hemisphäre	Lobus	Talairach (max.)			MNI (max.)			max.	min.	
Gyrus linguaris	17, 18, 19	R/L	occipitalis	20	-82	4	20	-85	0	4.06**	3.30*	30
Gyrus temporalis superior	13, 22 , 39, 42	R	temporalis	64	-38	20	65	-40	20	3.97*	3.29*	9

** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$, L = links, R = rechts, BA = Brodmann-Areal, MNI = Montreal Neurological Institute.

Tabelle 2. Ergebnisse der sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse (Kondition: *passive* Oddball-Bedingung; „DEV_pas“ > „ST_pas“) im gemittelten Zeitfenster der P3-Komponente (269-322 ms nach Reizbeginn). Talairach/MNI-Koordinaten und *t*-Werte werden als max. Aktivität in jedem Gehirnareal angegeben. Fett gedruckte Ziffern beziehen sich auf die höchste Aktivität im korrespondierenden Brodmann-Areal (BA). Es werden nur aktivierte Voxel mit einer Clustergrößen ≥ 9 berichtet.

Gehirnstruktur				Koordinaten (X, Y, Z)						<i>t</i> -Wert		Anzahl Voxel
Anatomische Struktur	BA	Hemisphäre	Lobus	Talairach (max.)			MNI (max.)			max.	min.	
Insula	13	R/L	insularis	30	-33	20	30	-35	20	4.80**	3.59*	11
Gyrus linguaris	18	R	occipitalis	10	-78	0	10	-80	-5	4.78**	3.59*	11

** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$, L = links, R = rechts, BA = Brodmann-Areal, MNI = Montreal Neurological Institute.

Tabelle 3. Ergebnisse der sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse (Kondition: *aktive* Oddball-Bedingung; „DEV_act“ > „ST_act“) im gemittelten Zeitfenster der N1/MMN-Komponente (83-95 ms nach Reizbeginn). Talairach/MNI-Koordinaten und *t*-Werte werden als max. Aktivität in jedem Gehirnareal angegeben. Fett gedruckte Ziffern beziehen sich auf die höchste Aktivität im korrespondierenden Brodmann-Areal (BA). Es werden nur aktivierte Voxel mit einer Clustergrößen ≥ 9 berichtet.

Gehirnregion				Koordinaten (X, Y, Z)						<i>t</i> -Wert		Anzahl Voxel
Anatomische Struktur	BA	Hemisphäre	Lobus	Talairach (max.)			MNI (max.)			max.	min.	
Lobus parietalis inferior	7, 39 , 40	R	Parietalis/temporalis	45	-66	40	45	-70	40	8.12**	4.66**	10

** = $p < 0.01$, R = rechts, BA = Brodmann-Areal, MNI = Montreal Neurological Institute.

Tabelle 4. Ergebnisse der sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse (Kondition: *aktive* Oddball-Bedingung; „DEV_act“ > „ST_act“) im gemittelten Zeitfenster der P3-Komponente (253-351 ms nach Reizbeginn). Talairach/MNI-Koordinaten und *t*-Werte werden als max. Aktivität in jedem Gehirnareal angegeben. Fett gedruckte Ziffern beziehen sich auf die höchste Aktivität im korrespondierenden Brodmann-Areal (BA). Es werden nur aktivierte Voxel mit einer Clustergrößen ≥ 9 berichtet.

Gehirnstruktur				Koordinaten (X, Y, Z)						<i>t</i> -Wert		Anzahl Voxel
	Anatomische Struktur	BA	Hemisphäre	Lobus	Talairach (max.)			MNI (max.)			max.	
Praecuneus	7, 19, 23, 31	R/L	parietalis/occipitalis	20	-75	45	20	-80	45	5.11**	4.03**	132
Gyrus cingularis	31	R/L	limbicus	15	-42	25	15	-45	25	4.86**	4.06**	20
Gyrus praecentralis	4, 6	R	frontalis	45	-8	37	45	-10	40	4.81**	4.08**	13
Gyrus temporalis superior	13, 22, 39, 41	R/L	temporalis	-50	-28	15	-50	-30	15	4.79**	4.04**	9
Gyrus postcentralis	2, 3, 7, 40	R/L	parietalis	-50	-24	15	-50	-25	15	4.64**	4.03**	11
Cuneus	7, 18, 19 , 30	R/L	occipitalis	-10	-76	36	-10	-80	35	4.62**	4.04**	35
Cortex cingularis posterior	23, 30, 31	R	limbicus	10	-53	16	10	-55	15	4.59**	4.05**	13
Lobus parietalis inferior	39, 40	R	parietalis	35	-47	39	35	-50	40	4.45**	4.04**	22

** = $p < 0.01$, *L* = links, *R* = rechts, BA = Brodmann-Areal, MNI = Montreal Neurological Institute.

Kapitel 6: Experiment 2

6.1 Methoden

6.1.1 Versuchspersonen

Am vorliegenden Experiment nahmen zwölf Studenten (sieben Frauen, fünf Männer) zwischen 19 und 26 Jahren ($M = 21.3$ Jahre; $SD = 2.15$) der DSHS Köln teil. Alle VPn waren gesund und gaben an, keine Hörstörungen oder psychischen Leiden zu haben. Laut der Definition des *Edinburgh Handedness Inventory* (Oldfield, 1971) waren neun VPn Rechtshänder.

6.1.2 Ethik und Rekrutierung der VPn

Die zugrundeliegende Ethik sowie die Rekrutierung der VPn stimmen mit der von Experiment 1 überein. Die Vorgehensweisen wurden bereits für *Experiment 1* ausführlich beschrieben (vgl. 5.1.2-5.1.3).

6.1.3 Versuchsablauf

Vor dem Beginn der EEG-Ableitung wurden von jeder VPn die individuellen Fingerschnippgeräusche aufgezeichnet. Es wurde ihnen mitgeteilt, dass die Aufnahmen verwendet würden, um eine standardisierte Datenbank zu erstellen, die natürliche Bewegungsgeräusche enthält, welche vor allem in zukünftigen Studien verwendet werden sollen (siehe bspw. Graux et al., 2013, 2015 für eine ähnliche Coverstory). Die aufgenommenen Bewegungsgeräusche wurden vom Experimentator bearbeitet, während die VPn Fragebögen zur Händigkeit und Gesundheit ausfüllten. Anschließend wurden die VPn für die EEG-Ableitung vorbereitet. Vor dem Beginn der EEG-Sitzung setzten sich die VPn in einen bequemen Stuhl und wurden über das allgemeine Prozedere der EEG-Ableitung und das bevorstehende Experiment informiert. Das Experiment

enthielt insgesamt drei verschiedene Blöcke: Es begann immer mit der passiven Oddball-Bedingung mit Sinustönen (Block 1), gefolgt von zwei Blöcken mit passiven „Selbst-Fremd“-Oddball-Bedingungen mit selbst- und fremderzeugten Fingerschnippgeräuschen (Blöcke 2 und 3). Diese beiden letzteren Blöcke wurden für alle VPn in einer zufälligen Reihenfolge dargeboten. Das Zeitintervall zwischen der Aufzeichnung der individuellen Fingerschnippgeräusche und dem Beginn des „Selbst-Fremd“-Oddball-Paradigmas betrug in etwa 45 min.

Nach dem Ende des Experiments wurden die VPn eingeladen, sowohl offene als auch geschlossene Fragen bezüglich des experimentellen Aufbaus zu beantworten, einschließlich ihrer Fähigkeit, ihre eigenen zuvor aufgezeichneten Fingerschnippgeräusche zu identifizieren. Abschließend wurden die VPn über den Zweck des Experiments informiert.

6.1.4 Aufnahme der Fingerschnippgeräusche für die passiven „Selbst-Fremd“-Oddball-Bedingungen

Die individuellen Fingerschnippgeräusche wurden mit einem stationären Tonaufnahmegerät (Zoom H1, Zoom, Tokyo, Japan), welches auf einem kleinen MAGNESIT COPTER CB2.7 Stativ (Cullmann Germany GmbH, Langenzenn, Deutschland) montiert war, aufgenommen. Die Teilnehmer saßen mit einem Abstand von ca. 30 cm vor dem Tonaufnahmegerät. Jede VP wurde angewiesen, insgesamt zehn Fingerschnipper, unter Verwendung der dominanten Hand, mit einem Intervall von ungefähr 1 s auszuführen, um überlappende Tonaufzeichnungen zu vermeiden. Meistens wird ein Fingerschnipp durch abruptes Aneinanderreiben von zwei Fingern, typischerweise mit dem Daumen und Mittelfinger, erzeugt. Intra- und interindividuelle Kreuzkorrelationen zeigten statistisch signifikante Unterschiede über alle zehn Fingerschnippgeräusche (*Spearman's Rho*, alle $p < .01$), während interindividuelle Fingerschnippgeräusche, bis auf wenige Ausnahmen, unkorreliert waren. Darüber hinaus weisen einzelne Fingerschnippgeräusche eine hohe interne Konsistenz (*Cronbach's Alpha* = .92) auf. Um je-

doch körperliche Unterschiede zwischen einzelnen Fingerschnippgeräuschen zu vermeiden, die in den gemittelten EKPs unterschiedliche Effekte hervorrufen könnten, wurde pro VP nur einer der zehn Fingerschnippgeräusche als tatsächlicher Experimentalreiz gewählt. Dieser charakteristische Reiz wurde aus den Fingerschnippgeräuschen 4-7 ausgewählt, um eine mögliche Variabilität beim Fingerschnippen (Fingerschnipp 1-3 bzw. 8-10), aufgrund von Ermüdungs- oder Vertrautheitseffekten, auszuschließen. Zudem lieferten diese individuell ausgewählten Reize die beste akustische Qualität. Unbearbeitete Sounddateien (Stereo, 32-Bit-Float und 44100 Hz) der Bewegungsgeräusche wurden offline mithilfe des Audacity-Softwarepakets (Version 1.2.6) weiterbearbeitet. Das Bearbeiten dieser umfasste das Schneiden (Reizdauer = 300 ms), das Ein- und Ausblenden (10 ms) und das Normalisieren auf die gleiche Spitzenamplitude (0 dB).

6.1.5 Reizmaterial

6.1.5.1 Passive Oddball-Bedingung mit Sinustönen

(Block 1)

Die passive Oddball-Bedingung wurde bereits bei *Experiment 1* in Kapitel 4 genauer erläutert.

6.1.5.2 Oddball-Bedingungen bestehend aus selbst- und fremderzeugten Fingerschnippgeräuschen (Blöcke 2 & 3)

Für jede VP diente das zuvor aufgenommene eigene Fingerschnippgeräusch als selbstbezogener Reiz und das Fingerschnippgeräusch einer anderen VP als nicht-

selbstbezogener (fremdbezogener) Reiz. Daher bestand das „Selbst-Fremd“-Paradigma aus zwei Blöcken mit „Selbst“ als Standard und „Fremd“ als Deviant und umgekehrt. Jeder der beiden Blöcke bestand aus insgesamt 400 Durchläufen (im Englischen: *trials*) (325 Standards und 75 Deviants) mit einem fixen ISI von 700 ms, vgl. 5.1.6. Block 1 (passive Oddball-Bedingung mit Sinustönen) unterschied sich von den Blöcken 2 und 3 nur in Hinblick auf die unterschiedlichen ISIs (950 ms im Vergleich zu 700 ms) und des verwendeten Reizmaterials (Sinustöne im Vergleich zu vorher aufgenommenen Fingerschnippgeräuschen). Das gesamte hier beschriebene Paradigma mit allen drei Versuchsblöcken dauerte in Summe, einschließlich kurzer Pausen, etwa 25 bis 30 Minuten.

Zum Zweck des Experiments wurden die zuvor aufgenommenen Fingerschnippgeräusche der VPn zu Paaren gleichen Geschlechts gematcht. Aufgrund der Verwendung dieses speziellen experimentellen Paradigmas konnten gemittelte EKPs in Bezug auf physikalisch, identischen Reizen verglichen werden. Auf physikalischer Ebene wurden alle Fingerschnippgeräusche paarweise, bezüglich ihrer fundamentalen Frequenz (f_0), gematcht. Die mittlere Frequenzdifferenz in f_0 zwischen selbst- ($M = 2532.75$ Hz, $SD = 481.99$) und fremdbezogenen ($M = 2520.42$ Hz, $SD = 378.67$) Fingerschnippgeräuschen unterschieden sich nicht signifikant voneinander ($t(11) = -.07$, $p = .944$). Folglich waren Selbst- bzw. Fremdbezug die einzigen Reizparameter, die zu Unterschieden in den evozierten EKPs (Blöcke 2 und 3) führen konnten.

6.1.6 Reizdarbietung und EEG-Ableitung

Die Reizdarbietung und die Ableitung des EEG erfolgte analog zur Vorgehensweise wie bereits vorher detailliert für Experiment 1 beschrieben (vgl. 5.1.6).

6.1.7 Verarbeitung, Analyse der elektrophysiologischen Daten sowie deren statistische Auswertung

Die Vorverarbeitung der kontinuierlichen EEG-Daten und der darauf aufbauenden statistischen Analysen waren an die Vorgehensweise von *Experiment 1* angelehnt (vgl. 5.1.9). Analog zu *Experiment 1* wurden EKPs separat für jeden Reiztyp gebildet: „SDe“ (= „Selbst Deviant“), „SSt“ (= „Selbst Standard“), „ODe“ (= „Fremd Deviant“) und „OSt“ (= „Fremd Standard“).

Zur Durchführung der statistischen Analysen und der Quantifizierung der einzelnen EKP-Komponenten wurden, basierend auf der visuellen Überprüfung der EKP-Daten, die unter 5.1.9 definierten Zeitfenster verwendet. Alle für dieses Experiment relevanten statistischen Analysen der EKP-Daten wurden analog zu *Experiment 1*, wie bereits ausführlich unter 5.1.9 beschrieben, durchgeführt.

6.1.8 sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse

Die sLORETA-Analyse war mit der von *Experiment 1* bereits ausführlich beschriebenen Vorgehensweise identisch (vgl. 5.1.10).

6.2 Ergebnisse

In den folgenden Abschnitten werden die Ergebnisse der Datenanalyse genauer erläutert und auf die Implikationen eingegangen.

6.2.1 Posttest-Fragebögen

Offene Fragen nach den Blöcken 2 und 3 zeigten, dass zehn von 12 VPn die präsentierten Reize während beider „Eigen-Fremd“-Oddball-Bedingungen eindeutig als Fingerschnippgeräusche identifizieren konnten. Darüber hinaus waren sich die VPn nach dem Experiment sicher, dass einer ihrer zuvor aufgezeichneten Fingerschnippgeräusche während des Experiments als experimenteller Reiz verwendet wurde. Allerdings konnten nur vier von 12 VPn das zuvor aufgenommene Fingerschnippgeräusch eindeutig als ihr eigenes identifizieren.

6.2.2 Passive Oddball-Bedingung mit Sinustönen – EKPs

Evozierte EKPs während des Oddball-Paradigmas mit Sinustönen zeigten sowohl für ‚Deviant‘- als auch ‚Standard‘-Reize die folgenden EKP-Komponenten: N1 (Peak: bei etwa 95 ms) und P3 (Peak: bei etwa 300 ms), siehe Abbildung 9. Eine Analyse zwischen ‚Deviant‘- und ‚Standard‘-Reizen zeigte statistisch signifikante Unterschiede in zwei unterschiedlichen Zeitfenstern, nämlich zwischen 82-129 ms und zwischen 233-358 ms nach Reizbeginn, siehe Abbildung 9.

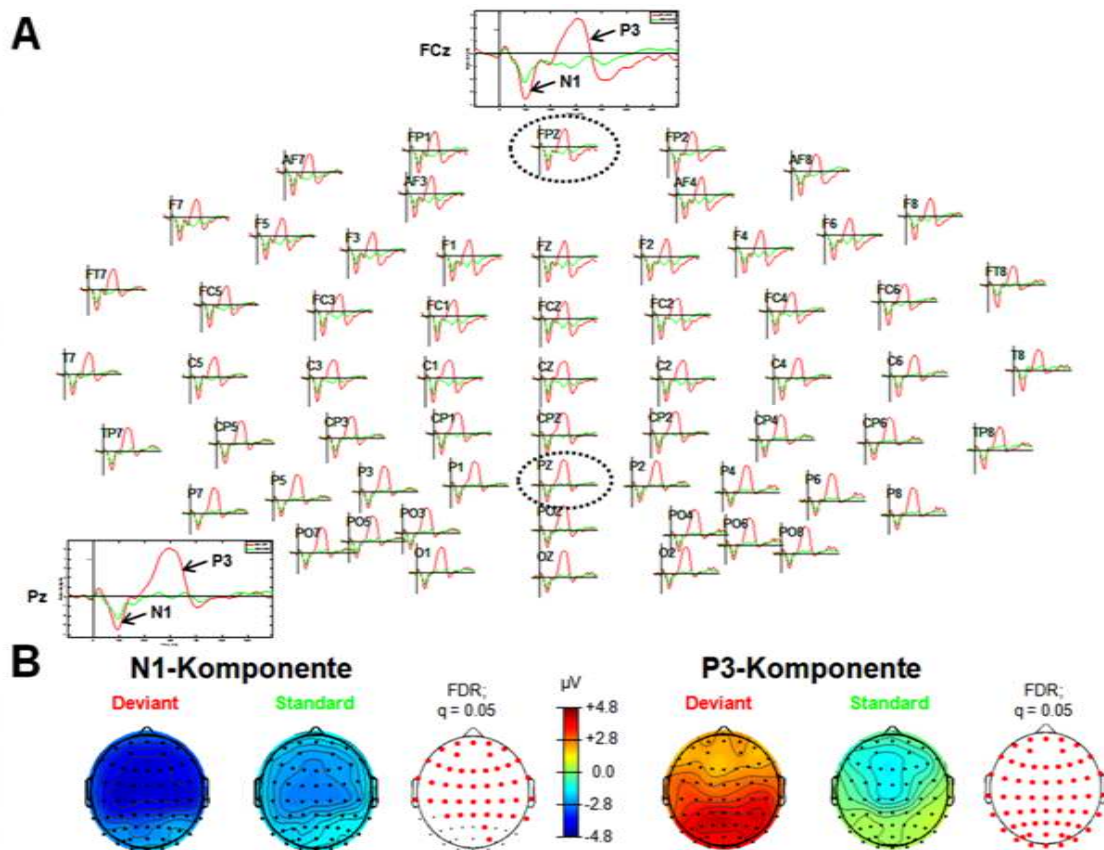


Abbildung 9. Darstellung der ERPs (Schaubild A oben) und Skalp-Topographien (Schaubild B unten) für die N1- (Schaubild links unten) und P3-Komponente (Schaubild rechts unten) in beiden experimentellen Bedingungen des Oddball-Paradigma mit Sinustönen (modifiziert nach Justen & Herbert, 2016). **A:** Das obere Schaubild zeigt alle extrahierte EKP-Wellenformen der 62 Elektroden dar. Eine anteriore Elektrode (FCz) sowie eine posteriore Elektrode (Pz) sind detailliert dargestellt (wie durch gestrichelte schwarze Kreise angedeutet). Die Plots der EKP-Wellenform zeigen für die N1- und P3-Komponente deutlich höhere Amplituden als Reaktion auf Deviant-Reize (Frequenz: 1000 Hz) im Vergleich zu Standard-Reizen (Frequenz: 500 Hz). **B:** Rötliche Farbtöne stellen positive EKP-Amplituden dar, während bläuliche Farbtöne negative EKP-Amplituden anzeigen. Zusätzlich zeigen schematische Darstellungen der verwendeten EEG-Montage (Schaubild B unten) statistisch signifikante Elektroden an, wie durch rote Punkte (FDR-korrigiert nach Mehrfachvergleichen) angedeutet. Die resultierenden Zeitfenster wurden zwischen 82 und 129 ms (N1-Komponente) bzw. zwischen 233 und 358 ms (P3-Komponente) gemittelt. *Abkürzungen: FDR = False discovery rate.*

6.2.3 Passive Oddball-Bedingung mit Sinustönen –

Differenzwelle

Die extrahierte Differenzwelle („Deviant“ minus „Standard“) bestätigte zwei unterschiedliche Zeitfenster, die statistisch signifikante Unterschiede aufwiesen. Für das erste Zeitfenster (überlappend mit dem gemittelten Zeitfenster der N1-Komponente) wurden statistisch signifikante Unterschiede zwischen 72 und 138 ms nach Reizbeginn gefunden. Die maximale Anzahl statistisch signifikanter Unterschiede wurde zwischen 84 und 129 ms nach Reizbeginn an 14 Elektroden, einschließlich FP2, F4, F8, FC2, FC6, C4, T8, AF4, F2, F6, FCz, FC4, C6 und FT8 beobachtet. Diese negative Ablenkung kann als ‚frühe‘ MMN (Luck, 2005) mit einer Peak bei etwa 120 ms interpretiert werden, siehe Abbildung 11. Um die Gültigkeit dieser Interpretation zu gewährleisten, wurden alle Skalpelektroden auf eine gemeinsame Durchschnittsreferenz (im Englischen: *common average reference, CAR*) re-referenziert. In der gegenwärtigen Literatur werden entweder CAR oder eine Nasenreferenz empfohlen, da mithilfe dieser Montagen die MMN am besten bestimmt werden kann (Koelsch, 2012). Erwartungsgemäß bestätigte dieses Verfahren die charakteristische Polaritätsinversion der extrahierten MMN an beiden Mastoidelektroden (M1 und M2). Somit überlappt die extrahierte MMN der Differenzwelle sich mit der ausgelösten N1-Komponente der gemittelten EKP-Wellenform (Campbell, Winkler, & Kujala, 2007). Für das zweite Zeitfenster wurden statistisch signifikante Unterschiede zwischen 203 und 363 ms nach Reizbeginn gefunden. Die maximale Anzahl statistisch signifikanter Unterschiede wurde zwischen 242 und 344 ms nach Reizbeginn und an allen 62 Elektroden beobachtet. Diese positive Peak bei etwa 295 ms wurde als P3-Komponente interpretiert (Luck, 2005), siehe Abbildung 11.

Tabelle 5a. Übersicht aller berechneten statistisch signifikanten Ergebnisse (nicht-parametrische ANOVAs oder *t*-Tests mit 5000 Permutationen, FDR-korrigiert, $q = .05$) in den Zeitfenstern, entsprechend der N1-, P1-, N2a/MMN- sowie P3-Komponente.

EKP-Kontraste (EEGLAB)		Komponente					
Konditionen		P1	N1	N2a/MMN	P3		
Selbst Deviant („SDe“)	Fremd Standard („OSt“)	Fremd Deviant ("ODe")	Selbst Standard ("SSt")	n.s.	n.s.	181-223 ms	267-391 ms
Selbst Deviant („SDe“)	Fremd Standard („OSt“)			n.s.	n.s.	179-220 ms	279-385 ms
Fremd Deviant („ODe“)	Selbst Standard („SSt“)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	260-400 ms	n.s.
Selbst Deviant („SDe“)	Selbst Standard („SSt“)	n.s.	n.s.	193-221 ms	n.s.	275-375 ms	n.s.
Fremd Deviant („ODe“)	Fremd Standard („OSt“)	n.s.	n.s.	189-221 ms	n.s.	274-386 ms	n.s.
Selbst Deviant („SDe“)	Fremd Deviant („ODe“)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Selbst Standard („SSt“)	Fremd Standard („OSt“)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

ANOVA = Varianzanalyse (im Englischen: analysis of variance), n.s. = nicht signifikant, ms = Millisekunden.

Tabelle 5b. Übersicht aller statistisch signifikanten Ergebnisse für den Kontrast zwischen die extrahierten Differenzwellen, entsprechend der Zeitfenster der N2a/MMN- bzw. P3-Komponente.

Differenzwellen (Mass Univariate ERP Toolbox)	
Konditionen	
Selbst Deviant („SDe“)	Fremd Standard („OSt“)
Fremd Deviant („ODe“)	Selbst Standard („SSt“)

ANOVA = Varianzanalyse (im Englischen: analysis of variance), n.s. = nicht signifikant, ms = Millisekunden.

6.2.4 Passive „Selbst-Fremd“-Oddball-Bedingungen – EKPs

Für das „Selbst-Fremd“-Oddball-Paradigma zeigte die visuelle Inspektion der extrahierten EKPs beider ‚Deviant‘-Reize („SDe“ und „ODe“) folgende EKP-Komponenten: P1, N2, P3 (auch als sogenannter „N2-P3-Komplex“ bekannt) mit Peaks bei etwa 155, 215 bzw. 330 ms, siehe Abbildung 10. Im Gegensatz zur passiven Oddball-Bedingung mit Sinustönen wurde keine eindeutige N1-Komponente in Reaktion auf beide ‚Deviant‘-Reize beobachtet. Dieser Befund steht im Einklang mit elektrophysiologischen Untersuchungen, welche zeigen konnten, dass eine Reduktion des ISIs (950 ms während der Oddball-Bedingung mit Sinustönen gegenüber 700 ms während beider „Selbst-Fremd“-Oddball-Bedingungen) zu einer Reduzierung der N1-Amplitude führen kann (Alcaini et al., 1994; Fitzgerald & Picton, 1981; Nelson & Lassman, 1968; Pereira et al., 2014). Ferner wird die Amplitude der auditorischen N1 sehr stark durch Stimulusparameter, wie Frequenz oder Amplitude der präsentierten Reize, bestimmt. Wie mehrere parametrische Studien zeigen konnten, nehmen die Amplitude und die Latenz der N1 ab, wenn die Frequenz der Reizdarbietung zunimmt. Im Extremfall nimmt die Amplitude der auditorischen N1 insbesondere bei Frequenzen > 2000 Hz gänzlich ab (Antinoro, Skinner, & Jones, 1969; Wunderlich & Cone-Wesson, 2001). Angesichts der Tatsache, dass die im vorliegenden Experiment verwendeten Fingerschnippgeräusche ebenfalls eine mittlere fundamentale Frequenz (f_0) > 2000 Hz aufwiesen (vgl. 6.1.6.2), kann davon ausgegangen werden, dass der zuvor beschriebene Mechanismus ebenso für diese Reize gelten könnte. Ferner konnten in den EKPs keine eindeutigen N2- oder P3-Komponenten für ‚Standard‘-Reize („OSt“ bzw. „SSt“) beobachtet werden. Die weitere Analyse der gemittelten EKPs zeigte zwei unterschiedliche Zeitfenster, in denen EKPs statistisch signifikante Unterschiede zwischen allen vier experimentellen Bedingungen („SDe“, „ODe“, „SSt“ und „OSt“) beobachtet werden konnten. Ferner wurden keine statisch signifikanten Effekte in früheren Zeitfenstern (z.B. P1 oder N1) gefunden.

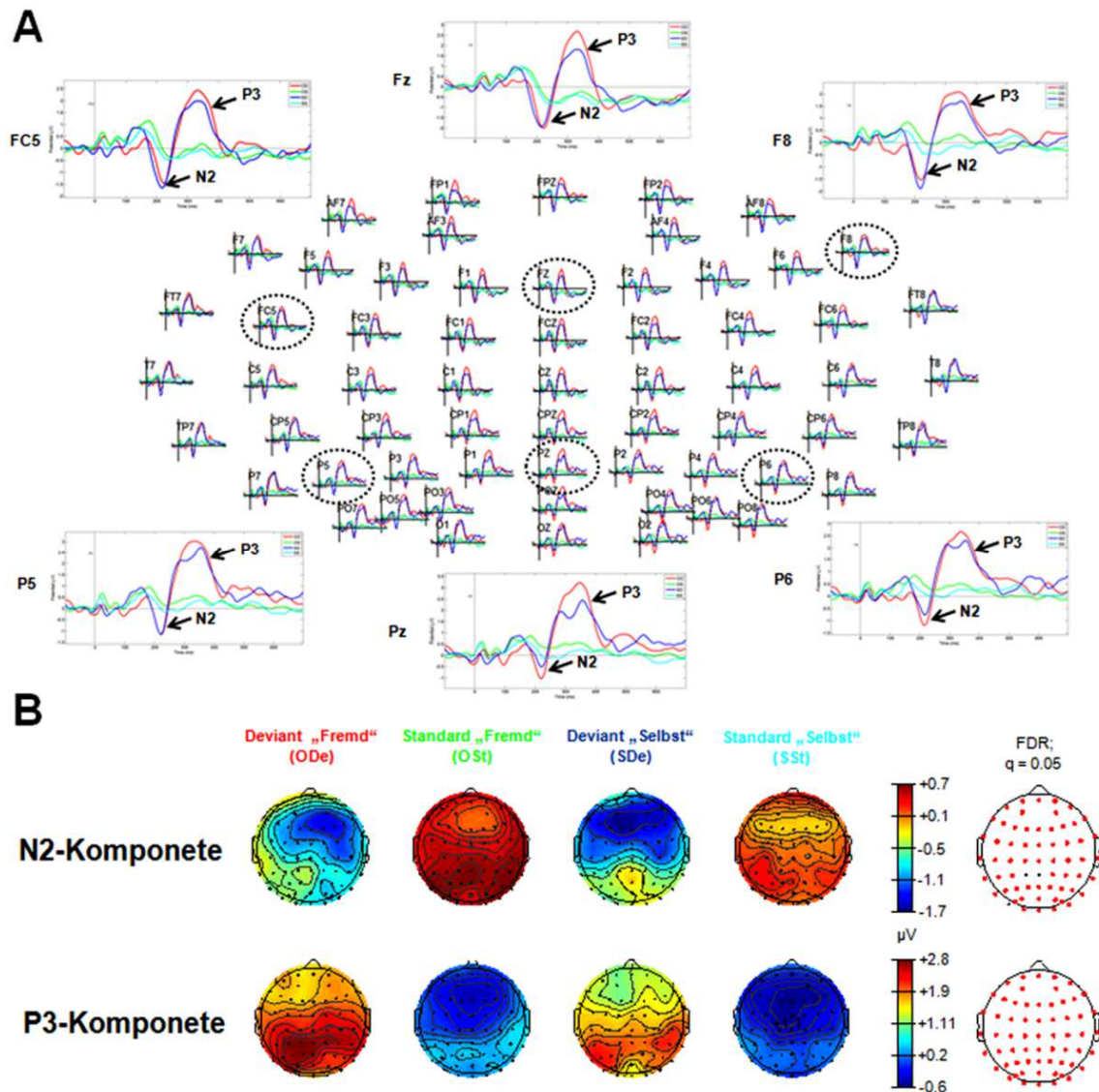


Abbildung 10. Darstellung der ERPs (Schaubild A oben) und Skalp-Topographien (Schaubild B unten) für die N2a/MMN- (Schaubild links unten) und P3-Komponente in allen vier experimentellen Bedingungen des „Selbst-Fremd“-Oddball-Paradigmas mit Fingerschnippgeräuschen (modifiziert nach Justen & Herbert, 2016). **A:** Das obere Schaubild zeigt alle extrahierte EKP-Wellenformen der 62 Elektroden dar. Drei anteriore Elektroden (FC5, Fz und F8) sowie drei posteriore Elektroden (P5, Pz und P6) sind im Detail dargestellt (wie durch gestrichelte schwarze Kreise angedeutet). Plots der extrahierten EKP-Wellenform zeigen den sogenannten N2-P3-Komplex. Höhere Amplituden der N2a/MMN-Komponente sind vor allem an den anterioren Elektroden zu finden, während höhere Amplituden der P3-Komponente an posterioren Elektroden (insbesondere in der Bedingung „ODE“) gefunden werden können. **B:** Rötliche Farbtöne stellen positive EKP-Amplituden dar, während bläuliche Farbtöne negative EKP-Amplituden anzeigen. Zusätzlich zeigen schematische Darstellungen der verwendeten EEG-Montage (Schaubild B unten) statistisch signifikante Elektroden an, wie durch rote Punkte (FDR-korrigiert nach Mehrfachvergleichen) angedeutet. *Abkürzungen: FDR = False discovery rate.*

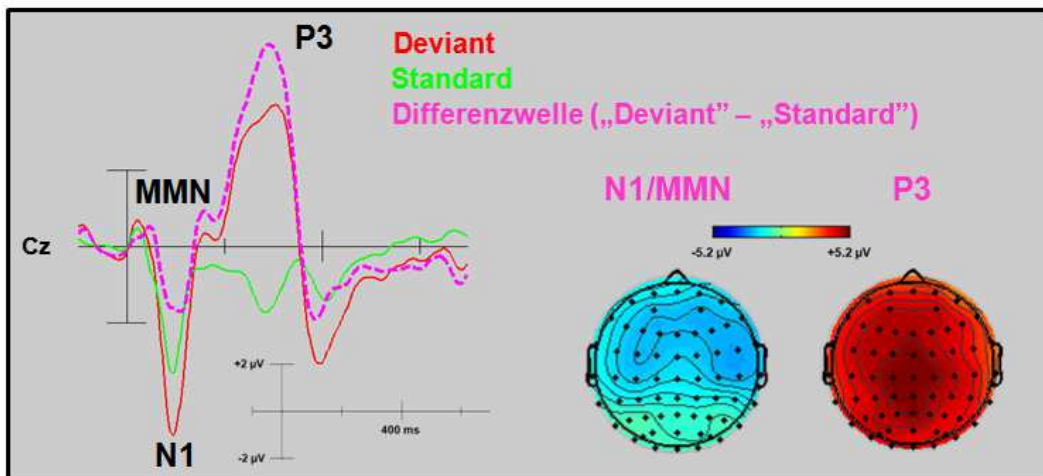
Der Kontrast „SDe“ > „OSt“ ergab zwei statistisch signifikante Unterschiede, zwischen 180 und 219 ms sowie zwischen 279 und 385 ms nach Reizbeginn. Im Gegensatz dazu zeigte der Kontrast „ODe“ > „SSt“ nur einen statistisch signifikanten Unterschied, im Zeitfenster zwischen 260 und 395 ms nach Reizbeginn. In früheren Zeitfenstern (z.B. P1 oder N1) wurden keine statistisch signifikanten Unterschiede gefunden.

6.2.5 Passive „Selbst-Fremd“-Oddball-Bedingungen – Differenzwellen

Statistische Ergebnisse auf Grundlage einer Analyse mit der „Mass Univariate ERP Toolbox“ bestätigten zwei unterschiedliche Zeitfenster bei denen die extrahierte Differenzwelle statistisch signifikante Unterschiede zeigte. Für das erste Zeitfenster wurden statistisch signifikante Unterschiede zwischen 166 und 232 ms nach Reizbeginn gefunden, siehe Abbildung 11. Die maximale Anzahl statistisch signifikanter Unterschiede wurde zwischen 180 und 219 ms nach Reizbeginn an 13 Elektroden (F7, F3, Fz, F8, FC5, FC1, C4, AF7, AF3, F5, F1, C5 und FT7) beobachtet. Diese Negativierung wurde als N2a bzw. als auditorische MMN (Luck, 2005) mit einer Peak bei etwa 215 ms interpretiert. Ähnlich zur passiven Oddball-Bedingung mit Sinustönen bestätigte eine erneute Referenzierung auf CAR die charakteristische Polaritätsinversion der extrahierten MMN an den linken und rechten Mastoidelektroden (M1 bzw. M2).

Für das zweite Zeitfenster wurden statistisch signifikante Unterschiede zwischen 260 und 404 ms nach Reizbeginn gefunden, siehe Abbildung 11. Die maximale Anzahl statistisch signifikanter Unterschiede wurde zwischen 295 und 367 ms nach Reizbeginn an 51 Elektroden (F3, Fz, F4, F8, FC1, FC2, FC6, C3, Cz, C4, T8, CP5, CP1z, CP3, CP2, CP4, CP3, CP3, CP4, CP3, CP4, CP3, CP3, CP4, CP3, CP4, P3, P1, F3, F4, F8, F5, F1, F2, F6, P5, P1, P2, P6, PO5, PO3, PO4, PO6, FT8, TP7, TP8, PO7 und PO8) gemessen. Diese Positivierung entspricht der bekannten P3-Komponente (Luck, 2005) mit einer Peak bei etwa 355 ms, siehe Abbildung 10.

A Oddball-Bedingung mit Sinustönen



B „Selbst-Fremd“-Oddball-Bedingungen

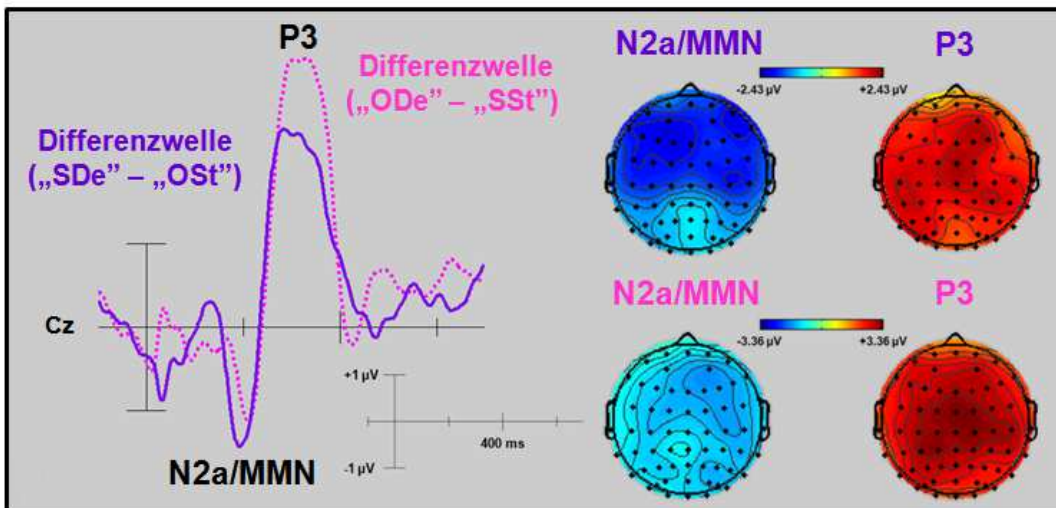


Abbildung 11. Extrahierte ERP- und Differenzwellen und entsprechende Skalp-Topographien während der Oddball-Bedingung mit Sinustönen und der „Selbst-Fremd“-Oddball-Bedingungen mit Fingerschnippgeräuschen (modifiziert nach Justen & Herbert, 2016). **A:** EKP-Wellenform und entsprechende Differenzwelle („Deviant“ minus „Standard“) an Elektrode Cz. Darüber hinaus werden berechnete Skalp-Topographien der N1/MMN- und der P3-Komponente dargestellt. **B:** EKP-Wellenform und entsprechende Differenzwellen („SDe“ minus „OSt“ sowie „ODe“ minus „SSt“) an Elektrode Cz. Darüber hinaus werden topographische Plots der N2a/MMN- und P3-Komponente dargestellt. *Abkürzungen:* MMN = *Mismatch negativity*.

Im Gegensatz hierzu zeigte der statistische Test der extrahierten Differenzwelle („ODE“ minus „SSt“) nur einen signifikanten Unterschied, nämlich im Zeitfenster zwischen 256-402 ms nach Reizbeginn. Die maximale Anzahl statistisch signifikanter Unterschiede zeigte sich zwischen 275 und 387 ms nach Reizbeginn und konnte zudem an allen 62 Elektroden beobachtet werden. Diese Positivierung (Peak bei etwa 335 ms) wurde als P3-Komponente interpretiert (Luck, 2005), siehe Abbildung 10. Zwischen den ‚Deviant‘- („ODE“ und „SDe“) und ‚Standard‘-Reizen („OSt“ bzw. „SSt“) konnten keine signifikanten Unterschiede gefunden werden, siehe Tabellen 5a und 5b.

6.2.6 Passive Oddball-Bedingung mit Sinustönen –

sLORETA

Für das gemittelte Zeitfenster zwischen 84 und 129 ms (überlappend mit dem gemittelten Zeitfenster der ‚frühen‘ MMN-Komponente) wurde in folgenden Hirnregionen eine signifikant höhere hirnelektrische Aktivierung in Reaktion auf sehr selten dargebotene ‚Deviant‘- im Vergleich zu sehr häufig dargebotenen ‚Standard‘-Reizen gefunden: rechter Gyrus temporalis superior (BA 22), rechte Insula (BA 13), rechter subgyrale Lobus temporalis (BAs 20/21), rechter Gyrus temporalis inferior (BA 20), rechter Gyrus post- und precentralis (BAs 4/6/43), rechter Gyrus temporalis transversus (BAs 41/42) und linker *Gyrus fusiformis* (BAs 20/36), siehe Abbildung 11 und Tabelle 6.

In folgenden Hirnregionen wurde für das gemittelte Zeitfenster zwischen 242 und 344 ms (überlappend mit dem gemittelten Zeitfenster der P3-Komponente) eine signifikant höhere kortikale Aktivierung in Reaktion auf ‚Deviant‘- im Vergleich zu ‚Standard‘-Reizen gefunden: beide bilateralen Gyri lingualis (BA 18), rechter Cuneus (BAs 17/18/19/23/30), rechter Gyrus fusiformis (BAs 18/19/37), rechter Gyrus parahippocampalis (BAs 19/27/30/36), posteriorer Teil des rechten cingulären Cortex (BA 30), rechter Gyrus temporalis medius (BA 19) und rechter Gyrus occipitalis superior (BA 19), siehe Abbildung 12 und Tabelle 7.

Tabelle 6. Resultate der sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse für den Kontrast zwischen ‚Deviant‘- und ‚Standard‘-Reizen (500 vs. 1000 Hz Sinustöne) im gemittelten Zeitfenster der „frühen“ N2a/MMN-Komponente. Talairach/MNI-Koordinaten und *t*-Werte entsprechen der maximalen elektrokortikalen Aktivität im korrespondierenden Hirnareal.

Hirnregion		Koordinaten (X, Y, Z)								<i>t</i> -Wert		Anzahl aktivierter Voxel
Anatomische Struktur	BA	Hemisphäre	Lobus	Talairach			MNI			max.	min.	
Gyrus temporalis superior	22	R	temporalis	45	-15	-3	45	-15	-5	5.69**	4.51**	16
Insula	13	R	insularis	45	-15	1	45	-15	0	5.67**	4.49**	22
Sub-Gyral	20, 21	R	temporalis	45	-10	-8	45	-10	-10	5.48**	4.47**	5
Gyrus temporalis inferior	20	R	temporalis	50	-11	-25	50	-10	-30	5.28**	-	1
Gyrus praecentralis	3, 4 , 6	R	frontalis	54	-4	14	55	-5	15	4.91**	4.44**	18
Gyrus postcentralis	43	R	parietalis	50	-14	15	50	-15	15	4.85**	4.44**	3
Gyrus temporalis transversus	41 , 42	R	temporalis	50	-19	10	50	-20	10	4.80**	4.52**	3
Gyrus fusiformis	20, 36	L	temporalis	-45	-40	-23	-45	-40	-30	4.56**	4.44**	5

** = $p < 0.01$, *L* = links, *R* = rechts, *min.* = Minimum, *max.* = Maximum, *BA* = Brodmann-Areal, *MNI* = Montreal Neurological Institute.

Tabelle 7. Resultate der sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse für den Kontrast zwischen ‚Deviant‘- und ‚Standard‘-Reizen (500 vs. 1000 Hz Sinustöne) im gemittelten Zeitfenster der P3-Komponente. Talairach/MNI-Koordinaten und *t*-Werte entsprechen der maximalen elektrokortikalen Aktivität im korrespondierenden Hirnareal.

Hirnregion		Koordinaten (X, Y, Z)								<i>t</i> -Wert		Anzahl aktivierter Voxel
Anatomische Struktur	BA	Hemisphäre	Lobus	Talairach		MNI		max.	min.			
Gyrus lingualis	18 17, 18, 19, 23 ,	R/L	occipitalis	-5	-88	-8	-5	-90	-15	5.16**	3.97*	48
Cuneus	30	R	occipitalis	10	-72	13	10	-75	10	4.87*	3.93*	14
Gyrus fusiformis	18, 19 , 37	R	occipitalis	25	-74	-13	25	-75	-20	4.58*	3.96*	16
Gyrus parahippocampalis	19 , 27, 30, 36	R	limbicus	20	-54	-6	20	-55	-10	4.56*	3.91*	21
Cortex cingularis posterior	30	R	limbicus	10	-67	13	10	-70	10	4.53*	4.52*	2
*	19	R	occipitalis	15	-59	-5	15	-60	-10	4.48*	-	1
Gyrus temporalis medius	19	R	temporalis	40	-81	23	40	-85	20	4.47*	4.21*	2
Gyrus occipitalis superior	19	R	occipitalis	35	-76	27	35	-80	25	4.13*	3.97*	3

** = $p < 0.01$, *L* = links, *R* = rechts, *min.* = Minimum, *max.* = Maximum, *BA* = Brodmann-Areal, *MNI* = Montreal Neurological Institute.

Oddball-Bedingung mit Sinustönen

„frühe“ MMN

„Deviant“ > „Standard“

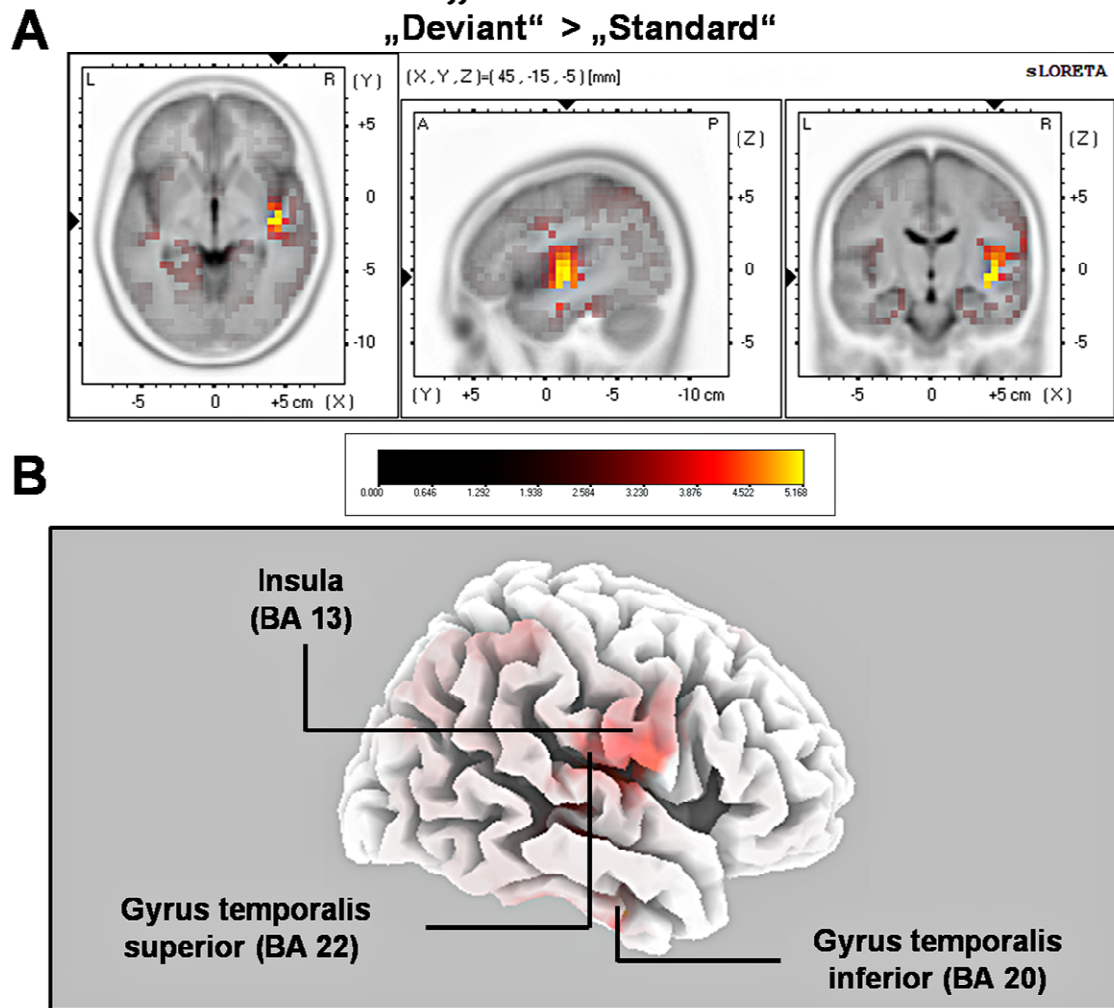


Abbildung 12. Ergebnisse der sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse für das Oddball-Paradigma mit Sinustönen (Kontrast: „Deviant“ > „Standard“) überlappend mit dem gemittelten Zeitfenster der „frühen“ N2a/MMN-Komponente (zwischen 84 und 129 ms) (modifiziert nach Justen & Herbert, 2016). sLORETA-Bilder wurden mittels statistischem, nicht-parametrischen Mapping (im Englischen: *statistical non-parametric mapping, SnPM*) und Co-Registrierung mit dem stereotaxischen Talairach-Raum auf Basis des digitalisierten Talairach-Atlas des menschlichen Gehirns (Talairach & Tournoux, 1988) und des probabilistischen MNI-152-Templates (Mazziotta et al., 2001) berechnet. Nach Korrektur für mehrere statistische Signifikanztests ($p < .01$ bzw. $p < .05$) werden aktivierte Voxel durch gelbliche und rötliche Farben dargestellt. **A:** Das Maximum der hirnelektrischen Aktivität wurde in Teilen des rechten Gyrus temporalis superior (im Englischen: *superior temporal gyrus, STG*, BA 22) lokalisiert. **B:** Eine Seitenansicht der rechten Hemisphäre, zeigt die gefundenen hirnelektrischen Aktivierungen, gerendert im dreidimensionalen Colin27-Template (Holmes et al., 1998). *Abkürzungen:* L = links; R = rechts; A = anterior; P = posterior; MNI = Montreal Neurological Institute; X, Y, Z = entsprechende MNI-Koordinaten; BA = Brodmann-Areal; MOC = Mittlerer okzipitaler Cortex; LOC = Lateraler okzipitaler Cortex.

Oddball-Bedingung mit Sinustönen

P3-Komponente

„Deviant“ > „Standard“

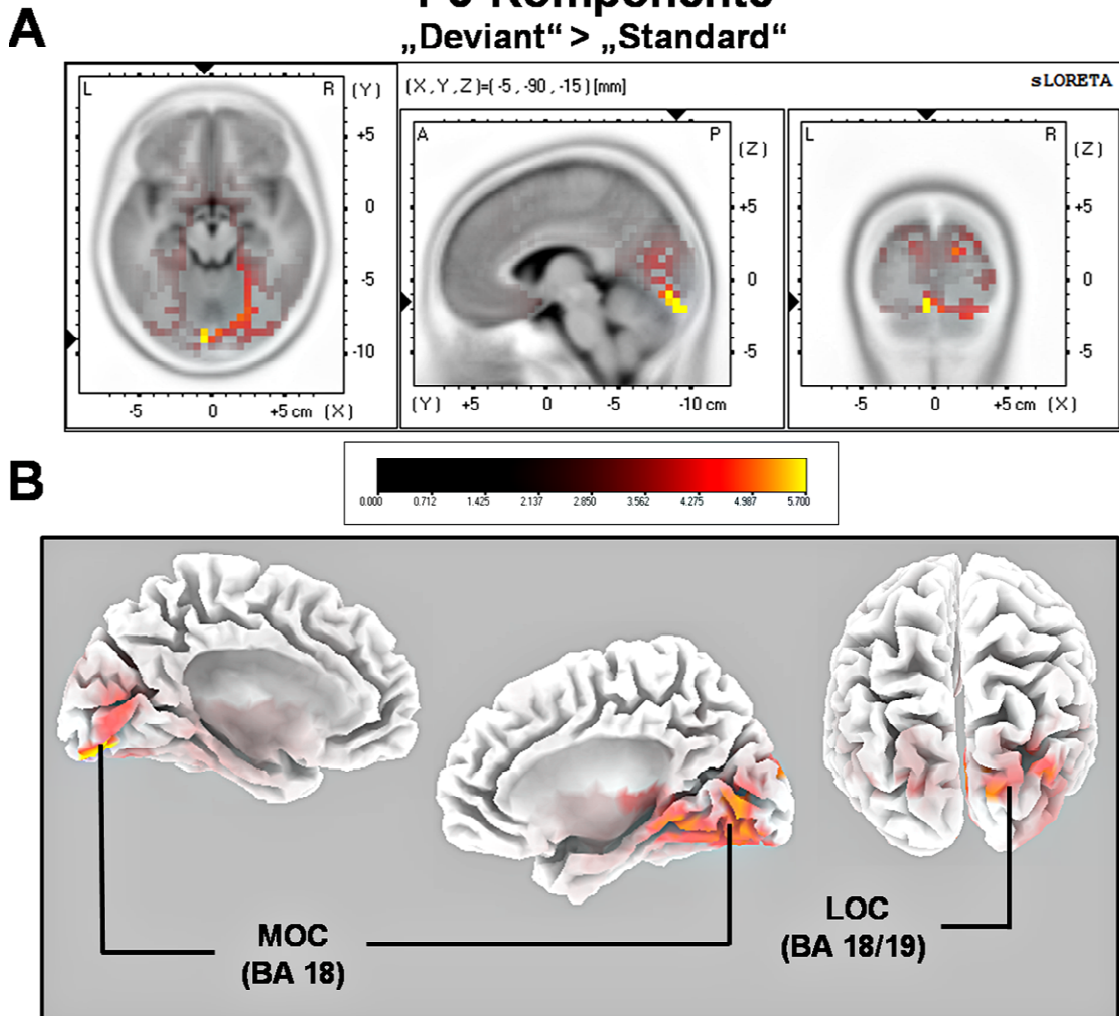


Abbildung 13. Ergebnisse der sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse für das Oddball-Paradigma mit Sinustönen (Kontrast: „Deviant“ > „Standard“) überlappend mit dem gemittelten Zeitfenster der P3-Komponente (zwischen 242 und 344 ms) (modifiziert nach Justen & Herbert, 2016). sLORETA-Bilder wurden mittels statistischem, nicht-parametrischen Mapping (im Englischen: *statistical non-parametric mapping, SnPM*) und Co-Registrierung mit dem stereotaxischen Talairach-Raum auf Basis des digitalisierten Talairach-Atlas des menschlichen Gehirns (Talairach & Tournoux, 1988) und des probabilistischen MNI-152-Templates (Mazziotta et al., 2001) berechnet. Nach Korrektur für mehrere statistische Signifikanztests ($p < .01$ bzw. $p < .05$) werden aktivierte Voxel durch gelbliche und rötliche Farben dargestellt. **A:** Das Maximum der hirnelektrischen Aktivität wurde im linken Lobus occipitalis medius gefunden (BA 19). **B:** Zwei mediale Ansichten der linken und rechten Hemisphäre mit hirnelektrischen Aktivierungen in beiden bilateralen Lobi occipitalis medius und zusätzlich im rechten lateralen Lobus occipitalis (BAs 18/19). Abkürzungen: L = links; R = rechts; A = anterior; P = posterior; MNI = Montreal Neurological Institute; X, Y, Z = entsprechende MNI-Koordinaten; BA = Brodmann-Areal; MOC = Mittlerer okzipitaler Cortex; LOC = Lateraler okzipitaler Cortex.

6.2.7 Passive „Selbst-Fremd“-Oddball-Bedingungen –

sLORETA

Der Vergleich zwischen den experimentellen Bedingungen „SDe“ und „OSt“ zeigte im gemittelten Zeitfenster zwischen 179 und 221 ms (entsprechend der N2a/MMN) statistisch signifikante Unterschiede in folgenden Hirnregionen: beide bilateralen anterioren Gyri cingularis (BAs 23/24/32), beide bilateralen Gyri frontalis superior (BAs 6/8/9), linker Gyrus temporalis superior (BA 39), beide bilateralen Gyri frontalis medius (BA 6), linker posteriore cinguläre Cortex (PPC; BAs 6/32), rechter Lobus parietalis superior (BA 7), beide bilateralen sub-gyralen Bereiche (BA 6), linker Lobus parietalis inferior (BA 40), linker Praecuneus (BA 19/31), linker Gyrus praecentralis (BAs 6/9), linke Insula (BA 13), linker Gyrus parahippocampalis (BA 36) und linker Gyrus fusiformis (BA 37), siehe Tabelle 13.

Im Zeitfenster zwischen 295 und 367 ms (entsprechend der P3-Komponente) wurden statistisch signifikante Unterschiede zwischen den experimentellen Bedingungen „SDe“ und „OSt“ in folgenden Hirnregionen beobachtet: rechter Lobus parietalis inferior (BA 40), rechter Gyrus praecentralis (BA 6), rechter Gyrus frontalis superior (BA 6), linker Gyrus temporalis superior (BA 41), rechter Gyrus frontalis medius (BA 6), linker Cuneus (BAs 28/34), linke Insula (BA 13) und linker Gyrus parahippocampalis (BA 34), siehe Abbildung 14.

Der Vergleich zwischen den experimentellen Bedingungen „ODE“ und „SSt“ zeigten im gemittelten Zeitfenster der N2a/MMN keine statistisch signifikanten Unterschiede.

In folgenden Hirnregionen wurden statistisch signifikante Unterschiede, im Zeitfenster zwischen 275 und 387 ms (entsprechend der P3-Komponente), beobachtet: rechter Praecuneus (BAs 7/31), rechter Gyrus postcentralis (BAs 3/5/7), rechter Lobus parietalis superior (BAs 5/7), rechter Lobus paracentralis (BAs 5/31), rechter sub-gyrale Bereich (BAs 7/40), rechter Gyrus cingularis (BAs 23/24/31), beide bilateralen Gyri frontalis superior (BA 6), beide bilateralen Gyri frontalis medius (BA 6) und rechter posteriorer cingulärer Cortex (PPC; BAs 29/30), siehe Abbildung 15. Für

eine vollständige Übersicht aller berechneten statistisch signifikanten Ergebnisse einschließlich aller anatomischen Regionen und aktivierter Voxel, siehe 8, 9 und 10.

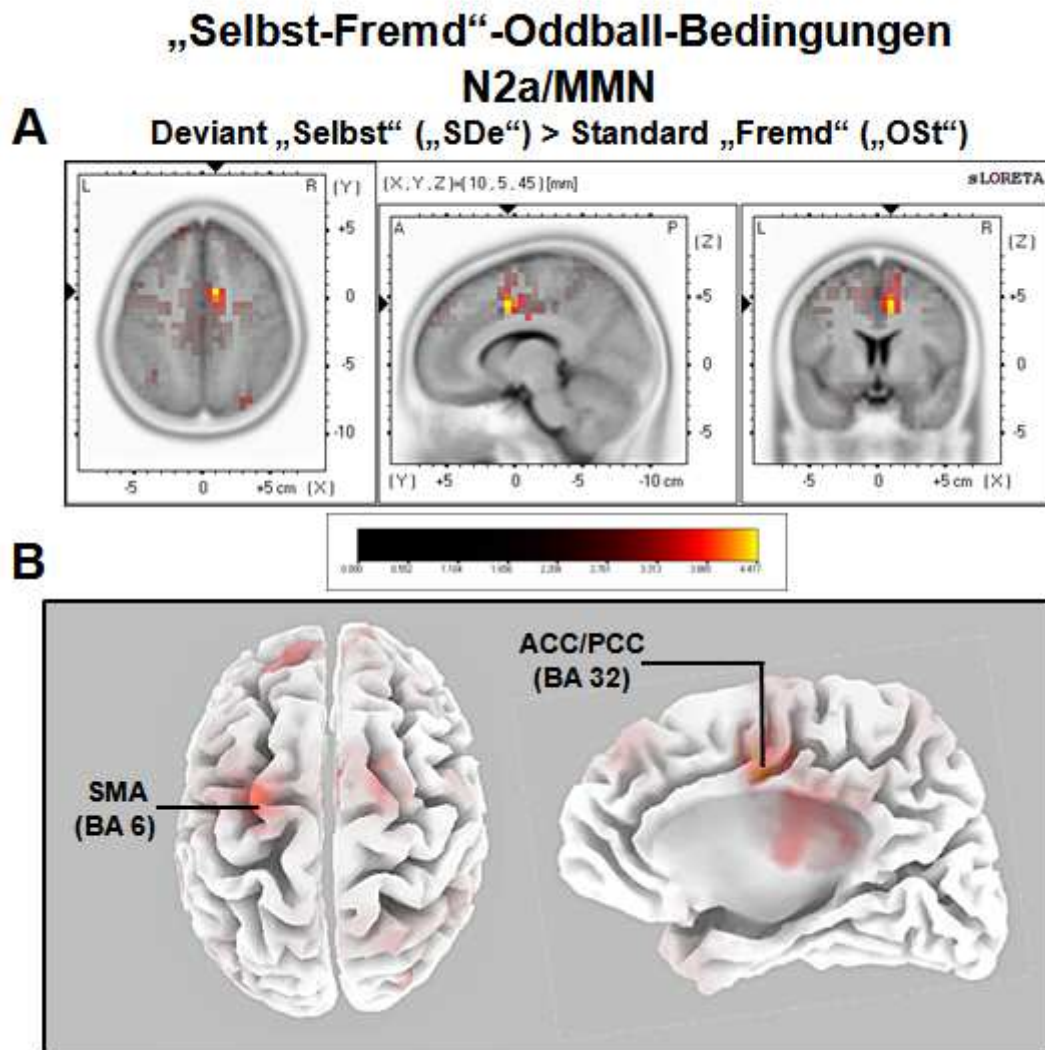


Abbildung 14. Ergebnisse der sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse für das Oddball-Paradigma mit Fingerschnippgeräuschen (Kontrast: „SDe“ > „OSt“) überlappend mit dem gemittelten Zeitfenster der N2a/MMN-Komponente (zwischen 180 und 219 ms) (modifiziert nach Justen & Herbert, 2016). **A:** Das Maximum der hirnelektrischen Aktivität wurde in Teilen des rechten ACC/PCC (BA 32) in der rechten Hemisphäre gefunden. **B:** Eine Draufsicht auf das Gehirn (Schaubild links) zeigt das Maximum der hirnelektrischen Aktivität im linken SMA (BA 6). Eine Seitenansicht auf die rechte mediale Oberfläche des Gehirns (Schaubild rechts) zeigt hirnelektrische Aktivierungen im rechten ACC/PPC (BA 32). Abkürzungen: L = links; R = rechts; A = anterior; P = posterior; MNI = Montreal Neurological Institute; X, Y, Z = ent-sprechende MNI-Koordinaten; BA = Brodmann-Areal; SMA = supplementär-motorisches Areal; ACC = anteriorer cingulärer Cortex; PCC = posteriorer cingulärer Cortex.

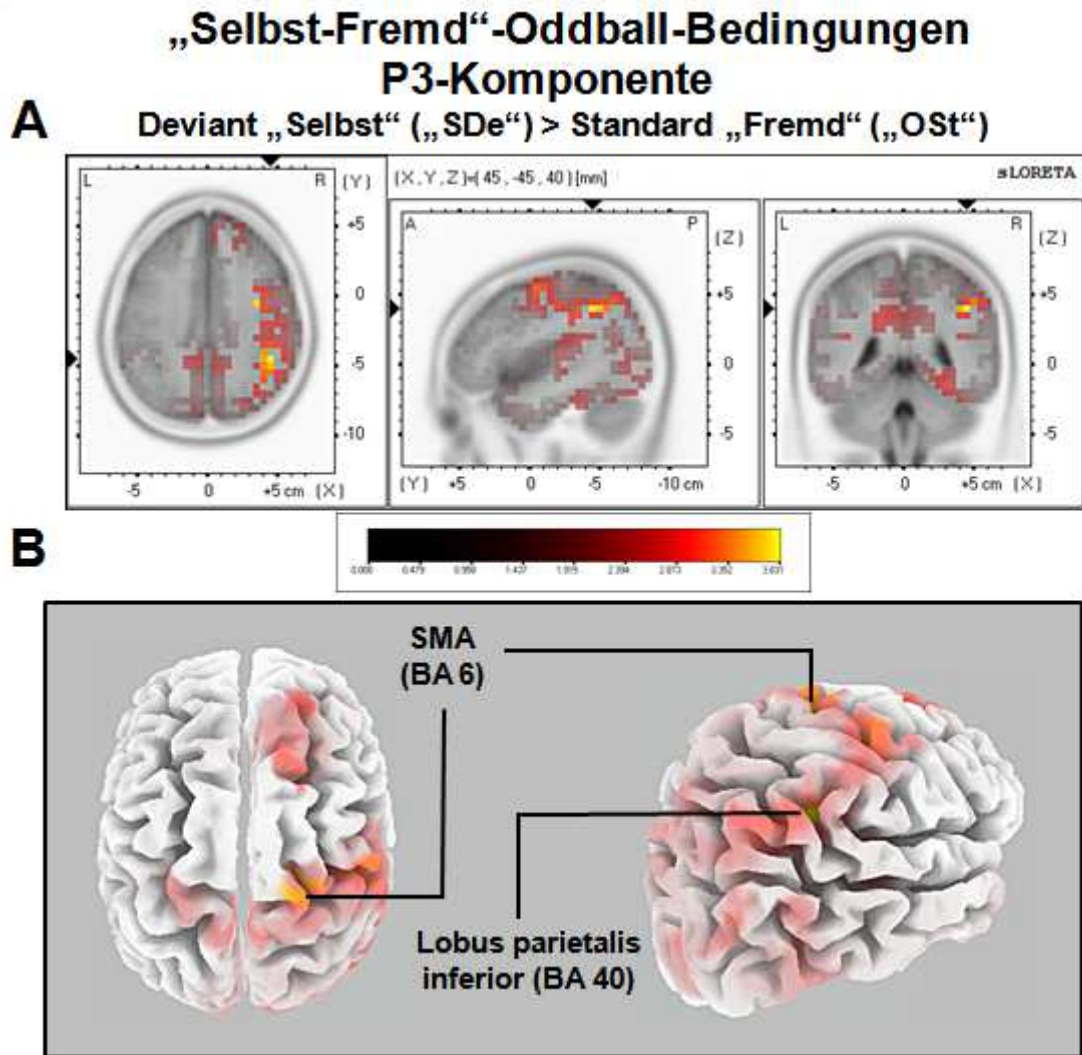


Abbildung 15. Ergebnisse der sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse für das Oddball-Paradigma mit Fingerschnippgeräuschen (Kontrast: „SDe“ > „OSt“) überlappend mit dem gemittelten Zeitfenster der P3-Komponente (zwischen 295 und 367 ms) (modifiziert nach Justen & Herbert, 2016). **A:** Das Maximum der hirnelektrischen Aktivität wurde im rechten Lobus parietalis inferior (im Englischen: *inferior parietal lobule*, IPL; BA 40) lokalisiert. **B:** Eine Seitenansicht auf der rechten Hemisphäre (Schaubild rechts) sowie eine Draufsicht auf das ganze Gehirn (Schaubild links) zeigen das Maximum der hirnelektrischen im rechten IPL (BA 40) und im linken SMA (BA 6). Abkürzungen: L = links; R = rechts; A = anterior; P = posterior; MNI = Montreal Neurological Institute; X, Y, Z = entsprechende MNI-Koordinaten; BA = Brodmann-Areal; SMA = supplementär-motorisches Areal.

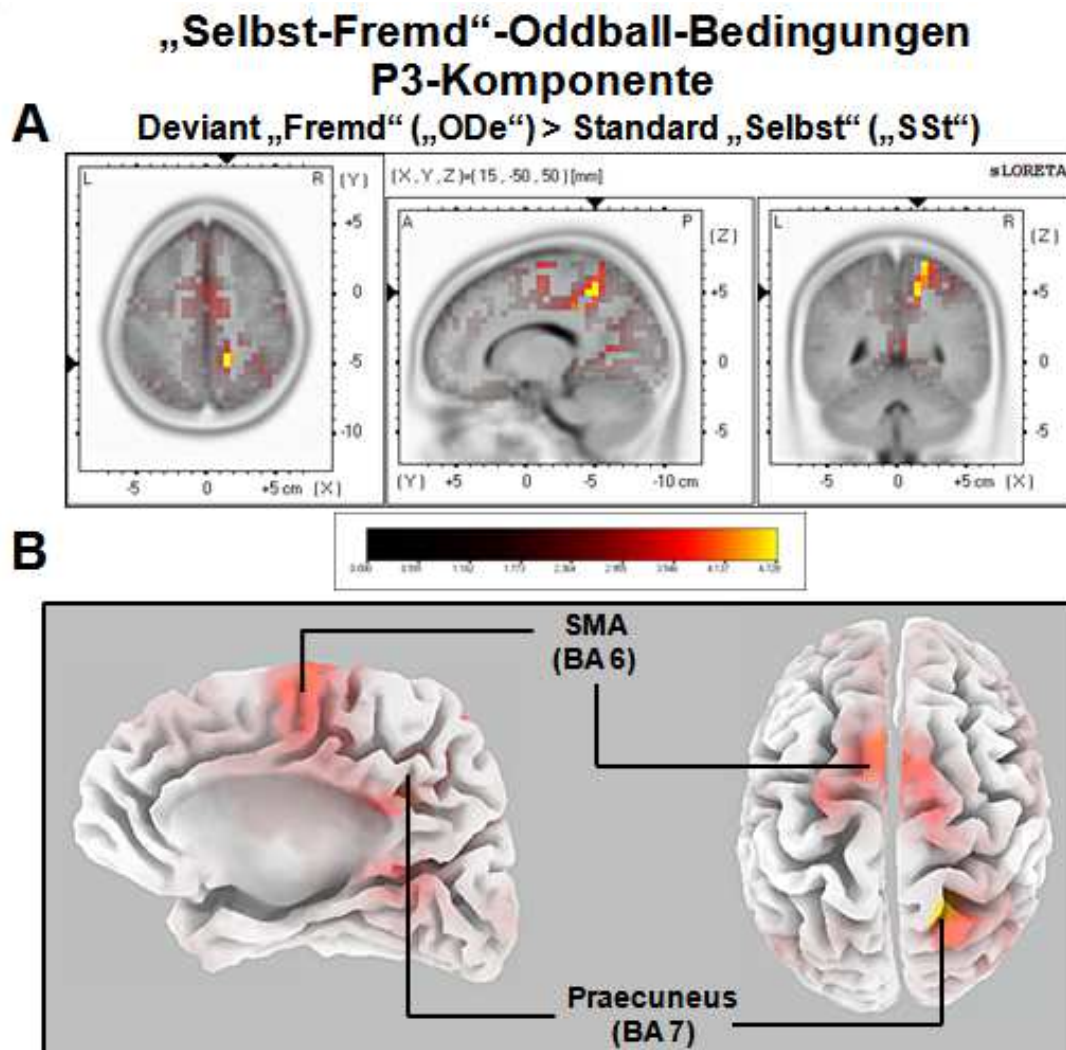


Abbildung 16. Ergebnisse der sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse für das Oddball-Paradigma mit Fingerschnippgeräuschen (Kontraste: „ODE“ > „SSt“) überlappend mit dem gemittelten Zeitfenster der P3-Komponente (zwischen 275 und 387 ms) (modifiziert nach Justen & Herbert, 2016). **A:** Das Maximum der hirnelektrischen Aktivität wurde in Teilen des rechten Praecuneus gefunden (BA 7). **B:** Eine Draufsicht des ganzen Gehirns (Schaubild rechts) und zusätzlich eine mediale Ansicht der rechten Hemisphäre (Schaubild links) zeigen hirnelektrische Aktivierungen im rechten Praecuneus (BA 7) und in beiden SMA bilateral (BA 6). Abkürzungen: L = links; R = rechts; A = anterior; P = posterior; MNI = Montreal Neurological Institute; X, Y, Z = entsprechende MNI-Koordinaten; BA = Brodmann-Areal; SMA = supplementär-motorisches Areal.

Tabelle 8. Resultate der sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse für den Kontrast zwischen Deviant- und Standard-Reizen („SDe“ vs. „Ost“) überlappend mit dem gemittelten Zeitfenster der N2a/MMN-Komponente. Talairach/MNI-Koordinaten und t -Werte entsprechen der maximalen elektrokortikalen Aktivität im korrespondierenden Hirnareal.

Hirnregion	Hirnregion			Koordinaten (X, Y, Z)						t-Wert		Anzahl aktivierter Voxel
	Anatomische Struktur	BA	Hemisphäre Lobus	Talairach		MNI				max.	min.	
Gyrus cingularis	23, 24, 31, 32	R/L	limbicus	10	7	41	10	5	45	4.42**	3.28*	68
Gyrus frontalis superior	6 , 8, 9	R/L	frontalis	-25	-2	65	-25	-5	70	3.89*	3.27*	15
Gyrus temporalis medius	39	L	temporalis	-50	-62	22	-50	-65	20	3.87*	3.28*	9
Gyrus frontalis medius	6	R/L	frontalis	-25	-7	60	-25	-10	65	3.86*	3.28*	22
Cortex cingularis posterior	23	L	limbicus	-5	-38	25	-5	-40	25	3.84*	3.43*	3
Gyrus temporalis superior	22, 39	L	temporalis	-45	-57	21	-45	-60	20	3.80*	3.39*	7
Gyrus frontalis medius	6 , 32	R	frontalis	10	7	50	10	5	55	3.68*	3.29*	13
Lobus parietalis superior	7	R	parietalis	30	-71	45	30	-75	45	3.65*	3.45*	2
Sub-Gyral	6	R/L	frontalis	-20	-7	56	-20	-10	60	3.59*	3.32*	5
Lobus parietalis inferior	40	L	parietalis	-64	-42	25	-65	-45	25	3.50*	3.29*	7
Praecuneus	19, 31	L	parietalis	-20	-42	30	-20	-45	30	3.43*	3.34*	2
Gyrus praecentralis	6 , 9	L	frontalis	-25	-12	56	-25	-15	60	3.38*	3.27*	5
Insula	13	L	insularis	-40	-43	21	-40	-45	20	3.36*	3.36*	2
Gyrus parahippocampalis	36	L	limbicus	-20	-39	-6	-20	-40	-10	3.32*	3.30*	4
Gyrus fusiformis	37	L	temporalis	-25	-40	-15	-25	-40	-20	3.29*	-	1

** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$, L = links, R = rechts, min. = Minimum, max. = Maximum, BA = Brodmann-Areal, MNI = Montreal Neurological Institute.

Tabelle 9. Resultate der sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse für den Kontrast zwischen Deviant- und Standard-Reizen („ODE“ vs. „SSt“) überlappend mit dem gemittelten Zeitfenster der P3-Komponente. Talairach/MNI-Koordinaten und t -Werte entsprechen der maximalen elektrokortikalen Aktivität im korrespondierenden Hirnareal.

Hirnregion Anatomische Struktur	BA	Hemisphäre	Lobus	Koordinaten (X, Y, Z)						t -Wert		Anzahl aktivierter Voxel
				Talairach		MNI		max.	min.			
Lobus parietalis inferior	40	R	parietalis	45	-42	39	-45	40	3.83*	3.32*	9	
Gyrus praecentralis	6	R	frontalis	35	-3	37	35	-5	40	3.68*	3.29*	3
Sub-Gyral	6	R	frontalis	35	-3	42	35	-5	45	3.62*	-	1
Gyrus frontalis superior	6	R	frontalis	20	-2	65	20	-5	70	3.61*	-	3
Gyrus temporal superior	41	L	temporalis	-40	-34	6	-40	-35	5	3.53*	-	1
Gyrus temporalis transversus	41	L	temporalis	-35	-33	11	-35	-35	10	3.47*	-	1
Gyrus frontalis medius	6	R	frontalis	35	-8	42	35	-10	45	3.46*	3.29*	6
Uncus	28, 34	L	limbicus	-15	-1	-25	-15	0	-30	3.46*	3.31*	5
Insula	13	L	insularis	-30	-38	20	-30	-40	20	3.34*	-	1
Gyrus parahippocampalis	34	L	limbicus	-15	-1	-17	-15	0	-20	3.31*	-	1

* = $p < 0.05$, L = links, R = rechts, min. = Minimum, max. = Maximum, BA = Brodmann-Areal, MNI = Montreal Neurological Institute.

Tabelle 10. Resultate der sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse für den Kontrast zwischen Deviant- und Standard-Reizen („SDe“ vs. „Ost“) überlappend mit dem gemittelten Zeitfenster der P3-Komponente. Talairach/MNI-Koordinaten und *t*-Werte entsprechen der maximalen elektrokortikalen Aktivität im korrespondierenden Hirnareal.

Hirnregion Anatomische Struktur	BA	Hemisphäre	Lobus	Koordinaten (X, Y, Z)						<i>t</i> -Wert		Anzahl aktivierter Voxel
				Talairach		MNI		max.	min.			
Praecuneus	7, 31	R	parietalis	15	-46	48	15	-50	50	4.73**	3.37*	8
Gyrus postcentralis	3, 5, 7	R	parietalis	20	-45	67	20	-50	70	4.60*	3.35*	9
Lobus parietalis superior	5, 7	R	parietalis	20	-45	62	20	-50	65	4.53**	3.37*	10
Lobus paracentralis	5, 31	R	frontalis/limbicus	20	-41	53	20	-45	55	4.47**	3.39*	5
Sub-Gyral	7, 40	R	parietalis	20	-46	53	20	-50	55	4.22**	3.35*	7
Gyrus cingularis	23, 24, 31	R	limbicus	15	-32	38	15	-35	40	4.14**	3.32*	14
Gyrus frontalis superior	6	R/L	frontalis	-5	13	64	-5	10	70	4.06**	3.34*	28
Gyrus frontalis medius	6	R/L	frontalis	5	3	55	5	0	60	3.75*	3.33*	18
Cortex cingularis posterior	29, 30	R	limbicus	10	-53	16	10	-55	15	3.70*	3.35*	6

** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$, L = links, R = rechts, min. = Minimum, max. = Maximum, BA = Brodmann-Areal, MNI = Montreal Neurological Institute.

6.3 Diskussion

6.3.1 Passive Oddball-Bedingung mit Sinustönen – EKPs

Sinustöne lösten, wie zu erwarten war, zwei allgemein bekannte EKP-Komponenten aus, nämlich eine N1 (einschließlich einer frühen MMN als Differenzpotential, wenn die evozierten EKPs von ‚Standard‘- und von ‚Deviant‘-Reizen subtrahiert wurden (vgl. 2.4.1.2), sowie eine darauffolgende P3-Komponente in Reaktion auf ‚Deviant‘-Reize. Die unterschiedliche Modulation beider EKP-Komponenten (d.h. größere N1- und P3-Amplituden in Reaktion auf ‚Deviant‘- im Vergleich zu ‚Standard‘-Reizen steht im Einklang mit mehreren zuvor durchgeführten EKP-Studien, die ein vergleichbares passives akustisches Oddball-Paradigma mit Sinustönen verwendeten (für die N1-Komponente siehe Godey et al. (2001); für die P3-Komponente siehe Bennington & Polich, 1999; Patel & Azzam, 2005). Ebenfalls in Übereinstimmung mit vorangegangenen Studien wurde die P3-Komponente nur durch die Darbietung von ‚Deviant‘-Reizen (Sinustöne) evoziert (Debener et al., 2005; Escera, Alho, Schröger, & Winkler, 2000; Escera et al., 1998).

6.3.2 Passive Oddball-Bedingung mit Sinustönen – sLORETA

Im gemittelten Zeitfenster der N1-Komponente (entsprechend der ‚frühen‘ MMN zwischen 82 und 129 ms) zeigte die sLORETA-Analyse eine signifikant erhöhte hirnelektrische Aktivität im rechten Gyrus temporalis superior (BA 22) sowie zusätzlich im rechten Lobus insularis (BA 13). Vor allem die Aktivierung des Lobus insularis wurde in der Vergangenheit bereits in einer fMRT-Studie von Müller et al. (2003)

berichtet, bei der ein vergleichbares passives Oddball-Paradigma mit Sinustönen verwendet wurde. Die Ergebnisse dieser Studie bestätigen somit die Beteiligung des rechten Gyrus temporal superior und des Lobus insularis bei der Verarbeitung von rein akustischen ‚Deviant‘-Reizen. Zusätzlich deuten die Ergebnisse der funktionellen Bildgebung von Müller et al. (2003) daraufhin, dass die Aktivierung des Lobus insularis mit der Verarbeitung und Diskrimination einfacher akustischer Reize (bspw. Sinustöne) assoziiert ist (für eine Einführung siehe Bamiou et al., 2003) und somit keine spezifische Aktivierung für eine bestimmte Klasse von Reizen zeigt. Darauf aufbauend haben mehrere bildgebende Studien zeigen können, dass der Lobus insularis Teil des ‚Salienznetzwerks‘ (im Englischen: *salience network*, SN) ist und somit während der Detektion salienter bzw. bedeutsamer akustischer Reize aktiviert ist (Seeley et al., 2007; Uddin, 2014).

Zusätzlich zur Aktivierung des Lobus insularis führte die Darbietung von ‚Deviant‘-im Vergleich zu ‚Standard‘-Reizen zu einer signifikant höheren hirnelektrischen Aktivität im bzw. in Randgebieten des rechten primären auditorischen Cortex (A1, BA 42), sowie zusätzlich in angrenzenden auditorischen Assoziationsbereichen (A2, BA 42). Anatomisch gesehen befinden sich diese speziellen Verarbeitungsregionen befinden sich im rechten Planum temporalis (PT). Auf Basis bisheriger fMRT-Ergebnisse kann davon ausgegangen werden, dass das PT als sogenannter *computational hub* für die komplexe Klangverarbeitung im spektrot temporalen Bereich betrachtet werden kann (Griffiths & Warren, 2002), welcher ebenfalls mit der Modulation der Aufmerksamkeit assoziiert ist (Woldorff et al., 1993).

Des Weiteren konnte eine signifikant höhere hirnelektrische Aktivität im Temporallappen (z.B. Gyrus temporalis superior; BA 22) lokalisiert werden. Dieses Aktivierungsmuster steht in engem Einklang mit Ergebnissen einer zuvor durchgeführten Neuroimaging-Studie, welche die fMRT-Methodik und die Ableitung eines mehrkanaligen EEGs während einer passiven Oddball-Bedingung miteinander kombinierte (Liebenthal et al., 2003). Die Befunde der zuvor genannten fMRT-Studie bestätigen die gefundenen hirnelektrischen Aktivierungen der vorliegenden sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse und belegen somit, dass der rechte Gyrus temporalis su-

terior (BA 22) und das rechte Planum temporale superior (BAs 41/42) eine wichtige Rolle bei der Verarbeitung devianter Sinustöne spielen.

Schließlich wurde eine Aktivierung der medialen und lateralen visuellen Hirnregionen [z.B. in Teilen des rechten lateralen okzipitalen Cortex (LOC, BAs 18/19)] im gemittelten Zeitfenster der P3-Komponente beobachtet, obwohl diese Regionen primär während der „klassischen“ rein visuellen Reizverarbeitung aktiviert sind. Dieser Befund ist bemerkenswert, da VPn während des Experiments nur rein akustische Reize dargeboten wurden. Eine Ausnahme stellte ein schwarzes Fixationskreuz auf weißem Hintergrund dar, das während der Dauer des gesamten Experiments permanent in der Mitte des Computerbildschirms als Fixationspunkt eingeblendet wurde. Mehrere fMRT-Studien konnten jedoch aufzeigen, dass diese normalerweise rein visuellen Hirnregionen auch während der Zuwendung von Aufmerksamkeit beteiligt sind (Grill-Spector et al., 1999; Grill-Spector, Kourtzi, & Kanwisher, 2001) und das vor allem speziell bei Aufgaben, die ein hohes Maß räumlicher Aufmerksamkeit erfordern (Murray & Wojciulik, 2004). Ebenso konnten mehrere fMRT-Studien zeigen, dass „klassische“ rein visuelle Verarbeitungsregionen ebenfalls während der Darbietung akustischer Reize aktiviert werden können (Bénar et al., 2007; Goldman et al., 2009). Diese Studien kombinierten die simultane Messung mittels der EEG- und fMRT-Methodik während einer vergleichbaren passiven Oddball-Bedingung mit Sinustönen und modellierten anhand der gemessenen fMRT-Daten und den gemittelten EKPs die evozierte P3-Komponente. Die Ergebnisse dieser Studien konnten eindeutig zeigen, dass der Kontrast zwischen ‚Deviant‘- und ‚Standard‘-Reizen (im gemittelten Zeitfenster der P3-Komponente) stabil unter anderem in medialen und lateralen Teilen des Lobus occipitalis/Okzipitallappens lokalisiert werden konnte (Bénar et al., 2007; Goldman et al., 2009).

6.3.3 „Selbst-Fremd“-Oddball-Bedingungen

6.3.4 EKPs

Im Gegensatz zum passiven Oddball-Paradigma mit Sinustönen wurden erst im Zeitfenster der N2a/MMN-Komponente (beginnend bei ca. 180 ms nach Reizbeginn) statistisch signifikante Unterschiede zwischen ‚Deviant‘- und Standard-Reizen beobachtet. Wie in Abbildung 12 ersichtlich, wurde während des ‚Selbst-Fremd‘-Oddball-Paradigmas keine charakteristische N1-Komponente als Reaktion auf ‚Deviant‘-Reize (‚SDe‘ bzw. ‚ODE‘) evoziert. Ein Grund hierfür könnte das verwendete fixe Interstimulusintervall (ISI) während des ‚Selbst-Fremd‘-Oddball-Paradigmas sein, das wesentlich kürzer war als während des Oddball-Paradigmas mit Sinustönen (950 ms gegenüber 700 ms). Vorherige EKP-Studien konnten nämlich zeigen, dass die Amplituden der N1-Komponente bei längeren ISIs stärker ausgeprägt sind (Alcaini et al., 1994; Fitzgerald & Picton, 1981; Nelson & Lassman, 1968; Pereira et al., 2014). Daher ist es sehr wahrscheinlich, dass das fixe ISI des vorliegenden Experiments die N1-Amplitude während des ‚Selbst-Fremd‘-Oddball-Paradigmas gedämpft haben könnte. Bemerkenswerterweise wurde die differentielle Modulation der N2a/MMN-Komponente nur während des Kontrasts ‚SDe‘ > ‚OSt‘ beobachtet, nicht jedoch während des Kontrasts ‚ODE‘ > ‚OSt‘. Dieser Befund deutet darauf hin, dass die Diskrimination zwischen selbst- und fremdbezogenen Reizen gedämpft oder verdeckt wird, wenn selbstbezogene Reize als Standards dargeboten werden. Somit werden selbstbezogene Fingerschnippgeräusche, ähnlich wie andere saliente Reize (bspw. das eigene Gesicht, der eigene Name oder die eigene Stimme), vorrangig unbewusst verarbeitet und können sehr gut von anderen Reizen unterschieden werden, auch wenn wir nicht explizit dazu aufgefordert werden (vgl. Graux et al., 2013, 2015). Selbstverständlich sind weitere EKP-Studien nötig, um die bevorzugte Verarbeitung selbst- im Gegensatz zu fremdbezogenen Fingerschnippgeräuschen in einer größeren Population zu untersuchen.

Im gemittelten Zeitfenster der P3-Komponente (beginnend bei etwa 260 ms nach Reizbeginn) wurden keine statistisch signifikanten Unterschiede in Reaktion auf selbst- im Vergleich zu fremdbezogenen Fingerschnippgeräuschen (Kontraste: „SDe“ > „OSt“ bzw. „ODE“ > „SSt“) beobachtet. Dieser Befund deutet darauf hin, dass die frühzeitige Auslösung der extrahierten N2a/MMN-Komponente, nicht aber die spätere Auslösung der evozierten P3-Komponente, ein fundamentales neurophysiologisches Korrelat der impliziten Diskrimination selbst- im Gegensatz zu fremdbezogenen Bewegungsgeräuschen sein könnte. Auf Grundlage früherer EKP-Studien kann daher angenommen werden, dass die extrahierte N2a/MMN-Komponente eine kontinuierliche Analyse der Merkmale des Reizes widerspiegelt, gefolgt von einer Aktualisierung und eines internen Vergleiches auf Grundlage einer bereits gespeicherten Gedächtnisrepräsentation (für einen Überblick siehe bspw. Patel & Azzam, 2005). Daher könnte die frühzeitige sensorische Diskrimination selbstbezogener Fingerschnippgeräusche im Zeitfenster der extrahierten N2a/MMN-Komponente mit einer verminderten Aktualisierung des Arbeitsgedächtnisses assoziiert werden.

6.3.5 sLORETA

Für den Kontrast „SDe“ > „OSt“ zeigte die sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse bereits im Zeitfenster der N2a/MMN-Komponente eine erhöhte hirnelektrische Aktivität im lateralen Teil des linken primären motorischen Cortex (M1, BA 6), sowie zusätzlich in Teilen des rechten anterioren und posterioren cingulären Cortex (ACC/PCC; BAs 32/24), siehe Abbildung 14. Während motorische Areale dem Spiegelneuronensystem (MNS) zugeschrieben werden, gehören der ACC und der PCC zu den kortikalen Mittellinienstrukturen (CMS) (Northoff & Bermpohl, 2004). Somit kann die signifikant höhere hirnelektrische Aktivierung in Teilen des MNS und des CMS im zuvor genannten Zeitfenster als neurophysiologisches Korrelat einer automatischen Verarbeitung (und somit während einer ungerichteten Aufmerksamkeitszuwendung) selbstbezogener, mit der Bewegung assoziierter akustischer Informationen,

im Gegensatz zu einer bewusst reflektierenden Reizverarbeitung interpretiert werden (Esslen et al., 2008; Uddin, Iacoboni, Lange, & Keenan, 2007).

Der Kontrast „SDe“ > „OSt“ im gemittelten Zeitfenster der evozierten P3-Komponente zeigte als wichtigste neuronalen Quellen den rechten Lobus parietalis inferior, der in der Literatur auch als Teil des rechten TPJ (BA 39) bekannt ist, sowie Teile des rechten supplementär-motorischen Areals (im Englischen: *supplementary motor area*, SMA, BA 6), siehe Abbildung 15. Die Beteiligung des rechten TPJ stimmt mit einer großen Anzahl von bisherigen Befunden überein, die darauf hinweisen, dass der rechte TPJ zusammen mit dem zuvor genannten CMS eine der wichtigsten Hirnregionen ist, die während der „Selbst-Fremd“-Diskrimination aktiviert sind, wodurch schlussendlich die Verarbeitung selbstbezogener Reize begünstigt wird (Lou et al., 2004). Weiterhin wird angenommen, dass der TPJ neben der Beteiligung an einer rein unimodal visuellen sowie auditiven Reizverarbeitung ebenfalls während der Integration sensorischer Informationen im Zusammenhang mit dem Selbst und der daraus resultierenden „Selbst-Fremd“-Diskrimination eine wichtige Rolle spielt. Insbesondere wird darüber spekuliert, dass der TPJ die phänomenologischen und kognitiven Aspekte des Selbsts, nicht nur basierend auf unimodalen Reizen (rein akustisch oder visuell), sondern ebenfalls multimodale Reize (z.B. eine Kombination aus akustischen und visuellen Reizen), kodiert und weiterverarbeitet (Laureys, 2005).

Für den Kontrast „ODe“ > „SSt“ konnte eine erhöhte hirnelektrische Aktivität im SMA (BA 6) und in Teilen des rechten Praecuneus (BA 7) gefunden werden, siehe Abbildung 16. Die Beteiligung des rechten Praecuneus während der Verarbeitung fremdbezogener akustischer Bewegungsinformationen ist bemerkenswert, da diese zum CMS gehörende Hirnstruktur laut Northoff et al. (2006) klassischerweise mit der Verarbeitung fremdbezogener Reize assoziiert ist. Umgekehrt bestätigt eine aktuelle Meta-Analyse von Qin und Northoff (2011) nicht nur eine entscheidende Rolle des rechten Praecuneus während der Verarbeitung von fremd-, sondern auch selbstbezogenen Reizen. Während die Aktivierung der Strukturen des CMS über alle Zeitfenster und Kontraste beträchtlich variierte, konnte in allen drei vorgenannten Kontrasten eine Aktivierung im supplementär-motorischen Areal (SMA) beobachtet wer-

den. Besonders für den Kontrast „SDe“ > „OSt“ konnte bereits im Zeitfenster der N2a/MMN-Komponente eine erhöhte hirnelektrische Aktivität in unmittelbarer Nähe des linken (und somit kontralateralen) primären motorischen Cortex (M1) lokalisiert werden, vgl. Abbildung 14. Dieser Befund ist bemerkenswert, da neun von zwölf VPn des vorliegenden Experiments rechtshändig waren und diese spezifische Aktivierung ebenfalls beobachtet werden konnte, wenn linkshändige VPn von der Analyse ausgeschlossen wurden. Mithilfe einer aussagekräftigen fMRT-Studie konnten Yousry et al., 1997 ein dezidiertes Areal in der linken Hemisphäre identifizieren (auch bekannt als motorisches Handareal; im Englischen: *cortical hand knob*), welches sich spezifisch für die Ausführung von Fingerbewegungen der rechten Hand verantwortlich zeigt. Darüber hinaus sind die Ergebnisse des vorliegenden Experiments im Einklang mit früheren Befunden, welche Aktivierungen in vergleichbaren Hirnregionen in M1, kontralateral zur dominanten Hand der VPn, zeigen konnten (Hauk et al., 2006).

Basierend auf den vorliegenden Ergebnissen von *Experiment 2* kann davon ausgegangen werden, dass die zuvor diskutierte erhöhte hirnelektrische Aktivität in verschiedenen Teilen der primären sowie supplementär-motorischen Cortices (mit bilateralen Aktivierungen in sowohl der rechten als auch linken Hemisphäre) durch die Reizdarbietung bewegungsbezogener akustischer Informationen ausgelöst wurde. Dieses spezifische Aktivierungsmuster scheint unabhängig davon zu sein, ob das dargebotene Bewegungsgeräusch einen klaren Selbst- oder Fremdbezug aufweist. Daher kann angenommen werden, dass die implizite Reizverarbeitung nicht spezifisch bei der Verarbeitung selbstbezogener Bewegungsinformationen aktiviert ist, sondern stattdessen als überaus wichtige zentrale Verarbeitungsregion (im Englischen: *neural hub*) angesehen werden kann, der die Verarbeitung dieser spezifischen Bewegungsinformationen steuert, selbst wenn die Bewegung während der Reizdarbietung nicht ausgeführt wird. Diese Annahme wird zusätzlich durch die Tatsache gestützt, dass während der passiven Oddball-Bedingung mit Sinustönen (*Experiment 1 & 2*) keine hirnelektrischen Aktivierungen in M1 und/oder SMA beobachtet wurden.

Kapitel 7: Abschließende Diskussion & Schlussbemerkungen

7.1 Zusammenfassung

Die Untersuchung der zugrunde liegenden neurophysiologischen Prozesse und Mechanismen stellt für die moderne kognitive Neurowissenschaft bis heute eine große Herausforderung dar, da uns diese ein detailliertes Verständnis der Arbeitsweise des Gehirns erlaubt. Jedoch zeichnete die Erforschung der funktionalen und neuronalen Organisation auditorischer Verarbeitungsprozesse mittels neurophysiologischer, behavioraler sowie neurowissenschaftlicher Forschungsansätze aufgrund methodischer und konzeptueller Limitationen ein eher inkonsistentes Bild. Die Zielsetzung der vorliegenden Arbeit war daher die Prozesse und Mechanismen, welche der Verarbeitung einfacher und komplexer akustischer Reize zugrunde liegen, auf funktionaler Ebene näher zu beschreiben sowie Aussagen darüber zu treffen, durch welche Hirnstrukturen und elektrophysiologischen Prozesse diese umgesetzt werden. In der vorliegenden Arbeit wurde daher ganz konkret der Einsatz elektrophysiologischer (EEG bzw. evozierte EKPs und extrahierte Differenzwellen) sowie eine valide elektrotomographische Methode (sLORETA) zur Quellenlokalisierung miteinander kombiniert.

Auf der einen Seite untersuchte das vorliegende *Experiment 1* die grundlegenden räumlichen und zeitlichen Zusammenhänge der ungerichteten und gerichteten Aufmerksamkeitszuwendung während einer passiven und aktiven Oddball-Bedingung innerhalb des gleichen Experiments (Block 1 & 2) sowie den gleichen VPn. Zu diesem Zweck wurden diese während Block 1 instruiert, sich dargebotene Sinustöne (,Deviant‘- und ,Standard‘-Reize) lediglich anzuhören (passive Oddball-Bedingung ohne motorische Reaktion). Im Anschluss daran sollten VPn während des zweiten Blocks so schnell wie möglich per Tastendruck auf ,Deviant‘-, aber nicht auf ,Standard‘-Reize, reagieren (aktive Oddball-Bedingung mit expliziter Verhaltensreaktion). Die Analyse der EEG-Daten beinhaltete (1) die Identifizierung statistisch signifikanter Unterschiede in den gemittelten EKPs (EKP-Komponenten) zwischen den dargebotenen Deviant- sowie Standard-Reizen während der passiven und aktiven Oddball-Bedingung sowie (2) die Lokalisierung der zugrunde liegenden neuronalen Generatorquellen mittels einer anschließenden sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse.

Auf der anderen Seite untersuchte das vorliegende *Experiment 2* die zugrunde liegenden neuronalen Mechanismen und Generatorquellen der impliziten Verarbeitung selbst- im Vergleich zu fremdbezogenen akustischen Bewegungsinformationen. Zu diesem Zweck wurden die individuellen Fingerschnippgeräusche jeder VPn vor Beginn der EEG-Ableitung aufgezeichnet. Den VPn wurden zuerst Sinustöne (Block 1) und später zuvor aufgezeichnete Fingerschnippgeräusche (Blöcke 2 und 3) während einer passiven Oddball-Bedingung dargeboten. Selbst- und fremdbezogene Fingerschnippgeräusche wurden in Bezug auf die fundamentale Frequenz (f_0) gematcht, so dass sich die dargebotenen Fingerschnippgeräusche nur in Hinblick auf deren Selbst- und Fremdbezug unterschieden. Die Analyse der EEG-Daten beinhaltete (1) die Identifizierung statistisch signifikanter Unterschiede in den gemittelten EKPs zwischen den dargebotenen Reiztypen (Sinustöne ohne jegliche persönliche oder bewegungsbezogene Information gegenüber bewegungsbezogenen Fingerschnippgeräuschen) und (2) die Lokalisierung der zugrunde liegenden neuronalen Generatorquellen mithilfe einer anschließenden sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse (*analog zu Experiment 1*).

7.2 Ein neurophysiologisches Modell der ungerichteten und gerichteten Aufmerksamkeitszuwendung

Basierend auf den gewonnenen Daten von *Experiment 1* kann ein grundlegendes Modell vorgeschlagen werden, welches einen ersten Versuch darstellt, die zugrunde liegenden Hirnregionen und Netzwerke der Devianz- bzw. Salienzdetektion sowie der Zielreizdetektion sowohl während der passiven als auch der aktiven Oddball-Bedingung näher zu beschreiben (siehe Abbildung 17).

Während der passiven Oddball-Bedingung führte die Verarbeitung von ‚Deviant‘- im Gegensatz zu ‚Standard‘-Reizen zu hirnelektrischen Aktivierungen im rechten Gyrus lingualis und im rechten Gyrus temporalis superior (im gemittelten Zeitfenster der N1/MMN-Komponente) sowie in beiden bilateralen Lobi insularis und im rechten Gyrus lingualis (im gemittelten Zeitfenster der evozierten P3-Komponente).

Im Gegensatz dazu führen ‚Deviant‘- im Vergleich zu ‚Standard‘-Reizen während der aktiven Oddball-Bedingung zu hirnelektrischen Aktivierungen in Teilen des DAN (Gyrus prefrontalis, SPL sowie Praecuneus für die P3-Komponente) und in Teilen des VAN (IPL für die N1/MMN-Komponenten sowie STG für die P3-Komponente). Während der passiven und aktiven Oddball-Bedingung fanden sich sowohl im gemittelten Zeitfenster der berechneten MMN als auch der evozierten P3-Komponente statistisch signifikante Aktivierungen im Gyrus temporalis superior (BAs 13/22/39/42). Die Aktivierung dieser Hirnregion korrespondiert mit den Befunden einer bereits vor einigen Jahren durchgeführten bildgebenden Studie, welche die hohe räumliche Auflösung der fMRT mit der hohen zeitlichen Auflösung des EEG während eines passiven Oddball-Paradigmas mit einfachen akustischen Reizen miteinander kombinierte (Liebenthal et al., 2003). Die gewonnenen Ergebnisse dieser Studie zeigten vergleichbare kortikale Aktivierungen im rechten Gyrus temporalis superior³⁷ (BA 22) sowie zusätzlich im rechten Planum temporale superior³⁸ (BA 41/42). Darüber hinaus bestätigen die gewonnenen Befunde von *Experiment 1* die Daten einer fMRT-Studie von Müller et al. (2003), welche eine vergleichbare passive Oddball-Bedingung mit einfachen Sinustönen verwendeten. Diese Studie bestätigte die Beteiligung kortikaler Bereiche wie dem rechten Gyrus temporalis superior und der rechten anterioren Insula während der Verarbeitung einfacher akustischer ‚Deviant‘-Reize, vor allem wenn sich diese von den ‚Standard‘-Reizen im Frequenzbereich unterschieden. Daher zeigen die Ergebnisse der vorliegenden sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse sehr deutlich, dass sowohl der Gyrus temporalis superior als auch benachbarte Hirnregionen wie das Planum temporale superior eine bedeutende Rolle bei der Verarbeitung und Diskrimination einfacher akustischer Reize, wie z.B. Sinustöne, spielen (für eine Einführung siehe Müller et al., 2003).

Zusätzlich bestätigen die Ergebnisse der sLORETA-Quellenlokalisierungsanalyse, dass der TPJ sowohl während der passiven als auch aktiven Oddball-Bedingung aktiviert wurde. Dieser Befund ist bemerkenswert, da die Erkenntnisse

³⁷ im Englischen: *superior temporal gyrus (STG)*

³⁸ im Englischen: *superior temporal plane (STP)*

Akustisches Oddball-Paradigma

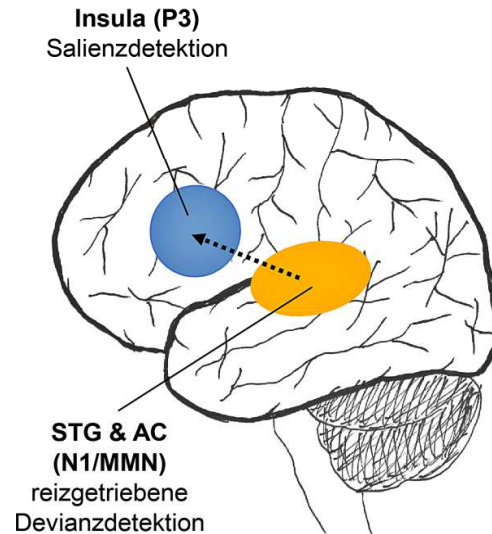


SSSSDSSSDSSSDSSSDSSSDSSSSSDSSD...

A

Passive Oddball-Bedingung

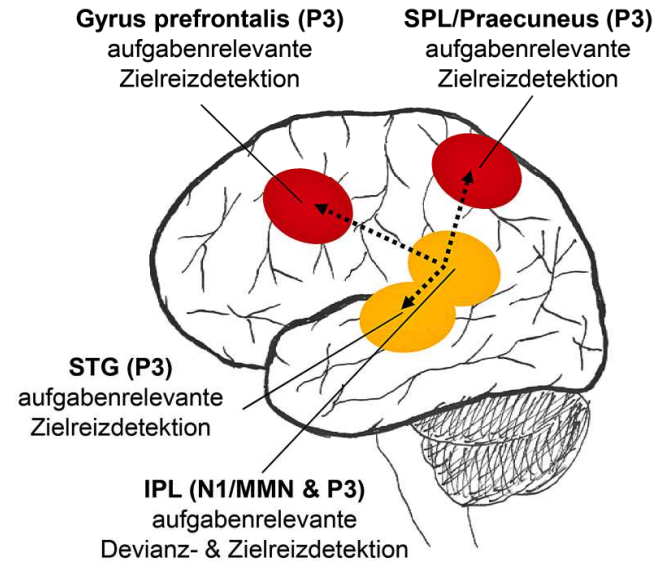
(kein Tastendruck notwendig, da nur ungerichtete Aufmerksamkeitszuwendung)



B

Aktive Oddball-Bedingung

(Tastendruck notwendig infolge gerichteter Aufmerksamkeitszuwendung)



● **ventrales Aufmerksamkeitsnetzwerk (VAN)** ● **dorsales Aufmerksamkeitsnetzwerk (DAN)** ● **Salienznetzwerk (SN)**

Abbildung 17. Überblick des vorgeschlagenen Modells auf Basis der gewonnenen EKP- und sLORETA-Befunde (für eine genauere Erläuterung siehe 7.2). Abkürzungen: SPL = superior parietal lobule (Lobus parietalis superior); STG = superior temporal gyrus (Gyrus temporalis superior); IPL = inferior parietal lobule (Lobus parietalis inferior); AC = auditory cortex (auditorischer Cortex).

neuerer neurophysiologischer Studien darauf schließen lassen, dass der TPJ zusammen mit anderen Hirnregionen (wie bspw. der anterioren Insula, dem Operculum frontale und dem ACC) als eine der wichtigsten Strukturen des VAN angesehen werden kann. Weiterhin zeigen die Ergebnisse der vorliegenden Quellenlokalisationsanalyse mittels sLORETA im gemittelten Zeitfenster der evozierten P3-Komponente (Vergleich: „Deviant“ > „Standards“) eindeutig, dass der TPJ nicht nur während der Verarbeitung attentierter Deviant-Reize während der aktiven Oddball-Bedingung aktiviert ist, sondern ebenfalls spezifisch während der Verarbeitung von nicht-attentierten ‚Deviant‘-Reizen während der passiven Oddball-Bedingung (siehe ebenfalls Mulert et al., 2004a; Mulert et al., 2004b; Volpe et al., 2007).

Außerdem unterstützen die Daten der vorliegenden sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse von *Experiment 1* die Hypothese, dass sowohl eine ungerichtete als auch eine gerichtete Aufmerksamkeitszuwendung auf hirnelektrischen Aktivierungen in mehreren räumlich verteilten Hirnregionen beruhen, welche basierend auf der aktuellen Datenlage zu unterschiedlichen Netzwerken gezählt werden können. Insbesondere überlappen sich die gefundenen hirnelektrischen Aktivierungen der Insula und des ACC, die weitestgehend mit dem SN, wie von Seeley et al. (2007) vorgeschlagen, übereinstimmen. Wie auch das VAN, wird das SN mit der automatischen Selektion einer adaptiven und geeigneten (Verhaltens-)Reaktion assoziiert (Menon & Uddin, 2010). Die Kernstruktur des SN besteht aus dem dorsalen Teil des ACC (dACC; BAs 24/32/33), dem subkortikalen und den Strukturen des limbischen Systems (wie z.B. der Amygdala) sowie aus beiden bilateralen Insulae (BA 13) (Uddin, 2014), vgl. 1.1.3. Hinsichtlich der bereits erwähnten Aktivität der Insula konnten mehrere fMRT-Studien zeigen, dass diese spezifische Hirnregion eine wichtige Struktur ist, welche durch die Detektion von ‚Deviant‘-Reizen in unserem akustischen Umfeld aktiviert werden kann (Bamiou et al., 2003; Uddin, 2014). Angesichts der hohen funktionellen und anatomischen Überschneidungen zwischen SN und VAN sehen einige Forscher beide Netze als Teile desselben Systems (Kucyi et al., 2012), wobei die meisten Forscher davon ausgehen, dass es sich um zwei voneinander getrennte Netzwerke handelt (Cole et al., 2013; Power et al., 2011). Interessanterweise wurde in dem vorliegenden Experiment im gemittelten Zeitfenster der MMN

keine Aktivierung der Insula während der aktiven Oddball-Bedingung gefunden. Aufgrund dieses Befundes kann die Hypothese aufgestellt werden, dass das VAN und das SN als zwei voneinander getrennte Netzwerke angesehen werden können. Wie jedoch beide Netzwerke zusammenarbeiten und im Weiteren während der passiven und aktiven Oddball-Bedingung moduliert werden, sollte Gegenstand zukünftiger neurophysiologischer Studien sein.

7.3 Die Rolle visueller Hirnregionen während der passiven Oddball-Bedingung mit Sinustönen

Der Befund, dass spezifische Regionen im vor allem medialen visuellen Cortex während der passiven Oddball-Bedingung von sowohl *Experiment 1* als auch *Experiment 2* infolge einer rein akustischen Reizdarbietung mit Sinustönen aktiviert werden, ist auf den ersten Blick sicherlich sehr überraschend. Bereits Kiehl, Laurens, Duty, Forster und Liddle (2001) konnten jedoch mithilfe einer fMRT-Studie Aktivierungen in visuellen Verarbeitungsregionen während einer aktiven, aber nicht passiven, Oddball-Bedingung mit Sinustönen nachweisen, welche von den Autoren aber bedauerlicherweise nicht näher untersucht bzw. diskutiert wurde. Die plausibelste Erklärung war bis vor kurzem, dass es sich hierbei wahrscheinlich um ein Artefakt handeln müsse. Forscher waren bis dato nämlich davon ausgegangen, dass Hirnregionen im visuellen Cortex wie bspw. der laterale okzipitale Cortex³⁹ typischerweise alleine mit der Verarbeitung rein visueller Informationen wie bspw. visueller Objekte (Grill-Spector et al., 1999; Grill-Spector, Kourtzi, & Kanwisher, 2001) sowie zusätzlich mit der Modulation räumlich-visueller Aufmerksamkeit (Murray & Wojciulik, 2004) assoziiert sind. Jüngste Studien konnten diese Annahme jedoch klar widerlegen und eindeutig aufzeigen, dass spezifische Regionen im visuellen Cortex (wie bspw. der LOC oder auch der Gyrus Lingualis im medialen visuellen Cortex) ebenfalls während der Verarbeitung rein akustischer, salienter Reize aktiviert werden können (McDonald et al., 2013).

³⁹ im Englischen: *lateral occipital cortex (LOC)*

Zusätzlich kann davon ausgegangen werden, dass der LOC nicht direkt durch die Verarbeitung akustischer Reize aktiviert wird, sondern ebenfalls durch eine kontinuierlich anhaltende Modulation, also eine kontinuierliche Zu- und Abnahme der Aufmerksamkeitszuwendung, welche die Aktivität einer großen Zahl von Hirnregionen moduliert, einschließlich jener, welche nicht per se während der Verarbeitung akustischer Reize aktiviert sind (Goldman et al., 2009). Anders ausgedrückt heißt dies: Die berichteten Befunde von *Experiment 1 & 2* legen nahe, dass die Aktivität in Hirnregionen des visuellen Cortex vor allem durch eine ungerichtete Aufmerksamkeitszuwendung während der passiven Oddball-Bedingung mit Sinustönen moduliert werden kann und dies sowohl im gemittelten Zeitfenster der evozierten N1/MMN-Komponente als auch im gemittelten Zeitfenster der evozierten P3-Komponente beobachtet werden kann. Besonders bemerkenswert ist ebenfalls, dass während der aktiven Oddball-Bedingung sowohl in frühen als in späten Zeitfenstern die Verarbeitung 'Deviant'- im Vergleich zu 'Standard'-Reizen zu keinen hirnelektrischen Aktivitäten des Gyrus lingualis oder des LOC führte. Anders ausgedrückt bedeutet dies: Dieser Effekt tritt also demnach augenscheinlich alleine während einer ungerichteten Aufmerksamkeitslenkung der VPn auf, welche einerseits nicht nur mit Aktivierungen in visuellen Hirnregionen assoziiert sind, sondern ebenfalls in Kombination mit frühen Aktivierungen in Teilen der Insula, welche wie bereits vorher beschrieben mit der Detektion sowie Verarbeitung salienter Reize im gemittelten Zeitfenster der evozierten N1/MMN-Komponente assoziiert ist (Menon & Uddin, 2010; Seeley et al., 2007; Uddin, 2014, 2017). Aber nicht nur im frühen gemittelten Zeitfenster der evozierten N1-Komponente zeigt der Gyrus lingualis eine erhöhte hirnelektrische Aktivität, sondern auch im späten Zeitfenster überlappend mit der evozierten P3-Komponente. Hierbei findet sich außerdem eine zusätzliche hirnelektrische Aktivierung im rechten IPL, in der Literatur ebenfalls als rechte temporo-parietale Übergangszone (TPJ) bekannt. Weiterhin konnten frühere Studien eindeutig belegen, dass der TPJ als eine von mehreren grundlegenden Generatorquellen der P3-Komponente angesehen werden kann (siehe z.B. Mulert et al., 2004a; Mulert et al., 2004b; Volpe et al., 2007). Trotz dieser aussagekräftigen Befunde kann die gefundene hirnelektrische Aktivität, vor allem im medialen visuellen Cortex, noch nicht hinreichend geklärt werden. Daher sind an die-

ser Stelle weiterführende Forschungen nötig, um ein noch detailliertes Bild seiner funktionellen Rolle während einer vor allem passiven (unwillentlichen) Aufmerksamkeitszuwendung zu gewinnen.

7.4 Limitationen

In den folgenden Abschnitten werden mögliche Limitationen, welche sich nur auf ein Experiment alleine beziehen, näher erläutert. Daran anschließend werden mögliche Limitationen, welche für beide Experimente gleichermaßen gelten, diskutiert.

7.4.1 Experiment 1

Ein wesentlicher Nachteil von *Experiment 1* ist die recht kleine Stichprobengröße ($N = 12$), welche die Generalisierbarkeit der vorliegenden Befunde erschwert. Jedoch belegen die vorliegenden Befunde die Robustheit der beiden verwendeten Oddball-Bedingungen, in denen signifikante ($p < .05$) bzw. teilweise sogar hochsignifikante ($p > .01$) Effekte zwischen beiden Reiztypen („Deviant“- im Vergleich zu „Standard“-Reizen) trotz der kleinen Stichprobe aufgezeigt werden konnten.

Nach Subtraktion der extrahierten EKPs in Reaktion auf „Standard“-Reize von den extrahierten EKPs in Reaktion auf „Deviant“-Reize zeigten extrahierte Differenzwellen sowohl in der passiven als auch aktiven Oddball-Bedingung eine MMN-Komponente, deren Amplituden in beiden Oddball-Bedingungen gleichmäßig ausgeprägt waren, was darauf schließen lässt, dass die ungerichtete Aufmerksamkeitszuwendung keinen signifikanten Einfluss auf die Erkennung von selten dargebotenen „Deviant“-Reizen hatte. Dieser Befund stimmt mit der bekannten Annahme überein, welche besagt, dass die MMN als vor allem neurophysiologischer Marker einer präattentierten sensorischen Reizdiskrimination (Näätänen & Alho, 1995) sowie einer automatischen Veränderungsdetektion während der ungerichteten Aufmerksamkeits-

zuwendung, angesehen werden kann (Escera, Alho, Schröger, & Winkler, 2000; Escera et al., 1998; Näätänen, 1992).

Besonders hervorzuheben ist an dieser Stelle, dass sich sowohl die evozierte N1-Komponente als auch die extrahierte MMN-Komponente in beiden Oddball-Bedingungen größtenteils überlagerten (vgl. 2.4.1.1 sowie Campbell, Winkler, & Kujala, 2007). Während der passiven Oddball-Bedingung zeigte die anschließende sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse im gemittelten Zeitfenster der N1/MMN-Komponente, vor allem im Hinblick auf die Anzahl signifikanter Voxel ($> t_{\text{crit}}$), stärkere Effekte im visuellen und nicht im auditorischen Cortex, welche teilweise die Theorie der neuronalen Adaption bzw. Refraktärität bestimmter Neuronen und somit deren Sensitivität in unterschiedlichen Frequenzbereichen erklären könnte (vgl. 2.4.1.1 sowie McEvoy, Hari, Imada, & Sams, 1993; Näätänen et al., 1988). Da die verwendeten ‚Deviant‘- und ‚Standard‘-Reize einen recht großen Frequenzunterschied von 500 Hz aufwiesen, kann nicht gänzlich ausgeschlossen werden, dass sich die N1 als evozierte EKP-Komponente und die MMN als extrahiertes Differenzpotential überlagerten. Diese mögliche Konfundierung der N1- und MMN-Komponente könnte sowohl in den evozierten EKPs bzw. Differenzpotentialen als auch den Ergebnissen der anschließenden Quellenlokalisationsanalyse mittels sLORETA reflektiert sein. Da die während *Experiment 1* gefundene charakteristische Polaritätsinversion an beiden Mastoidelektroden beobachtet werden konnte, kann nach derzeitigem Erkenntnisstand davon ausgegangen werden, dass es sich hierbei (jedenfalls zu einem sehr großen Teil) um die MMN-Komponente handelt. Trotz zahlreicher neurophysiologischer Studien konnte das Zusammenspiel zwischen der N1- und MMN-Komponente sowie deren funktionelle Unterschiede und Gemeinsamkeiten noch nicht hinreichend geklärt werden. Daher sind in diesem Bereich weiterführende neurophysiologische Forschungen nötig, um ein noch detailliertes Bild der funktionellen Rolle beider Komponenten zu erhalten.

7.4.2 Experiment 2

Eine Limitation von *Experiments 2* könnte der Faktor Vertrautheit (im Englischen: *familiarity*) sein. Die Unterschiede der Vertrautheit in Bezug auf selbst- im Gegensatz zu fremdbezogenen Reizen sind von besonderem Interesse für Studien, die die grundlegende Verarbeitung dieser speziellen Reize untersuchen (Graux et al., 2013, 2015). Reize mit hohem Selbstbezug, wie z.B. der eigene Name oder das eigene Gesicht, gelten gemeinhin als sehr vertraute Reize, die auch unter ungünstigen Bedingungen sehr gut erkannt und demzufolge erfolgreich identifiziert werden können. Im Gegensatz zum eigenen Namen oder dem eigenen Gesicht könnte das zuvor aufgenommene selbstbezogene Fingerschnippgeräusch möglicherweise ein Reiz sein, der weniger vertraut ist. Auch wenn die wahrnehmbaren Unterschiede der Vertrautheit zwischen selbst- und fremdbezogenen Fingerschnippgeräuschen durch das vorliegende Matching-Verfahren (basierend auf der sensorischen Verarbeitung von f_0) vermindert werden konnten, können Effekte in Folge von Vertrautheit jedoch nicht vollständig ausgeschlossen werden, da die verwendeten akustischen Reize in Bezug auf diesen wichtigen Faktor nicht explizit getestet wurden (z.B. durch einen anschließenden Ratingfragebogen). Ob also mögliche Unterschiede in der Vertrautheit der dargebotenen Reize tatsächlich zu neurophysiologischen Verarbeitungsunterschieden zwischen selbst- und fremdbezogenen Fingerschnippgeräuschen führen können, sollte bei der Durchführung zukünftiger Studien berücksichtigt werden.

Ein weiterer konfundierender Faktor könnte der Einfluss des episodischen Gedächtnisses sein. Wie bereits erwähnt, wurden vor dem eigentlichen Experiment die individuellen Fingerschnippgeräusche jeder VP aufgezeichnet (vgl. 6.1.5). Nach dem Experiment konnten nur vier der insgesamt 12 VPn ihre eigenen zuvor aufgezeichneten Fingerschnippgeräusche explizit benennen bzw. korrekt erkennen. Auf dieser Grundlage kann davon ausgegangen werden, dass sowohl Erinnerungseffekte als auch die Auswirkungen des episodischen Gedächtnisses während der Reizpräsentation gering gewesen sein müssen. Trotzdem sollte versucht werden, dass zukünftige Studien mögliche Gedächtniseffekte kontrollieren, da bisher, im Vergleich zu Studien zum se-

mentischen Gedächtnis, wenig über Gedächtniseffekte für sensorische Informationen in Bezug auf zuvor aufgezeichnete selbstbezogene Bewegungsgeräusche (z.B. Fingerschnippgeräusche) bekannt ist.

7.4.3 Experimente 1 & 2

Obwohl die gewonnenen Befunde und kortikalen Aktivierungsmuster von sowohl *Experiment 1* als auch *Experiment 2* sehr plausibel erscheinen und diese mit Ergebnissen früherer EEG- und fMRT-Studien vergleichbar sind, sollte an dieser Stelle angemerkt werden, dass die gewonnenen Ergebnisse der sLORETA-Quellenlokalisationsanalysen nur einen korrelationalen Charakter aufweisen und sollten daher, ebenso wie die Ergebnisse herkömmlicher fMRT-Studien, nicht kausal interpretiert werden. Eine Möglichkeit diese Limitation auszuräumen ist der Einsatz der sogenannten repetitiven Transkraniellen Magnetstimulation (im Englischen: *repetitive transcranial magnetic stimulation*, rTMS) (Walsh & Cowey, 2000). Diese Untersuchungsmethode bietet durch die wiederholte sowie sehr schnelle Applikation elektromagnetischer Impulse, genauer gesagt sehr kurzer sowie sehr starker Magnetfelder, eine elegante und nicht-invasive Möglichkeit zur selektiven Blockierung und/oder Stimulation hirnelektrischer Aktivität in zumeist eher oberflächlichen Hirnregionen (wie bspw. des rechten TPJ oder motorischer Hirnregionen). Achtförmige Spulen, auch als sogenannte Schmetterlingsspulen (im Englischen: *butterfly coil*) bekannt, ermöglichen eine sehr fokale Blockierung/Stimulation der darunterliegenden Hirnregion (Walsh & Cowey, 2000). Im Gegensatz dazu konnte in der jüngsten Vergangenheit eine sehr interessante rTMS-Studie aufzeigen, dass die Blockierung tieferliegender Hirnregionen, wie bspw. des Lobus insularis (BA 13), heute durch den Einsatz speziell geformter Spulen ebenfalls möglich ist (Ciampi de Andrade et al., 2012). Dieser Befund ist bemerkenswert, da eine Stimulation/Blockierung tieferliegender Hirnstrukturen wegen der abnehmenden Magnetfeldstärke in tieferen Hirnregionen lange Zeit als nahezu unmöglich erschien.

Zusammengefasst kann festgehalten werden, dass zukünftige rTMS-Studien das Potenzial besitzen, kausale Zusammenhänge zwischen interessanten Hirnregionen

(*Experiment 1*: Hirnregionen des DAN und VAN; *Experiment 2*: Hirnregionen des CMS und/oder motorische Hirnregionen) aufzuzeigen und können daher auf eine innovative und elegante Weise erklären, ob diese Hirnregionen kausal für eine spezielle Aufgabe wichtig sind und zusätzlich wie diese spezifischen Hirnregionen während verschiedener Verarbeitungsstadien aktiviert bzw. moduliert werden. Diese Hirnregionen sollten bereits im Vorfeld einer TMS-Studie idealerweise hypothesengestützt anhand einer vorangegangenen Studie mittels fMRT oder sLORETA eingegrenzt und spezifiziert worden sein.

7.5 Schlussbemerkungen

Die in dieser Arbeit berichteten Ergebnisse von sowohl *Experiment 1* als auch *Experiment 2* zeigen deutlich auf, dass die Kombination einer konventionellen EEG/EKP-Analysen und einer nachfolgenden Quellenlokalisierungsanalyse mittels sLORETA einen validen und effizienten experimentellen Ansatz darstellt, mit dessen Hilfe die grundlegenden Mechanismen und Netzwerke der ungerichteten und gerichteten Aufmerksamkeitszuwendung sowie die grundlegenden neuronalen Generatorquellen der Verarbeitung selbst- im Gegensatz zu fremdbezogenen akustischen Informationen, näher untersucht werden können. Insbesondere mittels Kombination der EKP-Methode und einer anschließenden sLORETA-Quellenlokalisationsanalyse konnte gezeigt werden, wann und wo im menschlichen Hirn einerseits deviante bzw. saliente einfache akustische Reize (Sinustöne) während einer passiven und aktiven Oddball-Bedingung sowie andererseits (2) selbst- im Gegensatz zu fremdbezogenen komplexe akustische Reize (Fingerschnippgeräusche) während einer passiven Oddball-Bedingung verarbeitet werden.

7.5.1 Experiment 1

Zusammenfassend lässt sich für *Experiment 1* feststellen, dass die die grundlegenden neuro- und elektrophysiologischen Mechanismen und Korrelate der ungerichteten und gerichteten Aufmerksamkeitszuwendung während der passiven und aktiven Oddball-Bedingung in Folge einer ganz spezifischen Modulation in gemittelten Zeitfenster der akustischen N1/MMN- und P3-Komponente sowie mit Aktivierungen in frontalen, temporalen, parietalen und okzipitalen Hirnregionen einhergeht. Trotz einer großen Anzahl früherer Oddball-Studien in der akustischen Modalität wurde zum jetzigen Zeitpunkt noch nicht hinreichend untersucht, wie das menschliche Hirn einfache akustische Reize (Sinustöne) während einer passiven im Vergleich zu einer aktiven Oddball-Bedingung verarbeitet. Die gewonnen Befunde von *Experiment 1* bieten daher die Möglichkeit, diese Forschungslücke zu schließen.

7.5.2 Experiment 2

Die gewonnen Ergebnisse von *Experiment 2* zeigen eine frühzeitige Diskriminierung zwischen selbst- und fremdbezogenen Fingerschnippgeräuschen im Zeitfenster der N2a/MMN-Komponente sowie eine differenzierte Aktivierung unterschiedlicher Hirnstrukturen im Vergleich zur auditiven Verarbeitung einfacher Sinustöne. Bis dato wurde noch nicht näher untersucht, wie früh das menschliche Hirn selbst- im Vergleich zu fremdbezogenen akustischen Bewegungsinformationen unterscheidet. Daher bieten die vorliegenden Befunde von *Experiment 2* das Potential, die bisher unerforschte Forschungslücke früherer neurophysiologischer Studien zu schließen (Aziz-Zadeh, Iacoboni, Zaidel, Wilson, & Mazziotta, 2004; Hauk et al., 2006; Justen et al., 2014; Pizzamiglio et al., 2005). Des Weiteren deuten die Ergebnisse von *Experiment 2* eindeutig darauf hin, dass selbst- im Gegensatz zu fremdbezogenen Fingerschnippgeräuschen während einer frühen Phase der akustischen Informationsverarbeitung unterschieden werden, selbst wenn die Bewegung zum Zeitpunkt der Reizdarbietung nicht ausgeführt wird. Zusätzlich deutet dieser Befund darauf hin, dass eine bevor-

zugte Verarbeitung der charakteristischen sensorischen Merkmale selbstbezogener Bewegungsgeräusche während einer ungerichteten Aufmerksamkeitszuwendung erfolgt, ohne dass wir uns dessen bewusst sind. Obwohl eine bevorzugte Verarbeitung dieser speziellen Art von Reizen bereits theoretisch beschrieben wurde (Legrand & Ruby, 2009) und empirisch in einigen Studien unter Verwendung selbstbezogener Reize, wie bspw. der eigenen Stimme demonstriert werden konnte (Graux et al., 2013, 2015; Holeckova, Fischer, Giard, Delpuech, & Morlet, 2006; Kaplan et al., 2008; Nakamura et al., 2001), ist *Experiment 2* das erste seiner Art, das einen solchen Verarbeitungsmechanismus während der impliziten Verarbeitung selbstbezogener sensorischer Bewegungsinformationen bestätigt.

Zusammenfassend konnte *Experiment 2* demnach nachhaltig aufzeigen, dass nicht nur Regionen des CMS (z.B. der ACC und der Praecuneus), sondern ebenfalls rein motorisch assoziierte Hirnregionen (wie z.B. der SMA) aktiv bei der Verarbeitung selbst- im Vergleich zu fremdbezogenen Fingerschnippgeräuschen beteiligt sind.

Kapitel 8: Appendix

8.1 Literaturverzeichnis

- Advanced Neuro Technology B.V. (2010). ASA: Advanced Source Localization. (Version 4.7.2). [Software]. Aufgerufen von <http://www.antneuro.com/download/asa>
- Aglioti, S. M., & Pazzaglia, M. (2010). Representing actions through their sound. *Experimental Brain Research*, *206*(2), 141–151. <http://doi.org/10.1007/s00221-010-2344-x>
- Agostini, T., Righi, G., Galmonte, A., & Bruno, P. (2004). The relevance of auditory information on optimizing hammer throwers performance. In P. B. Pascolo (Hrg.), *Biomechanics and Sports XI Winter Universiads 2003 Proceedings* (S. 67–74). New York: Springer.
- Alcaini, M., Giard, M. H., Thévenet, M., & Pernier, J. (1994). Two separate frontal components in the N1 wave of the human auditory evoked response. *Psychophysiology*, *31*(6), 611–615.
- Alho, K. (1995). Cerebral generators of mismatch negativity (MMN) and its magnetic counterpart (MMNm) elicited by sound changes. *Ear and Hearing*, *16*(1), 38–51.
- Antinoro, F., Skinner, P. H., & Jones, J. J. (1969). Relation between Sound Intensity and Amplitude of the AER at Different Stimulus Frequencies. *The Journal of the Acoustical Society of America*, *46*(6B), 1433–1436. <http://doi.org/10.1121/1.1911881>
- „Auditory Oddball Task“. (2014). Aufgerufen von <http://www.millisecond.com/download/library/oddball/>
- Aziz-Zadeh, L., Iacoboni, M., Zaidel, E., Wilson, S., & Mazziotta, J. (2004). Left hemisphere motor facilitation in response to manual action sounds. *The European Journal of Neuroscience*, *19*(9), 2609–2612. <http://doi.org/10.1111/j.0953-816X.2004.03348.x>
- Baillet, S. (2013). Forward and Inverse Problems of MEG/EEG. In D. Jaeger & R. Jung (Hrg.), *Encyclopedia of Computational Neuroscience* (S. 1–8). New York, NY: Springer New York. http://doi.org/10.1007/978-1-4614-7320-6_529-1
- Bamiou, D.-E., Musiek, F. E., & Luxon, L. M. (2003). The insula (Island of Reil) and

- its role in auditory processing. *Brain Research Reviews*, 42(2), 143–154.
[http://doi.org/10.1016/S0165-0173\(03\)00172-3](http://doi.org/10.1016/S0165-0173(03)00172-3)
- Barry, R. J., Rushby, J. A., Smith, J. L., Clarke, A. R., Croft, R. J., & Wallace, M. J. (2016). Brain dynamics in the active vs. passive auditory oddball task: Exploration of narrow-band EEG phase effects. *Clinical Neurophysiology*, 118(10), 2234–2247. <http://doi.org/10.1016/j.clinph.2007.06.059>
- Bénar, C.-G., Schön, D., Grimault, S., Nazarian, B., Burle, B., Roth, M., ... Anton, J.-L. (2007). Single-trial analysis of oddball event-related potentials in simultaneous EEG-fMRI. *Human Brain Mapping*, 28(7), 602–613.
<http://doi.org/10.1002/hbm.20289>
- Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: A practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, 1(57), 289–300.
- Bennington, J. Y., & Polich, J. (1999). Comparison of P300 from passive and active tasks for auditory and visual stimuli. *International Journal of Psychophysiology*, 34(2), 171–177. [http://doi.org/10.1016/S0167-8760\(99\)00070-7](http://doi.org/10.1016/S0167-8760(99)00070-7)
- Berger, H. (1929). Über das Elektroenzephalogramm des Menschen. *Archiv Für Psychatrie Und Nervenkrankheiten*, 87, 527–570.
- Birbaumer, N., & Schmidt, R. F. (2010). *Biologische Psychologie* (7. Edition). Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. <http://doi.org/10.1007/978-3-540-95938-0>
- Bledowski, C., Prvulovic, D., Goebel, R., Zanella, F. E., & Linden, D. E. J. (2004). Attentional systems in target and distractor processing: A combined ERP and fMRI study. *NeuroImage*, 22(2), 530–540.
<http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2003.12.034>
- Blume, C., & Herbert, C. (2014). The HisMine-Paradigm: A new paradigm to investigate self-awareness employing pronouns. *Social Neuroscience*, 9(3), 289–299. <http://doi.org/10.1080/17470919.2014.886616>
- Brett, M., Johnsrude, I. S., & Owen, A. M. (2002). The problem of functional localization in the human brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(3), 243–249.
<http://doi.org/10.1038/nrn756>

- Brodmann, K., & Gary, L. J. (2006). *Brodmann's Localization in the Cerebral Cortex*. New York, NY: Springer.
- Bullmore, E. T., Suckling, J., Overmeyer, S., Rabe-Hesketh, S., Taylor, E., & Brammer, M. J. (1999). Global, voxel, and cluster tests, by theory and permutation, for a difference between two groups of structural MR images of the brain. *IEEE Transactions on Medical Imaging*, *18*(1), 32–42.
- Bush, G., Luu, P., & Posner, M. I. (2000). Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*(6), 215–222.
[http://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01483-2](http://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01483-2)
- Caharel, S., Poiroux, S., Bernard, C., Thibaut, F., Lalonde, R., & Rebai, M. (2002). ERPs associated with familiarity and degree of familiarity during face recognition. *The International Journal of Neuroscience*, *112*(12), 1499–512.
- Campbell, T., Winkler, I., & Kujala, T. (2007). N1 and the mismatch negativity are spatiotemporally distinct ERP components: disruption of immediate memory by auditory distraction can be related to N1. *Psychophysiology*, *44*(4), 530–40.
<http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2007.00529.x>
- Caspers, S., Zilles, K., Laird, A. R., & Eickhoff, S. B. (2010). ALE meta-analysis of action observation and imitation in the human brain. *NeuroImage*, *50*(3), 1148–1167. <http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.12.112>
- Cattaneo, L., & Rizzolatti, G. (2009). The mirror neuron system. *Archives of Neurology*, *66*(5), 557–560.
- Christoff, K., Cosmelli, D., Legrand, D., & Thompson, E. (2011). Specifying the self for cognitive neuroscience. *Trends in Cognitive Sciences*, *15*(3), 104–112.
<http://doi.org/10.1016/j.tics.2011.01.001>
- Ciampi de Andrade, D., Galhardoni, R., Pinto, L. F., Lancelotti, R., Rosi Jr, J., Marcolin, M. A., & Teixeira, M. J. (2012). Into the Island: A new technique of non-invasive cortical stimulation of the insula. *Neurophysiologie Clinique/Clinical Neurophysiology*, *42*(6), 363–368.
<http://doi.org/10.1016/j.neucli.2012.08.003>
- Clauß, G., Erhardt, G., & Helmut, K. (1995). *Fachlexikon ABC Psychologie*.

- Frankfurt am Main, Thun: Wissenschaftlicher Verlag Harri Deutsch GmbH.
- Cole, M. W., Reynolds, J. R., Power, J. D., Repovs, G., Anticevic, A., & Braver, T. S. (2013). Multi-task connectivity reveals flexible hubs for adaptive task control. *Nature Neuroscience*, *16*(9), 1348–1355. <http://doi.org/10.1038/nm.3470>
- Coles, M. G. H., & Rugg, M. D. (1995). Event-related potentials: An introduction. In M. G. H. Coles & M. D. Rugg (Hrg.), *Electrophysiology of Mind. Event-related brain potentials and cognition* (S. 40–85). Oxford: Oxford University Press.
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, *3*(3), 215–229. <http://doi.org/10.1038/nrn755>
- Crick, F. C., & Koch, C. (2005). What is the function of the claustrum? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *360*(1458), 1271–1279.
- D’Ausilio, A. (2007). The Role of the mirror system in mapping complex sounds into actions. *The Journal of Neuroscience*, *27*(22), 5847–5848.
- Damasio, A., & Meyer, K. (2009). Consciousness: An overview of the phenomenon and its possible neural basis. In S. Laureys & G. Tononi (Hrg.), *The Neurology of Consciousness* (S. 3–14). Amsterdam: Elsevier. <http://doi.org/10.1016/B978-0-12-374168-4.00001-0>
- Debener, S., Kranczoch, C., Herrmann, C. S., & Engel, A. K. (2002). Auditory novelty oddball allows reliable distinction of top–down and bottom–up processes of attention. *International Journal of Psychophysiology*, *46*(1), 77–84. [http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0167-8760\(02\)00072-7](http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0167-8760(02)00072-7)
- Debener, S., Makeig, S., Delorme, A., & Engel, A. K. (2005). What is novel in the novelty oddball paradigm? Functional significance of the novelty P3 event-related potential as revealed by independent component analysis. *Brain Research. Cognitive Brain Research.*, *22*(3), 309–21. <http://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2004.09.006>
- Dehaene-Lambertz, G. (1997). Electrophysiological correlates of categorical phoneme perception in adults. *NeuroReport*, *8*(4), 919–924.
- Delorme, A. (2004). Statistical Methods. In J. G. Webster (Hrg.), *Encyclopedia of*

- Medical Devices and Instrumentation* (S. 240–256). Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc. <http://doi.org/10.1002/0471732877.emd318>
- Delorme, A., & Makeig, S. (2004). EEGLAB: An open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Methods*, *134*(1), 9–21.
<http://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2003.10.009>
- Desimone, R., & Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annual Review of Neuroscience*, *18*(1), 193–222.
<http://doi.org/10.1146/annurev.ne.18.030195.001205>
- Doeller, C. F., Opitz, B., Mecklinger, A., Krick, C., Reith, W., & Schröger, E. (2003). Prefrontal cortex involvement in preattentive auditory deviance detection: Neuroimaging and electrophysiological evidence. *NeuroImage*, *20*(2), 1270–1282.
[http://doi.org/10.1016/S1053-8119\(03\)00389-6](http://doi.org/10.1016/S1053-8119(03)00389-6)
- Donchin, E., & Coles, M. (1988). Is the P300 component a manifestation of context updating? *Behavioral and Brain Sciences*, *11*(3), 357–374.
<http://doi.org/10.1017/S0140525X00058027>
- Donchin, E., Ritter, W., & McCallum, W. C. (1978). Cognitive Psychophysiology: The endogenous components of the ERP. In E. Callaway, P. Tueting, & S. Koslow (Hrg.), *Event-Related Brain Potentials in Man*. New York: Academic Press.
- Eickhoff, S. B., Laird, A. R., Grefkes, C., Wang, L. E., Zilles, K., & Fox, P. T. (2009). Coordinate-based activation likelihood estimation meta-analysis of neuroimaging data: A random-effects approach based on empirical estimates of spatial uncertainty. *Human Brain Mapping*, *30*(9), 2907–2926.
<http://doi.org/10.1002/hbm.20718>
- Escera, C., Alho, K., Schröger, E., & Winkler, I. (2000). Involuntary attention and distractibility as evaluated with event-related brain potentials. *Audiology and Neuro-Otology*, *5*(3–4), 151–166. <http://doi.org/10.1159/000013877>
- Escera, C., Alho, K., Winkler, I., & Näätänen, R. (1998). Neural Mechanisms of Involuntary Attention to Acoustic Novelty and Change. *Journal of Cognitive*

- Neuroscience*, 10(5), 590–604. <http://doi.org/10.1162/089892998562997>
- Escera, C., Yago, E., Corral, M.-J., Corbera, S., & Nuñez, M. I. (2003). Attention capture by auditory significant stimuli: semantic analysis follows attention switching. *European Journal of Neuroscience*, 18(8), 2408–2412. <http://doi.org/10.1046/j.1460-9568.2003.02937.x>
- Esslen, M., Metzler, S., Pascual-Marqui, R., & Jäncke, L. (2008). Pre-reflective and reflective self-reference: A spatiotemporal EEG analysis. *NeuroImage*, 42(1), 437–449. <http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.01.060>
- Fabiani, M., Gratton, G., & Coles, M. G. H. (2000). Event-related Brain Potentials. In J. T. Cacioppo, L. G. Tassinary, & G. . Berntson (Hrg.), *Handbook of Psychophysiology* (2nd Editio, pp. 53–84). Cambridge University Press.
- Fitzgerald, P. G., & Picton, T. W. (1981). Temporal and sequential probability in evoked potential studies. *Canadian Journal of Psychology*, 35(2), 188–200.
- Fogassi, L., Ferrari, P. F., Gesierich, B., Rozzi, S., Chersi, F., & Rizzolatti, G. (2005). Parietal lobe: From action organization to intention understanding. *Science*, 308(5722), 662 LP-667.
- Folstein, J. R., & van Petten, C. (2008). Influence of cognitive control and mismatch on the N2 component of the ERP: a review. *Psychophysiology*, 45(1), 152–170. <http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2007.00602.x>
- Friston, K. J. (2002). Statistical parametric mapping and other analysis of functional imaging data. In A. W. Toga & J. C. Mazziotta (Hrg.), *Brain Mapping* (2. Edition, S. 363–385). Amsterdam; Boston: Academic Press.
- Friston, K., & Kiebel, S. (2009). Cortical circuits for perceptual inference. *Neural Networks*, 22(8), 1093–1104. <http://doi.org/10.1016/j.neunet.2009.07.023>
- Fritz, J. B., Elhilali, M., David, S. V, & Shamma, S. A. (2007). Auditory attention — Focusing the searchlight on sound. *Current Opinion in Neurobiology*, 17(4), 437–455. <http://doi.org/10.1016/j.conb.2007.07.011>
- Frodl-Bauch, T., Kathmann, N., Möller, H.-J., & Hegerl, U. (1997). Dipole Localization and Test-Retest Reliability of Frequency and Duration Mismatch Negativity Generator Processes. *Brain Topography*, 10(1), 3–8.

<http://doi.org/10.1023/A:1022214905452>

- Fuchs, M., Kastner, J., Wagner, M., Hawes, S., & Ebersole, J. S. (2002). A standardized boundary element method volume conductor model. *Clinical Neurophysiology*, *113*(5), 702–712. [http://doi.org/10.1016/S1388-2457\(02\)00030-5](http://doi.org/10.1016/S1388-2457(02)00030-5)
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain*, (119), 593–609.
- Gallinat, J., & Hegerl, U. (1994). Dipole Source Analysis TT - Dipolquellenanalyse. *Pharmacopsychiatry*, *27*(2), 52–53. <http://doi.org/10.1055/s-2007-1014275>
- Garrido, M. I., Kilner, J. M., Stephan, K. E., & Friston, K. J. (2009). The mismatch negativity: A review of underlying mechanisms. *Clinical Neurophysiology: Official Journal of the International Federation of Clinical Neurophysiology*, *120*(3), 453–463. <http://doi.org/10.1016/j.clinph.2008.11.029>
- Giard, M.-H., Perrin, F., Pernier, J., & Bouchet, P. (1990). Brain generators implicated in the processing of auditory stimulus deviance: A topographic event-related potential study. *Psychophysiology*, *27*(6), 627–640.
<http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1990.tb03184.x>
- Giard, M. H., Perrin, F., Echallier, J. F., Thévenet, M., Froment, J. C., & Pernier, J. (1994). Dissociation of temporal and frontal components in the human auditory N1 wave: A scalp current density and dipole model analysis. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Evoked Potentials Section*, *92*(3), 238–252. [http://doi.org/10.1016/0168-5597\(94\)90067-1](http://doi.org/10.1016/0168-5597(94)90067-1)
- Giard, M. H., Perrin, F., & Pernier, J. (1991). Scalp Topographies Dissociate Attentional ERP Components during Auditory Information Processing. *Acta Oto-Laryngologica*, *111*(sup491), 168–175.
<http://doi.org/10.3109/00016489109136795>
- Gillihan, S. J., & Farah, M. J. (2005). Is self special? A critical review of evidence from experimental psychology and cognitive neuroscience. *Psychological Bulletin*, *131*(1), 76–97. <http://doi.org/10.1037/0033-2909.131.1.76>
- Godey, B., Schwartz, D., de Graaf, J. ., Chauvel, P., & Liégeois-Chauvel, C. (2001). Neuromagnetic source localization of auditory evoked fields and intracerebral

- evoked potentials: a comparison of data in the same patients. *Clinical Neurophysiology*, *112*(10), 1850–1859. [http://doi.org/10.1016/S1388-2457\(01\)00636-8](http://doi.org/10.1016/S1388-2457(01)00636-8)
- Goldman, R. I., Wei, C.-Y., Philiastides, M. G., Gerson, A. D., Friedman, D., Brown, T. R., & Sajda, P. (2009). Single-trial discrimination for integrating simultaneous EEG and fMRI: identifying cortical areas contributing to trial-to-trial variability in the auditory oddball task. *NeuroImage*, *47*(1), 136–147. <http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.03.062>
- Grau, C., Fuentemilla, L., & Marco-Pallarés, J. (2007). Functional neural dynamics underlying auditory event-related N1 and N1 suppression response. *NeuroImage*, *36*(3), 522–31. <http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.03.027>
- Graux, J., Gomot, M., Roux, S., Bonnet-Brilhault, F., & Bruneau, N. (2015). Is my voice just a familiar voice? An electrophysiological study. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *10*(1), 101–105. <http://doi.org/10.1093/scan/nsu031>
- Graux, J., Gomot, M., Roux, S., Bonnet-Brilhault, F., Camus, V., & Bruneau, N. (2013). My voice or yours? An electrophysiological study. *Brain Topography*, *26*(1), 72–82. <http://doi.org/10.1007/s10548-012-0233-2>
- Griffiths, T. D., & Warren, J. D. (2002). The planum temporale as a computational hub. *Trends in Neurosciences*, *25*(7), 348–353. [http://doi.org/10.1016/S0166-2236\(02\)02191-4](http://doi.org/10.1016/S0166-2236(02)02191-4)
- Grill-Spector, K., Kourtzi, Z., & Kanwisher, N. (2001). The lateral occipital complex and its role in object recognition. *Vision Research*, *41*(10–11), 1409–1422. [http://doi.org/10.1016/S0042-6989\(01\)00073-6](http://doi.org/10.1016/S0042-6989(01)00073-6)
- Grill-Spector, K., Kushnir, T., Edelman, S., Avidan, G., Itzhak, Y., & Malach, R. (1999). Differential Processing of Objects under Various Viewing Conditions in the Human Lateral Occipital Complex. *Neuron*, *24*(1), 187–203. [http://doi.org/10.1016/S0896-6273\(00\)80832-6](http://doi.org/10.1016/S0896-6273(00)80832-6)
- Grimm, S., & Escera, C. (2012). Auditory deviance detection revisited: evidence for a hierarchical novelty system. *International Journal of Psychophysiology: Official Journal of the International Organization of Psychophysiology*, *85*(1), 88–92.

<http://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2011.05.012>

Groppe, D. M., Urbach, T. P., & Kutas, M. (2011a). Mass univariate analysis of event-related brain potentials/fields I: A critical tutorial review.

Psychophysiology, *48*(12), 1711–25. <http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2011.01273.x>

Groppe, D. M., Urbach, T. P., & Kutas, M. (2011b). Mass univariate analysis of event-related brain potentials/fields II: Simulation studies. *Psychophysiology*, *48*(12), 1726–37. <http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2011.01272.x>

Gurtubay, I. G., Alegre, M., Labarga, A., Malanda, A., & Artieda, J. (2004). Gamma band responses to target and non-target auditory stimuli in humans.

Neuroscience Letters, *367*(1), 6–9.

<http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.neulet.2004.05.104>

Gurtubay, I. G., Alegre, M., Labarga, A., Malanda, A., Iriarte, J., & Artieda, J. (2001). Gamma band activity in an auditory oddball paradigm studied with the wavelet transform. *Clinical Neurophysiology*, *112*(7), 1219–1228.

[http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S1388-2457\(01\)00557-0](http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S1388-2457(01)00557-0)

Haalman, I., & Vaadia, E. (1997). Dynamics of neuronal interactions: Relation to behavior, firing rates, and distance between neurons. *Human Brain Mapping*, *5*(4), 249–253. [http://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0193\(1997\)5:4<249::AID-HBM8>3.0.CO;2-3](http://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0193(1997)5:4<249::AID-HBM8>3.0.CO;2-3)

Halgren, E., Squires, N. K., Wilson, C. L., Rohrbaugh, J. W., Babb, T. L., & Crandall, P. H. (1980). Endogenous potentials generated in the human hippocampal formation and amygdala by infrequent events. *Science*, *210*(4471), 803 LP-805.

Hauk, O., Shtyrov, Y., & Pulvermüller, F. (2006). The sound of actions as reflected by mismatch negativity: rapid activation of cortical sensory-motor networks by sounds associated with finger and tongue movements. *European Journal of Neuroscience*, *23*(3), 811–821. <http://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2006.04586.x>

Herbert, C., Blume, C., & Northoff, G. (2015). Can we distinguish an “I” and “ME” during listening? - An event-related EEG study on the processing of first and

- second person personal and possessive pronouns. *Self and Identity*, 1–19.
<http://doi.org/10.1080/15298868.2015.1085893>
- Herbert, C., Herbert, B. M., Ethofer, T., & Pauli, P. (2011). His or mine? The time course of self-other discrimination in emotion processing. *Social Neuroscience*, 6(3), 277–288. <http://doi.org/10.1080/17470919.2010.52354>
- Herrmann, C. S., & Knight, R. T. (2001). Mechanisms of human attention: event-related potentials and oscillations. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 25(6), 465–476. [http://doi.org/10.1016/S0149-7634\(01\)00027-6](http://doi.org/10.1016/S0149-7634(01)00027-6)
- Hillyard, S. A., Hink, R. F., Schwent, V. L., & Picton, T. W. (1973). Electrical signs of selective attention in the human brain. *Science*, 182(4108), 177–180.
<http://doi.org/10.1126/science.182.4108.177>
- Hodges, P. W. (2003). Motor control. In G. S. Kolb & L. Snyder-Mackler (Hrg.), *Practical Therapies in Sport and Exercise*. Philadelphia: Elsevier.
- Holeckova, I., Fischer, C., Giard, M.-H., Delpuech, C., & Morlet, D. (2006). Brain responses to a subject's own name uttered by a familiar voice. *Brain Research*, 1082(1), 142–152. <http://doi.org/10.1016/j.brainres.2006.01.089>
- Holmes, C. J., Hoge, R., Collins, L., Woods, R., Toga, A. W., & Evans, A. C. (1998). Enhancement of MR images using registration for signal averaging. *Journal of Computer Assisted Tomography*, 22(2), 324–333.
<http://doi.org/10.1097/00004728-199803000-00032>
- Humphries, C., Liebenthal, E., & Binder, J. R. (2010). Tonotopic organization of human auditory cortex. *NeuroImage*, 50(3), 1202–1211.
<http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.01.046>
- Ille, N., Berg, P., & Scherg, M. (2002). Artifact correction of the ongoing EEG using spatial filters based on artifact and brain signal topographies. *Journal of Clinical Neurophysiology*, 19(2), 113–124.
- Itti, L., & Koch, C. (2001). Computational modelling of visual attention. *Nature Reviews Neuroscience*, 2(3), 194–203.
- Jääskeläinen, I. P., Ahveninen, J., Bonmassar, G., Dale, A. M., Ilmoniemi, R. J., Levänen, S., ... Belliveau, J. W. (2004). Human posterior auditory cortex gates

- novel sounds to consciousness. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *101*(17), 6809–6814.
<http://doi.org/10.1073/pnas.0303760101>
- James, W. (1950). *The Principles of Psychology. The works*. Dover: Mineola.
[Original Edition, 1890].
- Johnson, A., & Proctor, R. W. (2004). *Attention - Theory and Practice*. Thousand Oaks, London, New Delhi: SAGE Publications.
- Johnson, R. J. (1986). A triarchic model of P300 amplitude. *Psychophysiology*, *23*, 367–384.
- Joos, K., Gilles, A., Van de Heyning, P., De Ridder, D., & Vanneste, S. (2014). From sensation to percept: The neural signature of auditory event-related potentials. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *42*, 148–156.
<http://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2014.02.009>
- Jurcak, V., Okamoto, M., Singh, A., & Dan, I. (2005). Virtual 10–20 measurement on MR images for inter-modal linking of transcranial and tomographic neuroimaging methods. *NeuroImage*, *26*(4), 1184–1192.
<http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.03.021>
- Jurcak, V., Tsuzuki, D., & Dan, I. (2007). 10/20, 10/10, and 10/5 systems revisited: Their validity as relative head-surface-based positioning systems. *NeuroImage*, *34*(4), 1600–1611. <http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.09.024>
- Justen, C., & Herbert, C. (2018). The spatio-temporal dynamics of deviance and target detection in the passive and active auditory oddball paradigm: a sLORETA study. *BMC Neuroscience*, *19*, 25. <http://doi.org/10.1186/s12868-018-0422-3>
- Justen, C., & Herbert, C. (2016). Snap your fingers! An ERP/sLORETA study investigating implicit processing of self- vs. other-related movement sounds using the passive oddball paradigm. *Frontiers in Human Neuroscience*, *10*, 465.
<http://doi.org/10.3389/fnhum.2016.00465>
- Justen, C., Herbert, C., Werner, K., & Raab, M. (2014). Self vs. other: Neural correlates underlying agent identification based on unimodal auditory

- information as revealed by electrotopography (sLORETA). *Neuroscience*, *259*, 25–34. <http://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2013.11.042>
- Kaplan, J. T., Aziz-Zadeh, L., Uddin, L. Q., & Iacoboni, M. (2008). The self across the senses: An fMRI study of self-face and self-voice recognition. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *3*(3), 218–223. <http://doi.org/10.1093/scan/nsn014>
- Kappenman, E. S., & Luck, S. J. (2011). ERP components: The Ups and downs of brainwave recordings. In E. S. Kappenman & S. J. Luck (Hrg.), *The Oxford Handbook of Event-Related Potentials* (S. 3–30). Oxford: Oxford University Press.
- Kaya, E. M., & Elhilali, M. (2017). Modelling auditory attention. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *372*(1714), 1–10.
- Kayser, C., Petkov, C. I., Lippert, M., & Logothetis, N. K. (2005). Mechanisms for allocating auditory attention: An auditory saliency map. *Current Biology*, *15*(21), 1943–1947. <http://doi.org/10.1016/j.cub.2005.09.040>
- Kennan, R. P., Horowitz, S. G., Maki, A., Yamashita, Y., Koizumi, H., & Gore, J. C. (2002). Simultaneous recording of event-related auditory oddball response using transcranial near infrared optical topography and surface EEG. *NeuroImage*, *16*(3, Part A), 587–592. <http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1006/nimg.2002.1060>
- Kiehl, K. A., Laurens, K. R., Duty, T. L., Forster, B. B., & Liddle, P. F. (2001). Neural sources involved in auditory target detection and novelty processing: An event-related fMRI study. *Psychophysiology*, *38*(1), 133–142. <http://doi.org/10.1111/1469-8986.3810133>
- Kim, H. (2014). Involvement of the dorsal and ventral attention networks in oddball stimulus processing: A meta-analysis. *Human Brain Mapping*, *35*(5), 2265–2284. <http://doi.org/10.1002/hbm.22326>
- Koch, C., & Ullman, S. (1987). Shifts in selective visual attention: Towards the underlying neural circuitry. In L. M. Vaina (Hrg.), *Matters of Intelligence: Conceptual Structures in Cognitive Neuroscience* (S. 115–141). Dordrecht: Springer Netherlands. http://doi.org/10.1007/978-94-009-3833-5_5
- Koelsch, S. (2012). *Brain and Music* (1. Edition). Chichester, West Sussex; Hoboken,

- NJ: Wiley-Blackwell: John Wiley & Sons, Inc.
- Kohler, E., Keysers, C., Umiltà, M. A., Fogassi, L., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (2002). Hearing sounds, understanding actions: Action representation in mirror neurons. *Science*, *297*(5582), 846–8. <http://doi.org/10.1126/science.1070311>
- Kok, A. (2001). On the utility of P3 amplitude as a measure of processing capacity. *Psychophysiology*, *38*(3), 557–577. <http://doi.org/10.1017/S0048577201990559>
- Kotchoubey, B. (2006). Event-related potentials, cognition, and behavior: A biological approach. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *30*(1), 42–65. <http://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2005.04.002>
- Kraus, N., & Nicol, T. (2009). Auditory Evoked Potentials. In M. D. Binder, N. Hirokawa, & U. Windhorst (Hrg.), *Encyclopedia of Neuroscience* (S. 214–218). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. http://doi.org/10.1007/978-3-540-29678-2_433
- Kucyi, A., Hodaie, M., & Davis, K. D. (2012). Lateralization in intrinsic functional connectivity of the temporoparietal junction with salience- and attention-related brain networks. *Journal of Neurophysiology*, *108*(12), 3382–3392. <http://doi.org/10.1152/jn.00674.2012>
- Lage-Castellanos, A., Martínez-Montes, E., Hernández-Cabrera, J. A., & Galán, L. (2010). False discovery rate and permutation test: An evaluation in ERP data analysis. *Statistics in Medicine*, *29*(1), 63–74. <http://doi.org/10.1002/sim.3784>
- Laird, A., Eickhoff, S., Kurth, F., Fox, P., Uecker, A., Turner, J., ... Fox, P. (2009). ALE meta-analysis workflows via the BrainMap database: Progress towards a probabilistic functional brain atlas. *Frontiers in Neuroinformatics*.
- Laird, A. R., Fox, P. M., Price, C. J., Glahn, D. C., Uecker, A. M., Lancaster, J. L., ... Fox, P. T. (2005). ALE meta-analysis: Controlling the false discovery rate and performing statistical contrasts. *Human Brain Mapping*, *25*(1), 155–164. <http://doi.org/10.1002/hbm.20136>
- Lancaster, J. L., Woldorff, M. G., Parsons, L. M., Liotti, M., Freitas, C. S., Rainey, L., ... Fox, P. T. (2000). Automated Talairach Atlas labels for functional brain mapping. *Human Brain Mapping*, *10*(3), 120–131. <http://doi.org/10.1002/1097->

0193(200007)10:3<120::AID-HBM30>3.0.CO;2-8

- Laureys, S. (2005). *The Boundaries of Consciousness: Neurobiology and Neuropathology* (1. Edition). Amsterdam; Boston: Elsevier.
- Le, T. H., Pardo, J. V., & Hu, X. (1998). 4 T-fMRI study of nonspatial shifting of selective attention: Cerebellar and parietal contributions. *Journal of Neurophysiology*, *79*(3), 1535–1548.
- Lee, T.-W., Yu, Y. W.-Y., Wu, H.-C., & Chen, T.-J. (2011). Do resting brain dynamics predict oddball evoked-potential? *BMC Neuroscience*, *12*(1), 1–10.
<http://doi.org/10.1186/1471-2202-12-121>
- Legrand, D., & Ruby, P. (2009). What is self-specific? Theoretical investigation and critical review of neuroimaging results. *Psychological Review*, *116*(1), 252–282.
<http://doi.org/10.1037/a0014172>
- Levänen, S., Hari, R., McEvoy, L., & Sams, M. (1993). Responses of the human auditory cortex to changes in one versus two stimulus features. *Experimental Brain Research*, *97*(1), 177–183. <http://doi.org/10.1007/BF00228828>
- Liebenthal, E., Ellingson, M. L., Spanaki, M. V, Prieto, T. E., Ropella, K. M., & Binder, J. R. (2003). Simultaneous ERP and fMRI of the auditory cortex in a passive oddball paradigm. *NeuroImage*, *19*(4), 1395–1404.
[http://doi.org/10.1016/S1053-8119\(03\)00228-3](http://doi.org/10.1016/S1053-8119(03)00228-3)
- Linden, D. E. J. (2005). The P300: Where in the brain is it produced and what does it tell us? *The Neuroscientist*, *11*(6), 563–576.
<http://doi.org/10.1177/1073858405280524>
- Lou, H. C., Luber, B., Crupain, M., Keenan, J. P., Nowak, M., Kjaer, T. W., ... Lisanby, S. H. (2004). Parietal cortex and representation of the mental Self. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *101*(17), 6827–6832.
<http://doi.org/10.1073/pnas.0400049101>
- Luck, S. J. (2005). *An Introduction to the Event-related Potential Technique*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- Luck, S. J., & Hillyard, S. A. (1994). Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search. *Psychophysiology*, *31*(3), 291–308.

<http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1994.tb02218.x>

MacPherson, A. C., Collins, D., & Obhi, S. S. (2009). The importance of temporal structure and rhythm for the optimum performance of motor skills: A new focus for practitioners of sport psychology. *Journal of Applied Sport Psychology*, *21*(Sup1), 48–61. <http://doi.org/10.1080/10413200802595930>

Macuga, K. L., & Frey, S. H. (2011). Selective responses in right inferior frontal and supramarginal gyri differentiate between observed movements of oneself vs. another. *Neuropsychologia*, *49*(5), 1202–1207.

<http://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.01.005>

Manly, B. F. J. (1997). *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology Texts in Statistical Science* (2. Edition). London: Chapman & Hall/CRC.

Maris, E., & Oostenveld, R. (2007). Nonparametric statistical testing of EEG- and MEG-data. *Journal of Neuroscience Methods*, *164*(1), 177–90.

<http://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2007.03.024>

Mass Univariate ERP Toolbox. (2011). [Software]. Aufgerufen von

http://www.openwetware.org/wiki/Mass_Univariate_ERP_Toolbox

May, P. J. C., & Tiitinen, H. (2010). Mismatch negativity (MMN), the deviance-elicited auditory deflection, explained. *Psychophysiology*, *47*(1), 66–122.

<http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2009.00856.x>

Mazziotta, J., Toga, A., Evans, A., Fox, P., Lancaster, J., Zilles, K., ... Mazoyer, B. (2001). A probabilistic atlas and reference system for the human brain:

International Consortium for Brain Mapping (ICBM). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *356*(1412), 1293–322. <http://doi.org/10.1098/rstb.2001.0915>

McCarthy, G., Wood, C. C., Williamson, P. D., & Spencer, D. D. (1989). Task-dependent field potentials in human hippocampal formation. *The Journal of Neuroscience*, *9*(12), 4253 LP-4268.

McDonald, J. J., Störmer, V. S., Martinez, A., Feng, W., & Hillyard, S. A. (2013). Salient sounds activate human visual cortex automatically. *The Journal of*

- Neuroscience*, 33(21), 9194–9201.
- McEvoy, L., Hari, R., Imada, T., & Sams, M. (1993). Human auditory cortical mechanisms of sound lateralization: II. Interaural time differences at sound onset. *Hearing Research*, 67(1), 98–109. [http://doi.org/10.1016/0378-5955\(93\)90237-U](http://doi.org/10.1016/0378-5955(93)90237-U)
- Menon, V., & Uddin, L. Q. (2010). Saliency, switching, attention and control: A network model of insula function. *Brain Structure & Function*, 214(5–6), 655–67. <http://doi.org/10.1007/s00429-010-0262-0>
- Michel, C. M., Koenig, T., Brandeis, D., Gianotti, L. R. R., & Wackermann, J. (2009). *Electrical Neuroimaging*. Oxford: Cambridge University Press.
- Michel, C. M., & Murray, M. M. (2012). Towards the utilization of EEG as a brain imaging tool. *NeuroImage*, 61(2), 371–385. <http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.12.039>
- Millisecond Software. (2010). Inquisit (Version 4). [Software]. Aufgerufen von <http://www.millisecond.com/download/>
- Miyakoshi, M., Nomura, M., & Ohira, H. (2007). An ERP study on self-relevant object recognition. *Brain and Cognition*, 63(2), 182–9. <http://doi.org/10.1016/j.bandc.2006.12.001>
- Mobascher, A., Brinkmeyer, J., Warbrick, T., Musso, F., Wittsack, H. J., Stoermer, R., ... Winterer, G. (2009). Fluctuations in electrodermal activity reveal variations in single trial brain responses to painful laser stimuli — A fMRI/EEG study. *NeuroImage*, 44(3), 1081–1092. <http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.09.004>
- Mulert, C., Jäger, L., Schmitt, R., Bussfeld, P., Pogarell, O., Möller, H.-J., ... Hegerl, U. (2004). Integration of fMRI and simultaneous EEG: Towards a comprehensive understanding of localization and time-course of brain activity in target detection. *NeuroImage*, 22(1), 83–94. <http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2003.10.051>
- Mulert, C., Pogarell, O., Juckel, G., Rujescu, D., Giegling, I., Rupp, D., ... Hegerl, U. (2004). The neural basis of the P300 potential. *European Archives of Psychiatry and Clinical Neuroscience*, 254(3), 190–198. <http://doi.org/10.1007/s00406-004->

0469-2

- Müller, B. W., Achenbach, C., Oades, R. D., Bender, S., & Schall, U. (2002). Modulation of mismatch negativity by stimulus deviance and modality of attention. *NeuroReport*, *13*(10).
- Müller, B. W., Stude, P., Nebel, K., Wiese, H., Ladd, M. E., Forsting, M., & Jueptner, M. (2003). Sparse imaging of the auditory oddball task with functional MRI. *Neuroreport*, *14*(12), 1597–1601.
<http://doi.org/10.1097/01.wnr.0000086094.47480.7b>
- Murgia, M., Hohmann, T., Galmonte, A., Raab, M., & Agostini, T. (2012). Recognising one's own motor actions through sound: The role of temporal factors. *Perception*, *41*(8), 976–987. <http://doi.org/10.1068/p7227>
- Murray, S. O., & Wojciulik, E. (2004). Attention increases neural selectivity in the human lateral occipital complex. *Nature Neuroscience*, *7*(1), 70–74.
<http://doi.org/10.1038/nn1161>
- Näätänen, R. (1990). The role of attention in auditory information processing as revealed by event-related potentials and other brain measures of cognitive function. *Behavioral and Brain Sciences*, *13*(2), 201–233.
<http://doi.org/10.1017/S0140525X00078407>
- Näätänen, R. (1992). *Attention and Brain Function*. Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Inc.
- Näätänen, R., Gaillard, A. W. K., & Mäntysalo, S. (1978). Early selective-attention effect on evoked potential reinterpreted. *Acta Psychologica*, *42*(4), 313–329.
[http://doi.org/10.1016/0001-6918\(78\)90006-9](http://doi.org/10.1016/0001-6918(78)90006-9)
- Näätänen, R., Jacobsen, T., & Winkler, I. (2005). Memory-based or afferent processes in mismatch negativity (MMN): A review of the evidence. *Psychophysiology*, *42*(1), 25–32. <http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2005.00256.x>
- Näätänen, R., & Kreegipuu, K. (2011). The Mismatch Negativity (MMN). In E. S. Kappenman & S. . Luck (Hrg.), *The Oxford Handbook of Event-Related Potential Components* (S. 143–158). Oxford: Oxford University Press.
<http://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780195374148.013.0081>

- Näätänen, R., Paavilainen, P., Rinne, T., & Alho, K. (2007). The mismatch negativity (MMN) in basic research of central auditory processing: A review. *Clinical Neurophysiology*, *118*(12), 2544–2590.
<http://doi.org/10.1016/j.clinph.2007.04.026>
- Näätänen, R., & Picton, T. (1987). The N1 wave of the human electric and magnetic response to sound: A review and an analysis of the component structure. *Psychophysiology*, *24*(4), 375–425. <http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1987.tb00311.x>
- Näätänen, R., Sams, M., Alho, K., Paavilainen, P., Reinikainen, K., & Sokolov, E. N. (1988). Frequency and location specificity of the human vertex N1 wave. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *69*(6), 523–531.
[http://doi.org/10.1016/0013-4694\(88\)90164-2](http://doi.org/10.1016/0013-4694(88)90164-2)
- Nakamura, K., Kawashima, R., Sugiura, M., Kato, T., Nakamura, A., Hatano, K., ... Kojima, S. (2001). Neural substrates for recognition of familiar voices: A PET study. *Neuropsychologia*, *39*(10), 1047–1054. [http://doi.org/10.1016/S0028-3932\(01\)00037-9](http://doi.org/10.1016/S0028-3932(01)00037-9)
- Nelson, D. A., & Lassman, F. M. (1968). Effects of intersignal interval on the human auditory evoked response. *The Journal of the Acoustical Society of America*, *44*(6), 1529. <http://doi.org/10.1121/1.1911292>
- Nichols, T. E., & Holmes, A. P. (2002). Nonparametric permutation tests for functional neuroimaging: a primer with examples. *Human Brain Mapping*, *15*(1), 1–25.
- Northoff, G., & Bermpohl, F. (2004). Cortical midline structures and the self. *Trends in Cognitive Sciences*, *8*(3), 102–107. <http://doi.org/10.1016/j.tics.2004.01.004>
- Northoff, G., Heinzl, A., Greck, M., Bermpohl, F., Dobrowolny, H., & Panksepp, J. (2006). Self-referential processing in our brain: A meta-analysis of imaging studies on the self. *NeuroImage*, *31*(1), 440–457.
<http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.12.002>
- Novak, G. P., Ritter, W., Vaughan, H. G., & Wiznitzer, M. L. (1990). Differentiation of negative event-related potentials in an auditory discrimination task.

- Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 75(4), 255–275.
[http://doi.org/10.1016/0013-4694\(90\)90105-S](http://doi.org/10.1016/0013-4694(90)90105-S)
- Olbrich, S., Mulert, C., Karch, S., Trenner, M., Leicht, G., Pogarell, O., & Hegerl, U. (2009). EEG-vigilance and BOLD effect during simultaneous EEG/fMRI measurement. *NeuroImage*, 45(2), 319–332.
<http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.11.014>
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9(1), 97–113. [http://doi.org/10.1016/0028-3932\(71\)90067-4](http://doi.org/10.1016/0028-3932(71)90067-4)
- Oostenveld, R., & Praamstra, P. (2001). The five percent electrode system for high-resolution EEG and ERP measurements. *Clinical Neurophysiology*, 112(4), 713–719. [http://doi.org/10.1016/S1388-2457\(00\)00527-7](http://doi.org/10.1016/S1388-2457(00)00527-7)
- Opitz, B., Mecklinger, A., von Cramon, D. Y., & Kruggel, F. (1999). Combining electrophysiological and hemodynamic measures of the auditory oddball. *Psychophysiology*, 36(1), 142–147. <http://doi.org/10.1017/S0048577299980848>
- Opitz, B., Rinne, T., Mecklinger, A., von Cramon, D. Y., & Schröger, E. (2002). Differential Contribution of Frontal and Temporal Cortices to Auditory Change Detection: fMRI and ERP Results. *NeuroImage*, 15(1), 167–174.
<http://doi.org/10.1006/nimg.2001.0970>
- Palaniyappan, L., & Liddle, P. F. (2012). Does the salience network play a cardinal role in psychosis? An emerging hypothesis of insular dysfunction. *Journal of Psychiatry & Neuroscience*, 37(1), 17–27. <http://doi.org/10.1503/jpn.100176>
- Pascual-Marqui, R. D. (1999). Review of methods for solving the EEG inverse problem. *International Journal of Bioelectromagnetism*, 1(1), 75–86.
<http://doi.org/10.1186/1743-0003-5-25>
- Pascual-Marqui, R. D. (2002). Standardized low resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA): Technical details. *Methods & Findings in Experimental & Clinical Pharmacology*, 24(Suppl. D), 5–12.
- Pascual-Marqui, R. D. (2007). Discrete, 3D distributed, linear imaging methods of electric neuronal activity. Part 1: exact, zero error localization. *arXiv:0710.3341*

- [*Math-Ph*]. <http://doi.org/http://arxiv.org/abs/0710.3341>
- Pascual-Marqui, R.D. (2008). standardized low-resolution electromagnetic tomography (sLORETA) [Software]. Aufgerufen von <http://www.uzh.ch/keyinst/loreta.htm>
- Pascual-Marqui, R. D., Michel, C. M., & Lehmann, D. (1994). Low resolution electromagnetic tomography: A new method for localizing electrical activity in the brain. *International Journal of Psychophysiology*, *18*(1), 49–65.
[http://doi.org/10.1016/0167-8760\(84\)90014-X](http://doi.org/10.1016/0167-8760(84)90014-X)
- Patel, S. H., & Azzam, P. N. (2005). Characterization of N200 and P300: Selected Studies of the Event-Related Potential. *International Journal of Medical Sciences*, *(2*(4)), 147–154. <http://doi.org/10.7150/ijms.2.147>
- Pereira, D. R., Cardoso, S., Ferreira-Santos, F., Fernandes, C., Cunha-Reis, C., Paiva, T. O., ... Marques-Teixeira, J. (2014). Effects of inter-stimulus interval (ISI) duration on the N1 and P2 components of the auditory event-related potential. *International Journal of Psychophysiology: Official Journal of the International Organization of Psychophysiology*, *94*(3), 311–8.
<http://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2014.09.012>
- Picton, T. W. (1992). The P300 wave of the human event-related potential. *Journal of Clinical Neurophysiology*, *9*(4), 456–479.
- Picton, T. W. (2011). *Human Auditory Evoked Potentials*. San Diego, CA, USA: Plural Publishing.
- Pizzagalli, D., Pascual-Marqui, R. D., Nitschke, J. B., Oakes, T. R., Larson, C. L., Abercrombie, H. C., ... Davidson, R. J. (2001). Anterior cingulate activity as a predictor of degree of treatment response in major depression: Evidence from brain electrical tomography analysis. *The American Journal of Psychiatry*, *158*(3), 405–415. <http://doi.org/10.1176/appi.ajp.158.3.405>
- Pizzamiglio, L., Aprile, T., Spitoni, G., Pitzalis, S., Bates, E., D'Amico, S., & Di Russo, F. (2005). Separate neural systems for processing action- or non-action-related sounds. *NeuroImage*, *24*(3), 852–61.
<http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.09.025>

- Polich, J. (2007). Updating P300: An integrative theory of P3a and P3b. *Clinical Neurophysiology: Official Journal of the International Federation of Clinical Neurophysiology*, *118*(10), 2128–2148. <http://doi.org/10.1016/j.clinph.2007.04.019>
- Polich, J., & Kok, A. (1995). Cognitive and biological determinants of P300: An integrative review. *Biological Psychology*, *41*(2), 103–146. [http://doi.org/10.1016/0301-0511\(95\)05130-9](http://doi.org/10.1016/0301-0511(95)05130-9)
- Power, J. D., Cohen, A. L., Nelson, S. M., Wig, G. S., Barnes, K. A., Church, J. A., ... Petersen, S. E. (2011). Functional network organization of the human brain. *Neuron*, *72*(4), 665–678. <http://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.09.006>
- Qin, P., Liu, Y., Shi, J., Wang, Y., Duncan, N., Gong, Q., ... Northoff, G. (2012). Dissociation between anterior and posterior cortical regions during self-specificity and familiarity: A combined fMRI–meta-analytic study. *Human Brain Mapping*, *33*(1), 154–64. <http://doi.org/10.1002/hbm.21201>
- Qin, P., & Northoff, G. (2011). How is our self related to midline regions and the default-mode network? *NeuroImage*, *57*(3), 1221–1233. <http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.05.028>
- Read, H. L., Winer, J. A., & Schreiner, C. E. (2002). Functional architecture of auditory cortex. *Current Opinion in Neurobiology*, *12*(4), 433–440. [http://doi.org/10.1016/S0959-4388\(02\)00342-2](http://doi.org/10.1016/S0959-4388(02)00342-2)
- Ritter, W., Ford, J., Gaillard, A. K. W., Harter, M. R., Kutas, M., Näätänen, R., ... Rohrbaugh, J. (1984). Cognition and Event-Related Potentials: The Relationship of Negative Potentials and Cognitive Processes. In R. Karrer, J. Cohen, & P. Tueting (Hrg.), *Brain and Information: Event-Related Potentials (Annals of the New York Academy of Sciences)* (S. 24–38). New York: New York Academy of Sciences.
- Ritter, W., Simson, R., Vaughan, H. G., & Friedman, D. (1979). A brain event related to the making of a sensory discrimination. *Science*, *203*(4387), 1358–1361. <http://doi.org/10.1126/science.424760>
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (2004). The mirror neuron system. *Annual Review of Neuroscience*, *27*(1), 169–192.

- <http://doi.org/10.1146/annurev.neuro.27.070203.144230>
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Brain Research.*, *3*(2), 131–141.
- Rosburg, T., Boutros, N. N., & Ford, J. M. (2008). Reduced auditory evoked potential component N100 in schizophrenia — A critical review. *Psychiatry Research*, *161*(3), 259–274. <http://doi.org/10.1016/j.psychres.2008.03.017>
- Roye, A., Schröger, E., Jacobsen, T., & Gruber, T. (2010). Is my mobile ringing? Evidence for rapid processing of a personally significant sound in humans. *Journal of Neuroscience*, *30*(21), 7310–7313. <http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1113-10.2010>
- Sams, M., Paavilainen, P., Alho, K., & Näätänen, R. (1985). Auditory frequency discrimination and event-related potentials. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Evoked Potentials Section*, *62*(6), 437–448. [http://doi.org/10.1016/0168-5597\(85\)90054-1](http://doi.org/10.1016/0168-5597(85)90054-1)
- Scherg, M., & Berg, P. (1991). Use of prior knowledge in brain electromagnetic source analysis. *Brain Topography*, *4*(2), 143–150. <http://doi.org/10.1007/BF01132771>
- Schneider, W., & Shiffrin, R. M. (1977). Controlled and automatic human information processing: 1. Detection, search, and attention. *Psychological Review*, *84*, 1–66.
- Schröger, E. (1996). A neural mechanism for involuntary attention shifts to changes in auditory stimulation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *8*(6), 527–539. <http://doi.org/10.1162/jocn.1996.8.6.527>
- Schröger, E. (1997). On the detection of auditory deviations: A pre-attentive activation model. *Psychophysiology*, *34*(3), 245–257. <http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1997.tb02395.x>
- Seeley, W. W., Menon, V., Schatzberg, A. F., Keller, J., Glover, G. H., Kenna, H., ... Greicius, M. D. (2007). Dissociable intrinsic connectivity networks for salience processing and executive control. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *27*(9), 2349–2356. <http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5587-06.2007>

- Silva, L., Amitai, Y., & Connors, B. (1991). Intrinsic oscillations of neocortex generated by layer 5 pyramidal neurons. *Science*, *251*(10), 433–435.
<http://doi.org/10.1126/science.1824881>
- Singh-Curry, V., & Husain, M. (2009). The functional role of the inferior parietal lobe in the dorsal and ventral stream dichotomy. *Neuropsychologia*, *47*(6), 1434–1448.
<http://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.11.033>
- Sokolov, E. N. (1963). Higher nervous functions: The orienting reflex. *Annual Review of Physiology*, *25*, 545–580. <http://doi.org/10.1146/annurev.ph.25.030163.002553>
- Sokolov, E. N. (1975). The neuronal mechanisms of the orienting reflex. In E. N. Sokolov & O. S. Vinogradova (Hrg.), *Neuronal Mechanisms of the Orienting Reflex* (S. 217–235). Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- Squires, N. K., Squires, K. C., & Hillyard, S. A. (1975). Two varieties of long-latency positive waves evoked by unpredictable auditory stimuli in man. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *38*(4), 387–401.
[http://doi.org/10.1016/0013-4694\(75\)90263-1](http://doi.org/10.1016/0013-4694(75)90263-1)
- Sui, J., Zhu, Y., & Han, S. (2006). Self-face recognition in attended and unattended conditions: an event-related brain potential study. *NeuroReport*, *17*(4), 423–427.
<http://doi.org/10.1097/01.wnr.0000203357.65190.61>
- Sur, S., & Sinha, V. K. (2009). Event-related potential: An overview. *Industrial Psychiatry Journal*, *18*(1), 70–73. <http://doi.org/10.4103/0972-6748.57865>
- Sutton, S., Braren, M., Zubin, J., John, E. R. R., Braten, M., Zubin, J., & John, E. R. R. (1965). Evoked-potential correlates of stimulus uncertainty. *Science*, *150*(3700), 1187–1188. <http://doi.org/10.1126/science.150.3700.1187>
- Swartz Center for Computational Neuroscience (2014). EEGLAB. (Version: 13.4.4b). [Software]. Aufgerufen von <https://sccn.ucsd.edu/eeglab/download.php>
- Tacikowski, P., Cygan, H. B., & Nowicka, A. (2014). Neural correlates of own and close-other's name recognition: ERP evidence. *Frontiers in Human Neuroscience*. <http://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00194>
- Tacikowski, P., & Nowicka, A. (2010). Allocation of attention to self-name and self-face: An ERP study. *Biological Psychology*, *84*(2), 318–324.

- <http://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2010.03.009>
- Talairach, J., & Tournoux, P. (1988). *Co-Planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain*. Stuttgart; New York: G. Thieme.
- Tamber-Rosenau, B. J., & Marois, R. (2015). Attentional capacity and limitations. In A. W. Toga (Hrg.), *Brain Mapping: An Encyclopedic Reference - Volume 1: Acquisition Methods, Methods and Modeling*. Academic Press.
- The Mathworks Inc. (2014). MATLAB. (Version: R2013a). [Software]. Aufgerufen von <https://de.mathworks.com/products/matlab.html>
- Tiitinen, H., May, P., Reinikainen, K., & Näätänen, R. (1994). Attentive novelty detection in humans is governed by pre-attentive sensory memory. *Nature*, *372*(6501), 90–92.
- Uddin, L. Q. (2014). Salience processing and insular cortical function and dysfunction. *Nature Reviews Neuroscience*, *16*(1), 55–61.
<http://doi.org/10.1038/nrn3857>
- Uddin, L. Q. (2017). *Salience Network of the Human Brain*. London, San Diego, Cambridge, Oxford: Elsevier Inc.
- Uddin, L. Q., Iacoboni, M., Lange, C., & Keenan, J. P. (2007). The self and social cognition: The role of cortical midline structures and mirror neurons. *Trends in Cognitive Sciences*, *11*(4), 153–157. <http://doi.org/10.1016/j.tics.2007.01.001>
- Volpe, U., Mucci, A., Bucci, P., Merlotti, E., Galderisi, S., & Maj, M. (2007). The cortical generators of P3a and P3b: A LORETA study. *Brain Research Bulletin*, *73*(4–6), 220–230. <http://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2007.03.003>
- Vossel, S., Geng, J. J., & Fink, G. R. (2014). Dorsal and ventral attention systems: Distinct neural circuits but collaborative roles. *The Neuroscientist*, *20*(2), 150–159. <http://doi.org/10.1177/1073858413494269>
- Walsh, V., & Cowey, A. (2000). Transcranial magnetic stimulation and cognitive neuroscience. *Nature Reviews. Neuroscience*, *1*(1), 73–79.
<http://doi.org/10.1038/35036239>
- Watkins, S., Dalton, P., Lavie, N., & Rees, G. (2007). Brain mechanisms mediating auditory attentional capture in humans. *Cerebral Cortex*, *17*(7), 1694–1700.

- <http://doi.org/10.1093/cercor/bhl080>
- Weissman, D. H., Gopalakrishnan, A., Hazlett, C. J., & Woldorff, M. G. (2005). Dorsal anterior cingulate cortex resolves conflict from distracting stimuli by boosting attention toward relevant events. *Cerebral Cortex*, *15*(2), 229–237. <http://doi.org/10.1093/cercor/bhh125>
- Williams, L. M., Simms, E., Clark, C. R., Paul, R. H., Rowe, D., & Gordon, E. (2005). The test-retest reliability of a standardized neurocognitive and neurophysiological test battery: “Neuromarker.” *The International Journal of Neuroscience*, *115*(12), 1605–1630. <http://doi.org/10.1080/00207450590958475>
- Woldorff, M. G., Gallen, C. C., Hampson, S. A., Hillyard, S. A., Pantev, C., Sobel, D., & Bloom, F. E. (1993). Modulation of early sensory processing in human auditory cortex during auditory selective attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *90*(18), 8722–8726. <http://doi.org/10.1073/pnas.90.18.8722>
- Wunderlich, J. L., & Cone-Wesson, B. K. (2001). Effects of stimulus frequency and complexity on the mismatch negativity and other components of the cortical auditory-evoked potential. *The Journal of the Acoustical Society of America*, *109*(4), 1526–1537. <http://doi.org/10.1121/1.1349184>
- Yantis, S. (2000). Goal-directed and stimulus-driven determinants of attentional control. In J. Driver (Hrg.), *Control of cognitive processes: Attention and performance XVIII* (S. 73–103). Cambridge: MIT Press.
- Yousry, T. A., Schmid, U. D., Alkadhi, H., Schmidt, D., Peraud, A., Büttner, A., & Winkler, P. (1997). Localization of the motor hand area to a knob on the precentral gyrus. A new landmark. *Brain*, *120*(1), 141–157. <http://doi.org/10.1093/brain/120.1.141>
- Zanow, F., & Knösche, T. R. (2004). ASA - Advanced Source analysis of continuous and event-related EEG/MEG signals. *Brain Topography*, *16*(4), 287–290. <http://doi.org/10.1023/B%3ABRAT.0000032867.41555.d0>
- Zouridakis, G., Simos, P. G., & Papanicolaou, A. C. (1998). Multiple bilaterally asymmetric cortical sources account for the auditory N1m component. *Brain Topography*, *10*(3), 183–189. <http://doi.org/10.1023/A:1022246825461>

Zumsteg, D., Friedman, A., Wieser, H. G., & Wennberg, R. A. (2017). Propagation of interictal discharges in temporal lobe epilepsy: Correlation of spatiotemporal mapping with intracranial foramen ovale electrode recordings. *Clinical Neurophysiology*, *117*(12), 2615–2626. <http://doi.org/10.1016/j.clinph.2006.07.319>

8.2 Veröffentlichte Manuskripte

Justen, C., & Herbert, C. (2018). The spatio-temporal dynamics of deviance and target detection in the passive and active auditory oddball paradigm: a sLORETA study. *BMC Neuroscience*, *19*, 25. <http://doi.org/10.1186/s12868-018-0422-3>

RESEARCH ARTICLE

Open Access



The spatio-temporal dynamics of deviance and target detection in the passive and active auditory oddball paradigm: a sLORETA study

Christoph Justen^{1,2} and Cornelia Herbert^{2*}**Abstract**

Background: Numerous studies have investigated the neural underpinnings of passive and active deviance and target detection in the well-known auditory *oddball paradigm* by means of event-related potentials (ERPs) or functional magnetic resonance imaging (fMRI). The present auditory oddball study investigates the spatio-temporal dynamics of passive versus active deviance and target detection by analyzing amplitude modulations of early and late ERPs while at the same time exploring the neural sources underlying this modulation with standardized low-resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA).

Methods: A 64-channel EEG was recorded from twelve healthy right-handed participants while listening to 'standards' and 'deviants' (500 vs. 1000 Hz pure tones) during a passive (block 1) and an active (block 2) listening condition. During passive listening, participants had to simply listen to the tones. During active listening they had to attend and press a key in response to the deviant tones.

Results: Passive and active listening elicited an N1 component, a mismatch negativity (MMN) as difference potential (whose amplitudes were temporally overlapping with the N1) and a P3 component. N1/MMN and P3 amplitudes were significantly more pronounced for deviants as compared to standards during both listening conditions. Active listening augmented P3 modulation to deviants significantly compared to passive listening, whereas deviance detection as indexed by N1/MMN modulation was unaffected by the task. During passive listening, sLORETA contrasts (deviants > standards) revealed significant activations in the right superior temporal gyrus (STG) and the lingual gyri bilaterally (N1/MMN) as well as in the left and right insulae (P3). During active listening, significant activations were found for the N1/MMN in the right inferior parietal lobule (IPL) and for the P3 in multiple cortical regions (e.g., precuneus).

Discussion: The results provide evidence for the hypothesis that passive as well as active deviance and target detection elicit cortical activations in spatially distributed brain regions and neural networks including the ventral attention network (VAN), dorsal attention network (DAN) and salience network (SN). Based on the temporal activation of the neural sources underlying ERP modulations, a neurophysiological model of passive and active deviance and target detection is proposed which can be tested in future studies.

Keywords: EEG, Source localization, N1, Mismatch negativity, MMN, P3, Attention, Salience, Attention networks

*Correspondence: cornelia.herbert@uni-ulm.de² Institute of Psychology and Education, Applied Emotion and Motivation Research, University of Ulm, Ulm, Germany
Full list of author information is available at the end of the article

© The Author(s) 2018. This article is distributed under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made. The Creative Commons Public Domain Dedication waiver (<http://creativecommons.org/publicdomain/zero/1.0/>) applies to the data made available in this article, unless otherwise stated.

Background

Rapid orientation of selective attention towards changes in the acoustic environment is essential for successful interaction with our environment. Remarkably, the deviance of a perceived stimulus determines to what extent attention is captured by this stimulus. In other words, the more deviant a stimulus is, the more attention is allocated towards this particular stimulus [1]. In the auditory domain, the essential ability of deviance detection has been studied mostly in the so-called *oddball paradigm* [2]. In this experimental paradigm two auditory stimuli (e.g., pure tones) are presented as targets (*deviants*) or as non-targets (*standards*). Deviants are usually embedded in a continuous stream of standards and differ from standards in at least one perceptual dimension (for instance, a difference in frequency, pitch or loudness). This difference in stimulus presentation frequency and in physical stimulus properties between deviants and standards seems sufficient to prioritize processing of deviants over standards during passive and hence, involuntary (*bottom-up*) stimulus processing. In addition, detection of deviant stimuli may benefit from active, i.e., voluntary (*top-down*) controlled stimulus processing, for instance, when deviants are actively attended by the participants as targets for task-related voluntary discrimination of deviants and standards [3].

Due to its simplicity, the auditory oddball paradigm constitutes an ideal research paradigm for cognitive neuroscience to investigate the neural mechanisms of auditory deviance and target detection during passive and active listening conditions. So far, several event-related potential (ERP) and functional magnetic resonance imaging (fMRI) studies have been conducted to determine on the one hand the time course and on the other hand the brain regions underlying auditory deviance and target detection in this paradigm (for meta-analytic research e.g., [4]). Effects have been investigated during task conditions of passive or active listening (for ERP studies see e.g., [5–8]; for fMRI see e.g., [9–13]). In general, this body of research provided important insight into auditory processing under unattended (passive) and attended (active) task conditions while at the same time raising questions about the temporal activation of specific brain regions and brain networks involved in auditory deviance and target processing during passive versus active listening conditions.

According to influential theoretical models of attention allocation proposed by Corbetta and Shulman [14] and data from a recent meta-analysis based on functional imaging studies [4], processing of deviant stimuli (in contrast to standard stimuli) is associated with bottom-up as well as top-down stimulus processing and activation of two distinct fronto-parietal networks, namely the 'dorsal

attention network' (DAN) and the 'ventral attention network' (VAN) [4, 14, 15]. The DAN comprises the superior parietal lobule/precuneus (SPL; Brodmann area (BA7)), the intraparietal sulcus (IPS; BA 6/7), parts of the middle temporal cortex (BA 21) and the inferior frontal junction (IFJ; BA 6/9/44). The VAN comprises the temporoparietal junction (TPJ; BAs 39/40), the supramarginal gyrus (SMG; BA 39), the superior temporal gyrus (STG; BAs 22/41/42), the frontal operculum (FO; BA 44/45/47), the inferior frontal gyrus (IFG; BAs 44/45/47), the anterior cingulate cortex (ACC; BAs 24/32/33) and the anterior insula (AI, BA 13) [4, 14, 15]. According to recent meta-analytic research, putting together the results of 75 neuroimaging studies using either auditory or visual oddball paradigms, processing of deviants versus standards activates the DAN and the VAN differently during passive versus active stimulus processing [4]. Parts of the DAN seem to be activated during the processing of deviants and standards, and specifically its frontal parts seem to be involved in voluntary target detection in line with the idea of the dorsolateral prefrontal cortex (DLPFC; BAs 8/9/10/46) playing a central role in top-down selective attentional control [4, 16]. In contrast to the DAN, the VAN seems to be exclusively involved in the detection of deviant stimuli and brain regions belonging to the VAN seem to be more active when deviants are voluntarily attended as compared to conditions in which they are not attended (e.g., during passive listening). The VAN is therefore supposed to enable 'attentional shifting' to deviant stimuli, probably to initiate an appropriate behavioral response when deviants are important for the task [17].

However, this raises questions about which brain networks and brain regions might be involved in auditory deviance processing when there is no task at hand. Theoretically, some brain structures of the VAN such as the insula and ACC but also brain regions of the DAN (e.g., precuneus) form part of the 'salience network' (SN) [18, 19]. Amongst these brain regions in particular the insular cortex is considered to be involved in bottom-up detection of salient events and the selection of these for additional processing [20]. In addition, it has been shown that in the oddball paradigm, attentional processing (e.g., attention orientation) to auditory stimuli can activate visual processing regions (e.g., lateral and medial occipital areas) and hence, processing regions typically engaged in object recognition and in the perception of visual objects [21, 22] in tasks requiring spatial attention (e.g., see [23]). Thus, specific brain regions in the visual cortex (such as the lateral occipital cortex (LOC) or the lingual gyrus (LG) in the medial visual cortex) may also be activated during attentive processing of acoustic stimuli [24]. However, whether the aforementioned visual processing areas

are also activated during task conditions of passive and thus, unattended listening to deviant and standard pure tones in the oddball paradigm needs to be investigated further [25–27].

So far, the above outlined assumptions about the activation of the DAN and VAN during auditory processing have been derived mainly from meta-analytic research [4] including functional neuroimaging studies. Thus, it has not been investigated whether activation of the DAN and VAN could be modeled by source imaging techniques that rely on EEG activity such as sLORETA. Crucially, exploring the time course of auditory deviance and target detection through electroencephalography (EEG) and event-related brain potentials (ERPs) and simultaneous targeting the brain regions of the VAN and DAN by means of sLORETA could be especially fruitful in situations where fMRI is not available or too costly. Moreover, due to its high temporal resolution in the millisecond time-range, EEG and EEG based source imaging offers the possibility to investigate the time course of deviance and target detection in the auditory oddball paradigm (e.g., be investigating modulation of ERPs) while at the same time the neural sources underlying ERP modulation can be estimated within the same temporal resolution of milliseconds. Akin to functional imaging, in EEG-ERP source imaging studies, effects can be investigated during passive listening conditions, during which intentional discrimination between deviants and standards via explicit instructions is not required. In addition, investigation of effects associated with active listening conditions (e.g., explicit instruction to attend to deviant stimuli) is also possible, thus allowing direct comparisons of ERPs, their neural sources and their modulation during deviance and target detection in a within-subject design including task conditions of passive and active listening.

Regarding the time course of auditory deviance and target detection, ERP components most consistently elicited during the auditory oddball paradigm are the N1, the N2a or auditory mismatch negativity (N2a/MMN; e.g., see [28]), and the late P3 (e.g., see [29–31]). Whereas the N1 and MMN are brain potentials whose amplitudes are significantly influenced by differences in physical stimulus properties, the magnitude of the P3 amplitude is significantly influenced by cognitive and task demands (e.g., see [32]). The N1 and the MMN have been found during passive listening as well as during active processing of deviant stimuli [33]. In contrast to the N1, the MMN is computed by subtracting the averaged ERP waveform of standard stimuli from the averaged ERP waveform of deviant stimuli. The resulting negative deflection is peaking between 100 and 250 ms after stimulus onset [34]; amplitudes of the MMN being often more pronounced at fronto-central electrode sites [35]. Regarding its latency,

the MMN can overlap with the auditory N1 component (e.g., see [36]) peaking between 80 and 120 ms post-stimulus [37], especially if deviant and standard stimuli are clearly perceptually distinct from each other. The auditory MMN has been proposed to indicate mostly pre-attentive sensory stimulus discrimination [38] as well as automatic, and thus involuntary auditory change detection [39, 40]. Hence, the modulation of the MMN is assumed to be driven by involuntary mechanisms of the brain's sensory processing system matching the incoming stimulus to its internally stored representation (or template). This matching is considered to occur “unconsciously” and temporally prior to stimulus categorization [41].

Amplitudes of the P3, temporally following early brain potentials such as the N1 and N2a/MMN, are most pronounced between 300 and 450 ms after stimulus-onset at central-parietal as well as parietal electrode sites [30]. Previous auditory oddball studies suggest that the P3 is elicited only by sufficiently deviant stimuli [42] with P3 amplitudes being larger in response to voluntarily attended than unattended deviant stimuli (e.g., see [5]). Accordingly, the P3 is thought to reflect voluntary switch of attention [39, 40, 43] and in depth-processing of a stimulus signaling stimulus evaluation based on memory [44] and context updating [29, 45].

Taken together, one might expect N1, N2a/MMN and P3 modulation to be differentially sensitive to task effects. Moreover, one could speculate that different neural sources may underlie N1, MMN and P3 modulation during deviance and target detection in passive and active listening conditions. Compared to the huge amount of EEG-ERP studies or fMRI studies investigating either the time course or the brain regions involved in auditory deviant and target detection only few studies investigated both, the time course and the neural sources of auditory deviance and target detection in the oddball paradigm, for instance with combined EEG-fMRI methodology [13]. Although combining fMRI and EEG/ERP methodology is beneficial, localization of neural generators of ERP components might still be affected by the relatively poor temporal resolution of conventional functional neuroimaging techniques [46]. To this end, (standardized) low-resolution brain electromagnetic tomography (LORETA and sLORETA, respectively) have been developed to make assumptions about the location of neural generators of brain electrical activity derived from multi-channel EEG recordings with high temporal resolution [47–49]. The validity of (s)LORETA has been confirmed in a number of combined fMRI-EEG studies (e.g., see [48]). More specifically, Mulert et al. compared brain activations in an active auditory oddball paradigm as measured by fMRI with brain activations derived from

EEG and LORETA [50]. The comparison between fMRI and LORETA activation patterns contrasting deviants versus standards during active and hence, attended processing of deviants versus standards showed concurrent activations in brain regions associated with the VAN, namely the TPJ (BAs 39/40), the supplementary motor area (SMA; BA 6), the ACC (BAs 24/32/33), the middle frontal gyrus (MFG; BA 46) and the anterior insula (AI, BA 13). Interestingly, neural generators of the P3 partially overlapping with the VAN, including TPJ (BAs 39/40), DLPFC (BAs 8/9/10/46), ACC (BAs 24/32/33) and parts of the parietal and temporal cortices could be already confirmed in recent EEG-sLORETA studies (e.g., see [50–52]). Thus, source localization with sLORETA can be a means to successfully estimate neural sources underlying target detection in the oddball paradigm without losing information about the time course.

Aim and objectives of the present study

Building upon the previous findings outlined above, the aims of the present auditory oddball study were to methodologically combine EEG–ERP methodology with sLORETA in the oddball task in order to (a) investigate the time course of auditory deviant and target detection by studying ERP modulation in active as well as in passive listening conditions and (b) examine the temporal activation of brain regions contributing to the observed ERP modulation patterns in the two different listening conditions. Thus, by taking advantage of the high temporal resolution of the sLORETA source imaging technique the present study allows to explore which brain regions belonging to the hypothesized brain networks (i.e., DAN, VAN and SN) might contribute to the modulation of early and late ERP components elicited by deviant and standard pure tones during active and passive listening. In line with previous research and the assumptions outlined above the present study aimed at testing the following hypotheses and open questions regarding the temporal activation of specific brain regions during auditory deviant and target detection: firstly, we were interested in whether passive listening of deviant compared to standard stimuli will be associated with activations in brain regions belonging to the VAN or the SN, indicating involuntary attentional orientation towards deviant stimuli when no behavioral response is required. Secondly, we were interested in whether during passive listening brain regions belonging to the VAN and, or the SN will contribute as neural sources to automatic deviant detection (MMN) or to later processing stages of deviance processing as indicated by modulation of the P3. Thirdly, during the attended oddball paradigm, activations in brain regions associated with the VAN and the DAN could be expected in the time window of the MMN and

the P3 component indicating (1) involuntary attentional orientation towards deviant stimuli and (2) voluntary modulation of attention in order to maintain attentional resources for responding behaviorally to deviant stimuli. Finally, previous fMRI studies found activation in the visual cortex during passive auditory processing in the oddball paradigm. Thus, cortical activations in lateral/medial occipital areas could also be expected to occur in the present study during passive listening and activation of these brain regions might be associated with the modulation of early and late ERPs.

Methods

Participants

Twelve right-handed university students (7 females, 5 males) aged between 19 and 26 years ($M=21.3$ years, $SD=2.15$) participated in the present study. All participants were in good health and reported no psychological or hearing disorders. The experiment (including EEG recordings) was conducted at the Institute of Psychology of the German Sport University Cologne, Germany and was part of a larger project of the authors (see funding sources, and [53]). The experimental protocol complied with the Declaration of Helsinki and was approved by the local ethics committee of the German Sport University Cologne, Germany. All participants gave written informed consent prior to the start of the experiment and received a momentary compensation for their participation.

General procedure

Prior to the start of the EEG session, participants had been seated in a comfortable chair and were informed about the general procedures of the experiment including EEG recordings. The experiment consisted of a passive and active auditory oddball paradigm; the passive condition (block 1) being always followed by the active condition (block 2). Block order was kept constant across participants as not to confound passive with active processing due to possible carry over effects. Particularly, the induction of an overt (behavioral) response to deviant pure tones during the active paradigm and hence active orientation of attention towards the deviant stimuli may have influenced deviance processing during passive listening if the active paradigm had been presented first (cf., [5]). Auditory stimuli were presented at constant sound pressure level of about 75 dB/SPL using Shure SHR440 on-ear headphones (Shure, Niles, IL, USA). During the *passive* oddball paradigm (block 1), participants were instructed to listen passively to the presented auditory stimuli. Accordingly, no behavioral response was required. For the active oddball paradigm (block 2), participants were told to respond to the deviant pure tones

as quickly as possible by pressing the space bar on a keyboard with their right index finger. To avoid horizontal eye movements (saccades) while listening, participants were instructed to fixate their view on a fixation cross presented on the video screen. Additionally, participants were told to keep their eyes open during stimulus presentations (block 1 and block 2, respectively).

Passive and active tone oddball paradigm

The oddball paradigm consisted of two auditory stimuli, a low (500 Hz) pure tone which was presented as “standard” and a high (1000 Hz) pure tone which was presented as “deviant” stimulus (cf., [54]). Thus, both pure tones differed only in the frequency domain and both were perceptually sufficiently different from each other to be clearly recognized as standard and deviant during stimulus presentation. Both auditory stimuli had durations of 50 ms (including a 5 ms fade-in/out time). The experimental paradigm consisted of in total of 400 trials (325 standard trials and 75 deviant trials, respectively) with a fixed inter-stimulus-interval (ISI) of 950 ms duration. Stimulus presentation and recording of responses were controlled by the Inquisit 4.0 software package (Millisecond Software, Seattle, WA, USA). The experimental script was downloaded from the official Inquisit website ([55]).

EEG recordings

Continuous EEG data (sampling frequency: 2.048 Hz) were recorded from 64 Ag/AgCl sintered electrode using standardized EEG recording sites (Fp1, Fpz, Fp2, AF7, AF3, AF4, AF8, F7, F5, F3, F1, Fz, F2, F4, F6, F8, FT7, FC5, FC3, FC1, FCz, FC2, FC4, FC6, FT8, T7, C5, C3, C1, Cz, C2, C4, C6, T8, TP7, CP5, CP3, CP1, CPz, CP2, CP4, CP6, TP8, P7, P5, P3, P1, Pz, P2, P4, P6, P8, PO7, PO5, PO3, POz, PO4, PO6, PO8, O1, Oz, O2, M1 and M2). Electrodes were mounted on a Waveguard EEG cap (Advanced Neuro Technology B.V., Enschede, The Netherlands). The electrode sites of this montage were arranged according to the international 10/10-system [56] and all EEG channels were referenced to the common average of all scalp electrodes. Forehead electrode AFz was used as ground electrode. Blue Sensor N disc electrodes (Ambu, Ballerup, Denmark) were placed at the outer canthi of both eyes and additionally below the left eye for horizontal and vertical electrooculography (HEOG and VEOG, respectively). All electrode impedances were kept below 10 k Ω .

Preprocessing of EEG data

EEG data were preprocessed offline with the ASALAB (Version: 4.7.8) software package [57]. Preprocessing included down-sampling to 512 Hz, band-pass

filtering between 0.5 and 20 Hz (24 dB/oct) and band-stop (notch) filtering of 50 Hz (24 dB/oct). Eye blinks and saccade-related artifacts were corrected with an artifact correction feature based on principle component analysis (PCA), as introduced by [58]. Further data analysis of artifact-free EEG data involved re-referencing to linked mastoids/linked ears (M1 and M2), segmentation into epochs for each stimulus type and condition, resulting in epochs from 100 ms before and 700 ms after stimulus onset for each of the four different experimental conditions including “Deviants” and “Standards” during the passive listening condition as well as “Deviants” and “Standards” during the active listening condition. All epochs were scanned for artifacts using an automated artifact detection algorithm. The automatic artifact rejection threshold in all epochs (between -100 and 700 ms after stimulus onset) was set to ± 100 μ V within a 400 ms interval (between 0 and 400 ms after stimulus onset). Epochs exceeding this threshold were discarded. All extracted epochs were baseline corrected using the interval from 100 ms before stimulus onset. Referencing, segmentation and baseline correction as well as any further analysis step (e.g., averaging) were done in EEGLAB (Version: 13.4.4b; [59]) and MATLAB (Version: R2013a, 8.1.0.604; The MathWorks Inc., Natick, MA, USA). Grand averaged ERPs were generated for all four aforementioned experimental conditions.

ERP analysis and statistics

Detection of the time windows in which ERP amplitudes including the N1 and P3 were most pronounced was done with the built-in EEGLAB function “statcond” [60]. Averaged ERPs to deviant and standard stimuli (during both passive and active listening condition, respectively) were submitted to non-parametric paired *t*-tests with 5.000 permutations at all time points between 0 (stimulus onset) and 700 ms after stimulus onset with 62 electrode sites included. To control for multiple comparisons, the false discovery rate (FDR; for an introduction, see [61]) was used for all statistical analyses (as implemented in the EEGLAB function “FDR”) with an FDR-level of 5% ($q=0.05$). By maintaining reasonable limits on the likelihood of false discoveries (i.e., it is suitable for a reasonable correction on a large number of comparisons), the FDR procedure provides a much better spatial and temporal resolution as compared to parametric *t*-tests using the “classical” Bonferroni correction (for an introduction, see [62]).

Regarding analysis of the MMN and the P3, difference waves were calculated from the averaged ERP waveforms elicited by deviant and standard pure tones in both experimental conditions (“Deviants” and “Standards” during the passive listening condition and “Deviants” and

“Standards” during the active listening condition, respectively) using the Maas Univariate ERP Toolbox [63–65]. All time points in the MMN (50–150 ms) and the P3 time window (200–450 ms) as well as all 62 scalp electrodes were included in the statistical tests (i.e., 3,224 and 9,610 total comparisons, respectively).

Difference waves were submitted to a repeated measures, two-tailed cluster-based permutation test based on the cluster mass statistic [66] using a family-wise alpha level of 0.05. Repeated measures *t*-tests were performed for each contrast (“Deviants” and “Standards” during the passive listening condition and “Deviants” and “Standards” during the active listening condition, respectively) using the original data and 2,500 random within-participant permutations of the data. For each permutation, all *t*-scores corresponding to uncorrected *p*-values of 0.01 or less were clustered: to this end, electrodes within a distance of approximately 5.44 cm were considered spatial neighbors and adjacent time points were considered temporal neighbors. The sum of the *t*-scores in each cluster is the “mass” of that cluster and the most extreme cluster mass in each of the 2,501 sets of tests was used to estimate the distribution of the null hypothesis (i.e., no difference between “Deviants” and “Standards” in the passive as well as “Deviants” and “Standards” in the active listening condition, respectively). More specifically, the assumption of the null hypothesis of the permutation test is that positive differences between conditions could have just as likely been negative differences and vice versa. Thus, the distribution of the null hypothesis is symmetric around a difference of 0. The permutation cluster mass percentile ranking of each cluster from the observed data was used to derive its *p*-value. The *p*-value of the cluster was assigned to each member of the cluster and *t*-scores that were not included in a cluster were given a *p*-value of 1. This permutation test analysis was used instead of the conventional testing of mean amplitude values because it provides much better spatial and temporal resolution while maintaining control of the family-wise alpha level (i.e., it corrects for a large number of comparisons). 2,500 permutations were used to estimate the distribution of the null hypothesis as it is over twice the number recommended by [67] for a family-wise alpha level of 0.01. For the cluster mass permutation test, all desired *p*-values, critical *t*-scores, and the corresponding family-wise alpha levels are reported (please see Results, “Passive tone oddball paradigm—ERPs (N1, MMN and P3)” and “Active tone oddball paradigm—ERPs (N1, MMN and P3)” sections).

EEG source localization analysis

Neural generators of the ERPs were analyzed with the sLORETA software (University Hospital of Psychiatry, Zürich, Switzerland; [68]). Source estimations were done

on single participants’ data and were restricted to the time windows showing significant differences in the ERP waveforms between the contrasted conditions (see EEG-ERP results, “Behavioral results—active tone oddball paradigm”, “Passive tone oddball paradigm—ERPs (N1, MMN and P3)”, “Active tone oddball paradigm—ERPs (N1, MMN and P3)”, “Passive and active deviants—passive and active standards ERPs” sections). In sLORETA, computations are based on a realistic head model [69] using the MNI-152 template [70], with the three-dimensional solution space restricted to cortical gray matter, as determined by the probabilistic Talairach atlas [71, 72]. The standard electrode positions of the MNI-152 template were taken from [56] as well as [73]. The intracerebral volume is partitioned in 6,239 voxels with a spatial resolution of $5 \times 5 \times 5$ mm each. Thus, the obtained sLORETA images represent the standardized electric activity at each voxel in the neuroanatomic Montreal Neurological Institute (MNI) space as the exact magnitude of the estimated current density. Anatomical labels are reported in Brodmann areas (BA) in line with MNI space, with a correction to Talairach space [74]. For sLORETA no pre-registration of individual subjects is required. The matching or co-registration of the individual EEG data with the MNI-152 template is based on the scalp-recorded electric potential distribution and computed on the basis of the cortical three-dimensional distribution of current density. Thus, the software automatically co-registers the data according to the head surface points (electrode locations provided in the electrode configuration file). As introduced by Nichols and Holmes [75], statistical non-parametric mapping (SnPM) was used to compute the standardized intracerebral current density distribution at time intervals or time points showing significant differences based on non-parametric voxel-by-voxel paired samples *t*-tests (with 5,000 permutations) on the three-dimensional sLORETA images. Statistical significance was assessed by defining critical thresholds (t_{crit}) corrected for multiple comparisons ($p < 0.01$ and $p < 0.05$, respectively) for all tested voxels and time windows. The null hypotheses equaled the assumption that there were no differences between “Deviants” and “Standards” in both the passive and active listening condition, respectively.

Standardized current density values at each voxel have been computed in the solution space as a linear and weighted sum of the scalp electric potentials. Activation of a given voxel was based on the smoothness assumption, meaning that neighboring voxels show a highly synchronous activity [76]. Support comes from electrophysiological studies showing that electrical activity of neighboring neural populations is highly correlated [76, 77]. As proposed by [78], activated voxels exceeding t_{crit}

were considered as being regions of cortical activation. Finally, statistical analysis resulted in a three-dimensional intracerebral current density distribution and obtained cortical regions were classified in relation to their corresponding BA [79] and normalized coordinates (Talairach and MMI, respectively).

Results

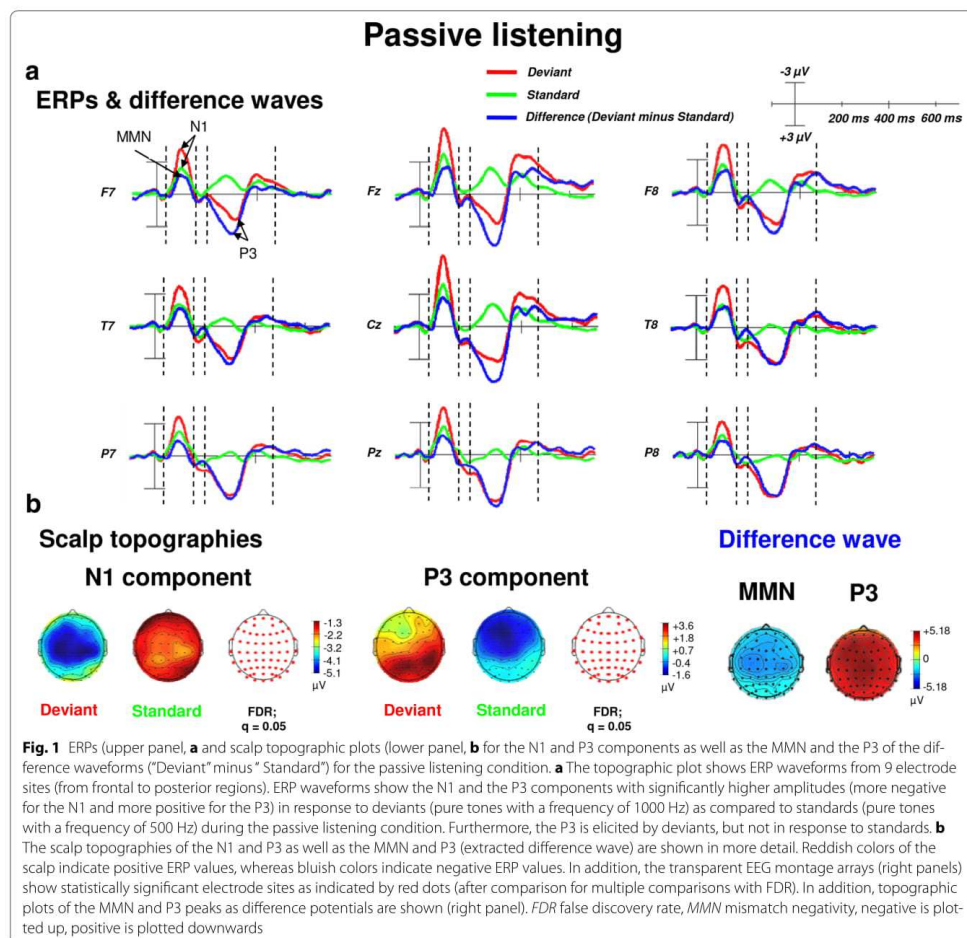
Behavioral results—active tone oddball paradigm

Participants' reaction times (RTs) to deviant pure tones were between 223 and 379 ms ($M=285.6$ ms, $SD=38.5$). On average, participants responded to all trials with

deviant pure tones with high accuracy ($M=74.8$, $SD=0.7$).

Passive tone oddball paradigm—ERPs (N1, MMN and P3)

Passive listening to deviant and standard pure tones elicited an N1 component as well as a P300 component. As shown in Fig. 1 and as revealed by the grand average of the ERP waveforms, N1 amplitudes were most pronounced between 67 and 129 ms (peak at about 95 ms) after stimulus onset; P3 amplitudes were most pronounced during 232–354 ms (peak at about 300 ms) post-stimulus. In addition, difference waves—subtracting



ERP waveforms elicited in response to “Deviant” from “Standards”—during the passive listening condition revealed an MMN component. As shown in Fig. 1, the amplitude of the MMN overlapped with the time window of the N1 component between 66 and 128 ms after stimulus onset. As also shown in Fig. 1, amplitudes of the N1, MMN and the P3 were significantly more pronounced for deviants as compared to standards.

Regarding early time windows, the maximum number of statistically significant differences between “Deviant” and “Standards” occurred in the N1/MMN time window between 82 and 103 ms post-stimulus (desired $p = .05$, critical t -score = -2.20 corresponding to a family-wise alpha-level of .05 and a Bonferroni test-wise alpha-level of .000004; see also “Passive tone oddball paradigm” section; electrodes: anterior-frontal and fronto-temporal: AF7, AF4, AF3, FT8, Fp1, Fp2, Fpz; frontal: F8, F7, F6, F5, F4, F3, F2, F1, Fz, FC6, FC5, FC4, FC3, FC2, FC1, FCz; central: C6, C4, C3, C2, C1, Cz; temporal: T8). This seems to be in line with previous findings of an ‘early’ MMN peaking at about 100 ms [32]. To ensure the validity of this interpretation, electrodes were re-referenced offline to a common average reference (CAR). According to the literature, CAR or a nose reference are recommended as these montages are known to be the best reference sites to robustly determine the MMN [80]. As expected, this procedure confirmed the characteristic polarity inversion of the extracted MMN at both mastoid electrodes sites (M1 and M2, respectively). Thus, the extracted MMN of the difference wave occurred in the averaged time window of the N1 component observed in the averaged ERP waveforms [36].

For the P3 component the maximum number of statistically significant differences between “Deviant” and “Standards” was observed between 269 and 322 ms post-stimulus (desired $p = .05$, critical t -score = 2.20 corresponding to a family-wise alpha-level of .05 and a Bonferroni test-wise alpha-level of .000008; see also “Passive tone oddball paradigm” section; electrodes: frontal: AF8, AF7, AF4, AF3, Fp1, Fp2, Fpz, F8, F7, F6, F5, F4, F3, F2, F1, Fz, FC6, FC5, FC4, FC3, FC2, FC1, FCz, FT8, FT7; central: C6, C5, C4, C3, C2, C1, Cz, CP6, CP5, CP4, CP3, CP2, CP1, CPz; temporal: T8, T7, TP8, TP7; parietal: P8, P7, P6, P5, P4, P3, P2, P1, Pz, PO8, PO7, PO6, PO5, PO4, PO3, POz; occipital: O2, O1, Oz).

Active tone oddball paradigm—ERPs (N1, MMN and P3)

Active listening to deviant and standard pure tones elicited an N1, an MMN as well as a P300 component. As shown in Fig. 2, the MMN component (obtained from the difference wave by subtracting “Deviant” from “Standards” during the active listening condition) was again overlapping with the time window of the N1

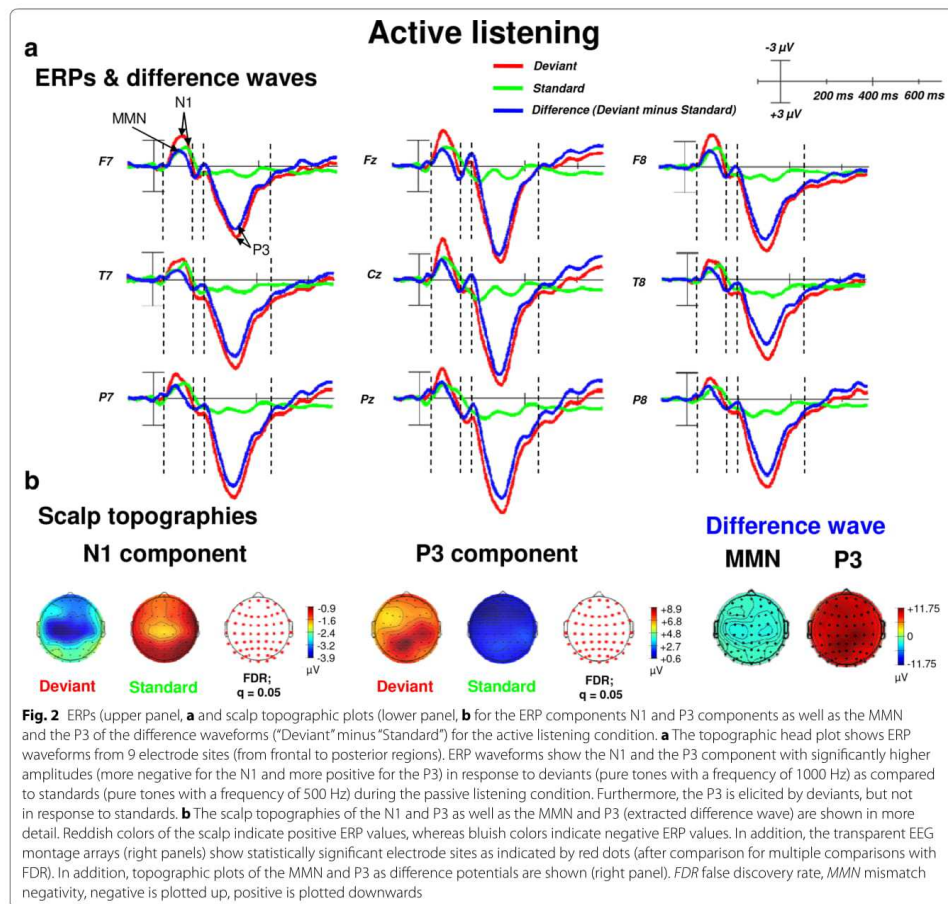
component elicited in response to “Deviant” and “Standards”. N1 amplitudes were most pronounced in the time window from 60 to 114 ms (peak: at about 90 ms), the MMN amplitude was most pronounced between 56 and 117 ms post-stimulus and the P3 amplitudes were most pronounced during 232–378 ms (peak: at about 300 ms) post-stimulus. As also shown in Fig. 2, amplitudes of the N1, MMN and the P3 were more pronounced for deviants as compared to standards, i.e., amplitudes were more negative going for the N1 and MMN and more positive going for the P3 when listening to “Deviant” as compared to “Standards”.

Regarding early time windows (N1, MMN), the maximum number of statistically significant differences between “Deviant” and “Standards” was observed between 83 and 95 ms post-stimulus (desired $p = .05$, critical t -score = -2.21 corresponding to a family-wise alpha-level of .05 and a Bonferroni test-wise alpha-level of .000016; see also “Active tone oddball paradigm” section; electrodes: frontal: AF8, F8, F7, F6, FC6, FC5, FC4, FC3, FC2, FC1; central: C6, C5, C4, C3, C2, C1, Cz, CP6, CP4, CP3, CP2, CP1, CPz; parietal: Pz). Again (see “Passive tone oddball paradigm—ERPs (N1, MMN and P3)” section), re-referencing to CAR confirmed the characteristic polarity inversion of the extracted MMN at the left and right mastoid electrodes sites (M1 and M2, respectively).

For the P3 component the maximum number of statistically significant differences between “Deviant” and “Standards” was observed between 253 and 351 ms after stimulus onset (desired $p = .05$, critical t -score = 2.10 corresponding to a family-wise alpha-level of .05 and a Bonferroni test-wise alpha-level of .000008; see also “Active tone oddball paradigm”; electrodes: frontal: AF8, AF7, AF4, AF3, Fp2, Fp1, Fpz, F8, F7, F6, F5, F4, F3, F2, F1, Fz, FC6, FC5, FC4, FC3, FC2, FC1, FCz, FT8, FT7; central: C6, C5, C4, C3, Cz, CP6, CP5, CP4, CP3, CP2, CP1, CPz, C6, C5, C4, C3, C2, C1, Cz, CP4, CP3, CPz; temporal: T8, T7, TP8, TP7; parietal: P8, P7, P6, P5, P4, P3, P2, P1, Pz, PO8, PO7, PO6, PO5, PO4, PO3, POz; occipital: O2, O1, Oz).

Passive and active deviants—passive and active standards ERPs

Contrasting ERP waveforms elicited by passive and active deviant pure tones during both oddball listening conditions revealed significant differences in ERP amplitudes between 228 and 456 ms post-stimulus onset, corresponding to the P3 component (see also “Passive and active deviants” section). In this time window, the amplitudes were more negative going during passive as compared to active listening (see Figs. 1 and 2). No amplitude differences were found in earlier time windows.



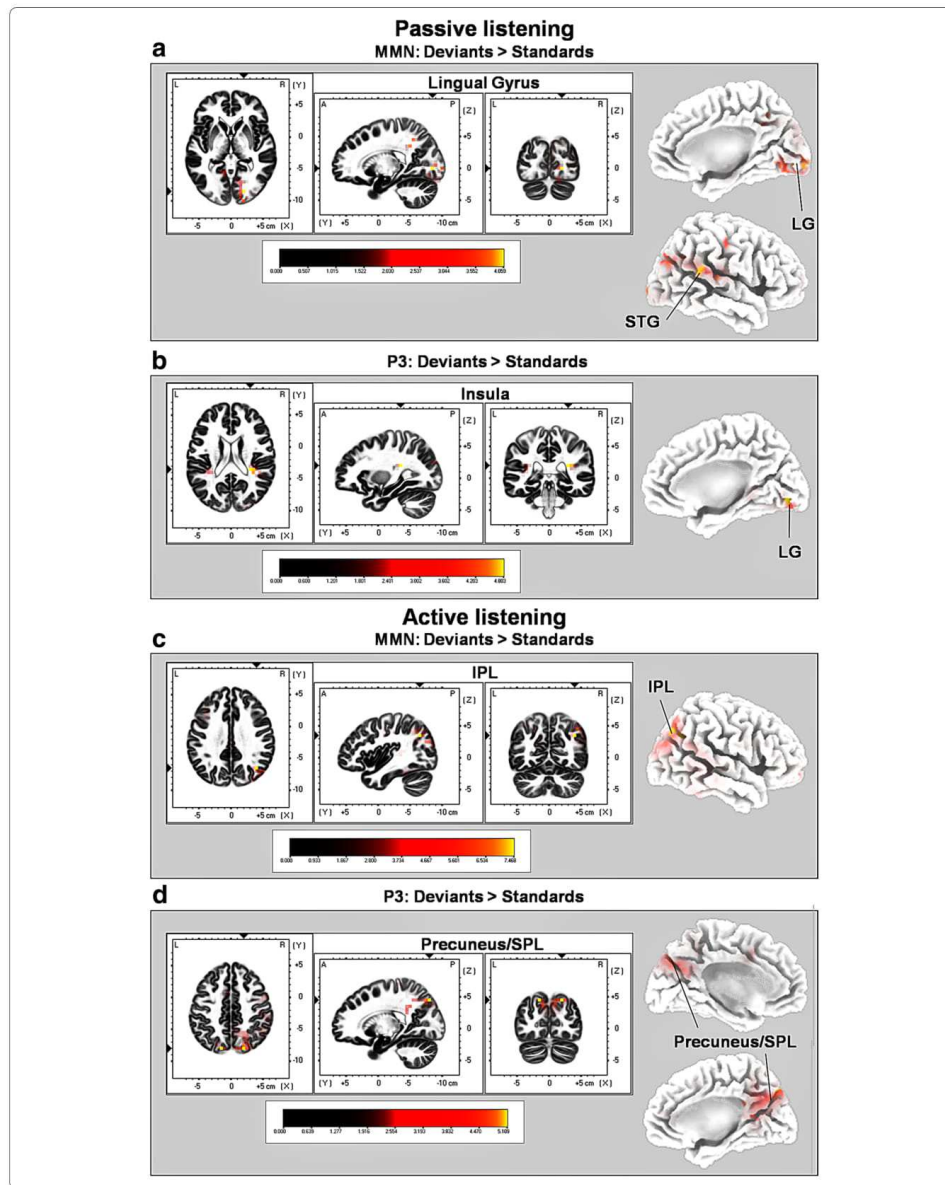
Contrasting ERP waveforms elicited by standard pure tones during active versus passive listening revealed a significant difference in ERP amplitudes between 190 and 418 ms after stimulus onset (see also "Passive and active standards" section). No significant differences were found in earlier time windows corresponding to the N1 or MMN component.

sLORETA source localization analysis
Passive tone oddball paradigm

As shown in Fig. 3, contrasting deviant against standard pure tones with sLORETA during the passive oddball listening condition (contrast: "Deviants" > "Standards")

revealed significant activations in the lingual gyri (bilaterally) (BAs 17/18/19; t -score 4.06; $p < 0.01$) as well as in the right superior temporal gyrus (STG; BAs 13/22/39/42; t -score 3.97; $p < 0.05$) between 82 and 103 ms after stimulus onset, which corresponds with the ERP analysis time window in which N1 and MMN amplitude differences were most pronounced, see "Passive tone oddball paradigm—ERPs (N1, MMN and P3)".

In addition, between 269 and 322 ms (P3 component) significant electrocortical activations included the insular cortex bilaterally (BA 13; t -score 4.80; $p < 0.01$) and the right lingual gyrus (LG; BA 18; t -score 4.78; $p < 0.01$), see Fig. 3. For a complete overview of all retrieved



(See figure on previous page.)

Fig. 3 Results of the standardized low-resolution brain electrotomography (sLORETA) source localization analysis in the 'passive' and 'active' pure tone oddball paradigm. Images have been obtained after statistical non-parametric mapping (SnPM) and co-registration to the stereotaxic Talairach space based on the Co-Planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain [72] and the probabilistic MNI-152 template [70]. Activated voxels are indicated by yellowish and reddish colors [after correction for multiple comparisons ($p < 0.01$ and $p < 0.05$, respectively)]. **a** In the averaged time windows of the 'unattended' MMN component (80–123 ms), the peak of highest cortical activity has been found in the right LG (BAs 17/18/19) and right STG (BAs 13/22/39/42). **b** In the averaged time windows of the 'attended' MMN component (83–95 ms), the peak of highest cortical activity has been found in the right IPL (BAs 7/39/40). **c** In the averaged time windows of the 'unattended' P3 component (269–322 ms), the peak of highest cortical activity has been found in both insulae bilaterally (BA 13) and the right LG (BA 18). **d** In the averaged time windows of the 'attended' P3 component (253–351 ms), the peak of highest cortical activity has been found in the precuneus/SPL bilaterally (BAs 7/19/23/21). L left, R right, LG lingual gyrus, STG superior temporal gyrus, IPL inferior parietal lobule, SPL superior parietal lobule, MNI Montreal Neurological Institute, X, Y, Z corresponding MNI coordinates, BA Brodmann area

statistically significant results including all anatomical regions and activated voxels, see Tables 1 and 2.

Active tone oddball paradigm

Contrasting deviant against standard pure tones in the active oddball listening condition (contrast: "Deviants" > "Standards") with sLORETA revealed significant activation in the right inferior parietal lobule (IPL; BAs 7/39/40; t -score = 8.12; $p < 0.01$) between 83 and 95 ms after stimulus onset and hence, in the time window of the N1 and MMN amplitude (see ERP results in 3.3). Furthermore, significant activations were found in the precuneus bilaterally (BAs 7/19/23/31; t -score 5.11; $p < 0.01$), the cingulate cortices bilaterally (BA 31; t -score 4.86; $p > 0.01$), the superior temporal gyri bilaterally (STG; BAs 13/22/39/41; t -score 4.79; $p < 0.01$), the left and right precentral gyri (BAs 4/6; t -score 4.81; $p < 0.01$),

the left and right postcentral gyri (BAs 2/3/7/40; t -score 4.64; $p < 0.01$), the right posterior cingulate cortex (BA 23/30/31; t -score 4.59, $p < 0.01$) and the right intraparietal lobe (IPL, BAs 39/40; t -score 4.04; $p < 0.01$) in the time window between 253 and 351 ms (overlapping with the time window of the P3 component), see Fig. 3.

For a complete overview of all retrieved statistically significant results including all anatomical regions and activated voxels, see Tables 3 and 4.

Passive and active deviants

Contrasting "Deviants" elicited during active listening against "Deviants" elicited during passive listening (i.e., Deviants active > Deviants passive) revealed significant differences in activation in the right middle frontal gyrus (MTG; BAs 6/8/9/10/46; t -score 5.24, $p < 0.01$), the left precuneus (BAs 7/19; t -score 5.06, $p < 0.01$), the right

Table 1 sLORETA results from the contrast: "Deviant" versus "Standard" (1000 vs. 500 Hz pure tones) in the N1/MMN time window from 80 to 123 ms post stimulus-onset during passive listening

Brain region	Coordinates (X, Y, Z)			t-value		No. of voxels
				Max.	Min.	
Structure	BA	Hemisphere	Lobe	Talairach (max.)	MNI (max.)	
Lingual gyrus	17, 18, 19	R/L	Occipital	20 -82 4	20 -85 0	4.06** 3.30*
Superior Temporal Gyrus (STG)	13, 22, 39, 42	R	Temporal	64 38 20	65 -40 20	3.97* 3.29*

Talairach/MNI coordinates and t-values are referred to the peak activity in each brain region. Italic numbers indicate maximal brain electrical activity in the corresponding BA. Only clusters of size ≥ 9 voxels are reported

** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, L left, R right, BA Brodmann area, MNI Montreal Neurological Institute

Table 2 sLORETA results from the contrast: "Deviant" versus "Standard" (1000 vs. 500 Hz pure tones) in the N1/MMN time window from 83 to 95 ms post stimulus-onset during active listening

Brain region	Coordinates (X, Y, Z)			t-value		No. of voxels
				Max.	Min.	
Structure	BA	Hemisphere	Lobe	Talairach (max.)	MNI (max.)	
Inferior Parietal Lobule (IPL)	7, 39, 40	R	Parietal/Temporal	45 -66 40	45 -70 40	8.12** 4.66**

Talairach/MNI coordinates and t-values are referred to the peak activity in each brain region. Italic numbers indicate maximal brain electrical activity in the corresponding BA. Only clusters of size ≥ 9 voxels are reported

** $p < 0.01$, L left, R right, BA Brodmann area, MNI Montreal Neurological Institute

Table 3 sLORETA results from the contrast: “Deviant” versus “Standard” (1000 vs. 500 Hz pure tones) in the P3 time window from 269 to 322 ms post stimulus-onset during passive listening

Brain region				Coordinates (X, Y, Z)						t-value		No. of voxels
Structure	BA	Hemisphere	Lobe	Talairach (max.)			MNI (max.)			Max.	Min.	
Insula	13	R/L	Sub-lobar	30	-33	20	30	-35	20	4.80**	3.59*	11
Lingual Gyrus	18	R	Occipital	10	-78	0	10	-80	-5	4.78**	3.59*	11

Talairach/MNI coordinates and t-values are referred to the peak activity in each brain region. Italic numbers indicate maximal brain electrical activity in the corresponding BA. Only clusters of size ≥ 9 voxels are reported

** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, L left, R right, BA Brodmann area, MNI Montreal Neurological Institute

Table 4 sLORETA results from the contrast: “Deviant” versus “Standard” (1000 vs. 500 Hz pure tones) in the P3 time window from 253 to 351 ms post stimulus-onset during active listening

Brain region				Coordinates (X, Y, Z)						t-value		No. of voxels
Structure	BA	Hemisphere	Lobe	Talairach (max.)			MNI (max.)			Max.	Min.	
Precuneus	7, 19, 23, 31	R/L	Parietal/Occipital	20	-75	45	20	-80	45	5.11**	4.03**	132
Cingulate Gyrus	31	R/L	Limbic	15	-42	25	15	-45	25	4.86**	4.06**	20
Precentral Gyrus	4, 6	R	Frontal	45	-8	37	45	-10	40	4.81**	4.08**	13
Superior Temporal Gyrus (STG)	13, 22, 39, 41	R/L	Temporal	-50	-28	15	-50	-30	15	4.79**	4.04**	9
Postcentral Gyrus	2, 3, 7, 40	R/L	Parietal	-50	-24	15	-50	-25	15	4.64**	4.03**	11
Cuneus	7, 18, 19, 30	R/L	Occipital	-10	-76	36	-10	-80	35	4.62**	4.04**	35
Posterior Cingulate	23, 30, 31	R	Limbic	10	-53	16	10	-55	15	4.59**	4.05**	13
Inferior Parietal Lobule (IPL)	39, 40	R	Parietal	35	-47	39	35	-50	40	4.45**	4.04**	22

Talairach/MNI coordinates and t-values are referred to the peak activity in each brain region. Italic numbers indicate maximal brain electrical activity in the corresponding BA. Only clusters of size ≥ 9 voxels are reported

** $p < 0.01$, L left, R right, BA Brodmann area, MNI Montreal Neurological Institute

inferior frontal gyrus (IFG; BAs 9/13/45; t -score 4.86, $p < 0.01$), the left postcentral gyrus (BAs 2/5/7/40; t -score 4.80, $p < 0.01$), the left superior parietal lobule (SPL; BA 7; t -score 4.77, $p < 0.01$), the right precentral gyrus (BAs 6/9; t -score 4.36, $p < 0.01$), and the right inferior parietal lobule (IPL; BA 40; t -score 4.27, $p < 0.01$) in time window

between 244 and 343 ms, corresponding to the time window in which amplitudes of the P3 component were most pronounced during passive and active listening conditions (see “Active tone oddball paradigm—ERPs (N1, MMN and P3)”, “Passive and active deviants—passive and active standards ERPs” sections), see Table 5.

Table 5 sLORETA results from the contrast: “Deviant” during active listening versus “Deviant” during passive listening in the time window between 228 and 456 ms after stimulus onset

Brain region				Coordinates (X, Y, Z)						t-value		No. of voxels
Structure	BA	Hemisphere	Lobe	Talairach (max.)			MNI (max.)			max.	min.	
Middle frontal gyrus	6, 8, 9, 10, 46	R	Frontal	54	12	36	55	10	40	5.24**	4.00**	27
Precuneus	7, 19	L	Parietal	-10	-55	63	-10	-60	65	5.06**	3.81*	47
Inferior frontal gyrus	9, 13, 45	R/L	Frontal	54	11	32	55	10	35	4.86**	3.81*	16
Superior parietal lobule	7	R/L	Parietal	-15	-51	58	-15	-55	60	4.77**	3.81*	11
Precentral gyrus	6, 9	R	Frontal	45	21	36	45	20	40	4.42**	3.81*	9
Inferior parietal lobule	40	R	Parietal	50	-37	43	50	-40	45	4.27**	3.92**	12

Talairach/MNI coordinates and t-values are referred to the peak activity in each brain region. Italic numbers indicate maximal brain electrical activity in the corresponding BA. Only clusters of size ≥ 9 voxels are reported

** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, L left, R right, BA Brodmann area, MNI Montreal Neurological Institute

Passive and active standards

Contrasting standards during both listening conditions (contrast: “Standards” active listening condition > “Standards” passive listening condition) revealed significant activation in the right middle frontal gyrus (BAs 10/11; 40, 53, -11; t -score 4.39; $p < 0.05$) in the time window between 190 and 418 ms. As this contrast revealed only three significant voxels, no table is provided.

Discussion

The present study examined the spatio-temporal dynamics of auditory deviance and target detection in the auditory oddball paradigm by combining the advantages of the EEG-ERP methodology and the sLORETA source localization technique within the same experiment and subjects (i.e., within subject design). The design included both, passive as well as active listening conditions to specify and contrast the neural mechanisms underlying active and passive deviance and target detection. To this end, participants were instructed to listen (1) passively to pure tones without giving an overt behavioral response (experimental block 1) and (2) to listen to pure tones while being engaged in an active task (experimental block 2) which afforded to distinguish between the two presented pure tones by responding to the deviants by giving an overt behavioral response (button press).

Time course of passive and active deviance and target detection

Passive and active listening elicited an N1 and P3 component and additionally an MMN as difference potential when deviants were contrasted against standards. Amplitudes of the MMN which temporally overlapped with the amplitudes of the N1 were significantly more negative for deviant as compared to standard pure tones during passive and active listening conditions. This modulation pattern is in line with those reported in previous ERP studies using comparable auditory oddball paradigms with pure tones (e.g., see [81, 82]). Comparisons between deviants or standards during active versus passive listening (see “Passive and active deviants— passive and active standards ERPs,” “Passive and active deviants” and “Passive and active standards” sections) revealed no significant amplitude differences in the time window of the N1/MMN when passive and active listening conditions were compared against each other. Thus, voluntary guidance of selective attention to deviants may not facilitate deviance detection in early time windows of cortical stimulus processing (N1/MMN) beyond passive listening. This finding supports the assumption of particularly the MMN reflecting pre-attentive sensory stimulus discrimination [38] and automatic (involuntarily) auditory change detection [39, 40], i.e., processes that cannot be influenced by task-related attentive

processes. Regarding the overlap between amplitudes of the N1 and the MMN additional explanations for MMN modulation during auditory deviance processing have been proposed: as shown in Figs. 1 and 2, the time window of the N1 significantly overlapped with the MMN. In addition, N1 amplitudes were significantly reduced to standards during passive and active listening conditions. This may be explained by the observation that neurons reacting to standards only show a reduced electrical activity due to repeated stimulus presentation leading to habituation of these particular neurons. In contrast, neurons that fire in response to deviants show a much higher electrical activity. According to the literature, this phenomenon might be explained by the so-called refractoriness of certain neurons and thus by their selective sensitivity to different frequencies [36, 83, 84]. Hence, due to the amplitude overlap of the MMN and the N1, MMN modulation could also result from neural adaptation in the auditory cortex [85]. However, whether this mechanism actually underlies N1/MMN overlap has not been sufficiently clarified yet and requires further neurophysiological testing.

Neural sources of passive and active deviance and target detection**Early time windows (N1/MMN)**

When passive listening to “Deviants” vs. “Standards” was compared, source localization with sLORETA revealed activation in the left and right occipital cortex as well as in the right superior temporal gyrus (STG; BA 22) in the N1/MMN time window. Activation of the right STG included the auditory cortex (BA 42) and multisensory association areas (BAs 39/22). This is well in line with the idea of bottom-up and stimulus-driven deviance detection. During active processing of “Deviants” vs. “Standards” the largest voxel cluster was located in the right inferior parietal lobule (IPL; BAs 39/40). The right IPL is part of the ventral attention network (VAN) and plays an important role in visuospatial attention and attentive monitoring of stimuli for goal-directed eye or limb movements [86]. Thus, during active listening IPL activation during early stages of deviance processing (i.e., in the N1/MMN time window) may be a consequence of anticipatory control of attention in order to maintain current task goals (i.e., the voluntary selection of deviant stimuli). Altogether, this suggests that during passive and active listening early stages of deviance processing may be modulated by different brain regions and neural processes although, at a cortical level, with respect to ERPs, N1 and MMN amplitude modulation did not differ significantly between passive and active listening conditions.

Late time windows (P3)

For the time window corresponding to the P3 component the contrast “Deviants” > “Standards” revealed activation

of the right and left insula during passive listening. Activation of the left and the right insula in the P3 window during passive listening is in line with previous studies reporting involvement of the insula (in particular the right insula) in auditory processing [87] and target detection (e.g., see [88]). More specifically, the insula is part of the VAN and also part of the so-called *salience network* (SN) [18, 19] that marks stimulus events as salient for additional processing and mediates activation of and between brain networks involved in bottom-up and top-down controlled attention. Crucially, during active listening, P3 modulation elicited by deviants as compared to standards was associated with activation in a distributed network including the precuneus and surrounding areas in the superior parietal lobule (SPL; BA 7), the posterior cingulate cortex (PPC; BAs 23/31) as well as motor-related areas. Most of the aforementioned brain regions form part of the dorsal attention networks (DAN). The present results therefore suggest that activation of brain regions belonging to the DAN network may occur only during active listening and during later time windows (P3) associated with voluntary guided target detection. Interestingly, the largest voxel cluster (size: 132 voxels) was located within the precuneus/SPL bilaterally. The precuneus is a cortical structure located in the superior parietal cortex. It is one of the core structures of the DAN [4, 14] and associated with voluntary attentional switching [89], but also modulated by saliency [90]. Activation of the precuneus/SPL (e.g., BA 7) was also observed in the contrast comparing processing of deviants during active > passive listening; again in the time P3 time window. In addition, P3 modulation was significantly larger for “Deviant” during active as compared to passive listening. Activation of the precuneus/SPL in the P3 time window during active listening may therefore indeed indicate the increase in attentional demands from passive to active, attentive and thus, voluntary and top-down controlled target detection.

Taken together, the sLORETA source localization analysis support the hypothesis that unattended (passive) as well as attended deviance and target detection elicit cortical activations in spatially distributed brain regions belonging to different brain networks including the VAN, DAN and SN.

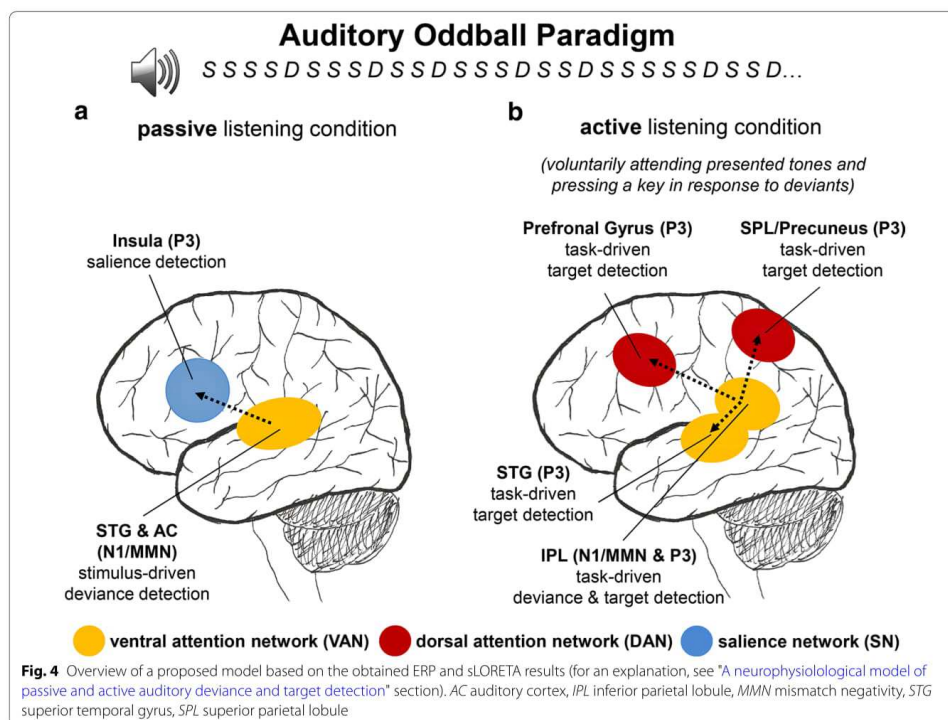
A neurophysiological model of passive and active auditory deviance and target detection

As illustrated in Fig. 4, based on the results of the present study a neurophysiological model of passive and active auditory deviance and target detection can be proposed that may act as a guide for future research. As shown in Fig. 4, this model illustrates that passive and active auditory deviance detection in the auditory oddball paradigm are associated with activation of brain regions belonging

to at least two different brain networks: these include on the one hand auditory processing regions in the STG (e.g., BA 22) and the insula (BA 13) as key region of the VAN and SN involved in passive auditory deviance detection, and on the other hand, parietal and frontal brain regions as key regions of the VAN and particularly of the DAN involved in task-related auditory deviance and target detection [18, 91]. Activation of the STG and insula during passive listening is in close agreement with previously conducted neuroimaging studies combining fMRI with multi-channel EEG recordings during an auditory oddball paradigm and a passive listening task [10, 12]. Results of these studies obtained from fMRI indicated comparable cortical activations in the right STG and the right superior temporal plane (BAs 41/42) and right anterior insula during passive listening of auditory deviant stimuli. Also, going beyond previous research, the present results suggest that during passive listening activation of the VAN and the SN in particular may occur at later stages of stimulus selection, i.e., when deviants in contrast to standards are selected for further processing and associated with the elicitation of a P3 component. Earlier processing stages associated with automatic deviance detection as reflected by N1/MMN modulation on the contrary seem to be related specifically with activation of sensory brain regions belonging to the VAN (superior temporal gyrus) as well as with visual cortical activation. Although brain regions in the visual cortex, such as the lateral occipital cortex are typically associated with the processing of visual information (e.g., visual objects) in visual spatial attention tasks [21–23], more recent functional imaging studies [9, 92] showed in line with our findings that specific regions in the visual cortex (such as the LOC or the lingual gyrus in the medial visual cortex) may be activated during the processing of salient acoustic stimuli [24] and as suggested by our study this may occur even or specifically if no task is at hand. Moreover, in contrast to passive listening, during active listening auditory processing may be fully taken over by the brain's attention networks including activation of brain regions belonging to the VAN during deviance detection in the N1/MMN time window and of the DAN during target detection in the P3 time window.

Limitations and future outlook

Although the results of the present study including the proposed model support a number of the hypotheses tested there are limitations that must be taken with caution. A major disadvantage of the present study may be the small sample size. However, effect sizes calculated for the *t*-tests reported under 3.2–3.5 revealed at least moderate effects (Cohen's $d \geq 0.6$) resulting in a post hoc power estimation of at least 0.6. Nevertheless, due to the small



sample size the generalizability of the reported effects and the proposed model may be limited (see Fig. 4).

Another confound in the present study might be the temporal overlap of the N1 and MMN component. This phenomenon may be observed when the perceptual difference between "Deviant" and "Standards" is particularly prominent in the frequency domain [93]. Regarding the question which and how many brain networks may be activated during passive versus active deviance and target detection further research may unravel the functional connectivity between the hypothesized networks. The present results suggest that besides the VAN and DAN, the SN may indeed play an important role in auditory deviance and target detection during passive listening. In contrast to the VAN, the SN is believed to be involved in the detection of stimulus saliency, expectancy and automatic selection of an adaptive and suitable (behavioral) response [18]. The core structure of the SN consists of the dorsal part of the ACC (dACC; BAs 24/32/33), sub-cortical and limbic structures (e.g. amygdala), as well as

both insulae bilaterally [91]. Given the high degree of functional and anatomical overlap between the SN and the VAN, some researchers see both networks as parts of the same system [94]. However, given that according to meta-analytic findings the VAN should be more active when stimuli are task-relevant which was confirmed in this study and the fact that, in this study activation of the insula was not found during active listening, the present results agree with the notion to conceptualize the SN and VAN as two distinct networks [95, 96] with distinct roles during auditory processing.

Yet, another restriction that needs to be mentioned is related to the mathematical algorithms implemented in sLORETA. These algorithms are mainly based on non-parametric voxel-by-voxel comparisons for which sLORETA results—like conventional fMRI results—should not be interpreted causally. To overcome some of these methodological limitations, the application of repetitive transcranial magnetic stimulation (rTMS) may offer a non-invasive and thus elegant way to selectively inhibit

or facilitate cortical activity in superficial brain regions (e.g., IPL or SPL/precuneus) and even in deeper cortical structures such as the insula [97] by applying fast trains of electromagnetic pulses [98]. Hence, in future studies, rTMS would offer potential prove for the neurophysiological model derived from the present data regarding passive as well as active auditory deviance and target detection.

Conclusion

In summary, the present study investigated the temporal and spatial dynamics of auditory deviance and target detection in an auditory oddball paradigm by combining EEG-ERP and sLORETA methods. Despite abundant previous research investigating either the time course or the neural sources and brain structures of auditory processing in the auditory oddball paradigm the present study is one of the few studies so far that combined analysis of ERPs with sLORETA source imaging during passive and active listening conditions in a within subject design in an attempt to explore when and where in the brain auditory deviance and target detection takes place during passive and active listening conditions. The results of the present study as well as the neurophysiological model derived from the current findings may be tentative due to the small sample size but may bolster future studies validating the suggested temporal activation pattern in larger samples of participants.

Authors' contributions

Both authors contributed extensively to the work presented in this paper. Both authors made substantial contributions to the conception and design, the analysis and interpretation of the data. CJ and CH designed the experiment. CJ ran the experiment and collected the data. CJ analyzed the data with support of CH. CJ and CH interpreted the data and CJ and CH wrote the manuscript. Both authors read and approved the final manuscript.

Author details

¹ University of Tuebingen, Tuebingen, Germany. ² Institute of Psychology and Education, Applied Emotion and Motivation Research, University of Ulm, Ulm, Germany.

Acknowledgements

We would like to thank Prof. Dr. Dr. Markus Raab for the opportunity to use the EEG laboratory located at the Institute of Psychology of the German Sport University Cologne, Germany.

Competing interests

The authors declare that they have no competing interests.

Availability of data and materials

The datasets used and/or analysed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

Consent for publication

The manuscript *does not include* details, images, or videos relating to an individual person. All figures provided in this manuscript are created by the authors of this manuscript.

Ethics approval and consent to participate

The experiment (including EEG recordings) was conducted at the Institute of Psychology of the German Sport University Cologne, Germany. The experimental protocol complied with the Declaration of Helsinki and was approved by the local ethics committee of the German Sport University Cologne, Germany (<https://www.dshs-koeln.de/institut-fuer-paedagogik-und-philosophie/forschung/antraege-an-die-ethikkommission/>). Participants gave written informed consent prior to the start of the experiment.

Funding

This study was supported by the German Research Foundation (DFG; HE5880-3/1), awarded to CH.

Publisher's Note

Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Received: 7 February 2017 Accepted: 28 March 2018

Published online: 19 April 2018

References

- Watkins S, Dalton P, Lavie N, Rees G. Brain mechanisms mediating auditory attentional capture in humans. *Cereb Cortex*. 2007;17:1694–700.
- Halgren E, Squires NK, Wilson CL, Rohrbaugh JW, Babb TL, Crandall PH. Endogenous potentials generated in the human hippocampal formation and amygdala by infrequent events. *Science*. 1980;210:803 LP–805LP.
- Bledowski C, Prvulovic D, Goebel R, Zanella FE, Linden DEJ. Attentional systems in target and distractor processing: a combined ERP and fMRI study. *Neuroimage*. 2004;22:530–40.
- Kim H. Involvement of the dorsal and ventral attention networks in oddball stimulus processing: a meta-analysis. *Hum Brain Mapp*. 2014;35:2265–84.
- Benington JY, Polich J. Comparison of P300 from passive and active tasks for auditory and visual stimuli. *Int J Psychophysiol*. 1999;34:171–7.
- Gurtubay IG, Alegre M, Labarga A, Malanda A, Iriarte J, Artieda J. Gamma band activity in an auditory oddball paradigm studied with the wavelet transform. *Clin Neurophysiol*. 2001;112:1219–28.
- Kennan RP, Horovitz SG, Maki A, Yamashita Y, Koizumi H, Gore JC. Simultaneous recording of event-related auditory oddball response using transcranial near infrared optical topography and surface EEG. *Neuroimage*. 2002;16:587–92.
- Lee T-W, Yu YW-Y, Wu H-C, Chen T-J. Do resting brain dynamics predict oddball evoked-potential? *BMC Neurosci*. 2011;12:1–10.
- Kiehl KA, Laurens KR, Duty TL, Forster BB, Liddle PF. Neural sources involved in auditory target detection and novelty processing: an event-related fMRI study. *Psychophysiology*. 2001;38:133–42.
- Liebenthal E, Ellingson ML, Spanaki MV, Prieto TE, Ropella KM, Binder JR. Simultaneous ERP and fMRI of the auditory cortex in a passive oddball paradigm. *Neuroimage*. 2003;19:1395–404.
- Linden DEJ, Prvulovic D, Formisano E, Völlinger M, Zanella FE, Goebel R, et al. The functional neuroanatomy of target detection: an fMRI study of visual and auditory oddball tasks. *Cereb Cortex*. 1999;9:815–23.
- Müller BW, Stude P, Nebel K, Wiese H, Ladd ME, Forsting M, et al. Sparse imaging of the auditory oddball task with functional MRI. *NeuroReport*. 2003;14:1597–601.
- Opitz B, Mecklinger A, von Cramon DY, Kruggel F. Combining electrophysiological and hemodynamic measures of the auditory oddball. *Psychophysiology*. 1999;36:142–7.
- Corbetta M, Shulman GL. Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nat Rev Neurosci*. 2002;3:215–29.
- Vossel S, Geng JJ, Fink GR. Dorsal and ventral attention systems: distinct neural circuits but collaborative roles. *Neurosci*. 2014;20:150–9.
- Rossi AF, Pessoa L, Desimone R, Ungerleider LG. The prefrontal cortex and the executive control of attention. *Exp Brain Res*. 2009;192:489–97.
- Palaniyappan L, Liddle PF. Does the salience network play a cardinal role in psychosis? An emerging hypothesis of insular dysfunction. *J Psychiatry Neurosci*. 2012;37:17–27.

18. Menon V, Uddin LQ. Saliency, switching, attention and control: a network model of insula function. *Brain Struct Funct*. 2010;214:655–67.
19. Seeley WW, Menon V, Schatzberg AF, Keller J, Glover GH, Kenna H, et al. Dissociable intrinsic connectivity networks for salience processing and executive control. *J Neurosci*. 2007;27:2349–56.
20. Sridharan D, Levitin DJ, Menon V. A critical role for the right fronto-insular cortex in switching between central-executive and default-mode networks. *Proc Natl Acad Sci*. 2008;105:12569–74.
21. Grill-Spector K, Kushnir T, Edelman S, Avidan G, Itzhak Y, Malach R. Differential processing of objects under various viewing conditions in the human lateral occipital complex. *Neuron*. 1999;24:187–203.
22. Grill-Spector K, Kourtzi Z, Kanwisher N. The lateral occipital complex and its role in object recognition. *Vis Res*. 2001;41:1409–22.
23. Murray SO, Wojciulik E. Attention increases neural selectivity in the human lateral occipital complex. *Nat Neurosci*. 2004;7:70–4.
24. McDonald JJ, Störmer VS, Martinez A, Feng W, Hillyard SA. Salient sounds activate human visual cortex automatically. *J Neurosci*. 2013;33:9194–201.
25. Ji J, Porjesz B, Begleiter H, Chorlian D. P300: the similarities and differences in the scalp distribution of visual and auditory modality. *Brain Topogr Kluser Acad Publ Plenum Publ*. 1999;11:315–27.
26. Kemner C, Verbaten MN, Cuperus JM, Camfferman G, van Engeland H. Auditory event-related brain potentials in autistic children and three different control groups. *Biol Psychiatry*. 1995;38:150–65.
27. Anderer P, Pascual-Marqui RD, Semlitsch HV, Saletu B. 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). *Electroencephalogr Clin Neurophysiol Potentials Sect*. 1998;108:160–74.
28. Grimm S, Escera C. Auditory deviance detection revisited: evidence for a hierarchical novelty system. *Int J Psychophysiol*. 2012;85:88–92.
29. Polich J. Updating P300: an integrative theory of P3a and P3b. *Clin Neurophysiol*. 2007;118:2128–48.
30. Polich J, Kok A. Cognitive and biological determinants of P300: an integrative review. *Biol Psychol*. 1995;41:103–46.
31. Squires NK, Squires KC, Hillyard SA. Two varieties of long-latency positive waves evoked by unpredictable auditory stimuli in man. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*. 1975;38:387–401.
32. Luck SJ. An introduction to the event-related potential technique. Cambridge: MIT Press; 2005.
33. Näätänen R, Paavilainen P, Rinne T, Alho K. The mismatch negativity (MMN) in basic research of central auditory processing: a review. *Clin Neurophysiol*. 2007;118:2544–90.
34. Garrido MI, Kilner JM, Stephan KE, Friston KJ. The mismatch negativity: a review of underlying mechanisms. *Clin Neurophysiol Off J Int Fed Clin Neurophysiol*. 2009;120:453–63.
35. Duncan CC, Barry RJ, Connolly JF, Fischer C, Michie PT, Näätänen R, et al. Event-related potentials in clinical research: guidelines for eliciting, recording, and quantifying mismatch negativity, P300, and N400. *Clin Neurophysiol*. 2009;120:1883–908.
36. Campbell T, Winkler I, Kujala T. N1 and the mismatch negativity are spatiotemporally distinct ERP components: disruption of immediate memory by auditory distraction can be related to N1. *Psychophysiology*. 2007;44:530–40.
37. Näätänen R, Picton T. The N1 wave of the human electric and magnetic response to sound: a review and an analysis of the component structure. *Psychophysiology*. 1987;24:375–425.
38. Näätänen R, Alho K. Mismatch negativity—a unique measure of sensory processing in audition. *Int J Neurosci*. 1995;80:317–37.
39. Escera C, Alho K, Schröger E, Winkler I. Involuntary attention and distractibility as evaluated with event-related brain potentials. *Audiol Neuro Otol*. 2000;5:151–66.
40. Escera C, Alho K, Winkler I, Näätänen R. Neural mechanisms of involuntary attention to acoustic novelty and change. *J Cogn Neurosci*. 1998;10:590–604.
41. Patel SH, Azzam PN. Characterization of N200 and P300: selected studies of the event-related potential. *Int J Med Sci*. 2005;2(4):147–54.
42. Picton TW. The P300 wave of the human event-related potential. *J Clin Neurophysiol*. 1992;9:456–79.
43. Debener S, Kranczoch C, Herrmann CS, Engel AK. Auditory novelty oddball allows reliable distinction of top-down and bottom-up processes of attention. *Int J Psychophysiol*. 2002;46:77–84.
44. Kok A. On the utility of P3 amplitude as a measure of processing capacity. *Psychophysiology*. 2001;38:557–77.
45. Donchin E, Coles M. Is the P300 component a manifestation of context updating? *Behav Brain Sci*. 1988;11:357–74.
46. Birn RM, Cox RW, Bandettini PA. Detection versus estimation in event-related fMRI: choosing the optimal stimulus timing. *Neuroimage*. 2002;15:252–64.
47. Pascual-Marqui RD. Review of methods for solving the EEG inverse problem. *Int J Bioelectromagn*. 1999;1:75–86.
48. Vitacco D, Brandeis D, Pascual-Marqui R, Martin E. Correspondence of event-related potential tomography and functional magnetic resonance imaging during language processing. *Hum Brain Mapp*. 2002;17:4–12.
49. Pascual-Marqui RD, Michel CM, Lehmann D. Low resolution electromagnetic tomography: a new method for localizing electrical activity in the brain. *Int J Psychophysiol*. 1994;18:49–65.
50. Mulert C, Jäger L, Schmitt R, Bussfeld P, Pogarell O, Möller H-J, et al. Integration of fMRI and simultaneous EEG: towards a comprehensive understanding of localization and time-course of brain activity in target detection. *Neuroimage*. 2004;22:83–94.
51. Mulert C, Pogarell O, Juckel G, Rujescu D, Giegling I, Rupp D, et al. The neural basis of the P300 potential. *Eur Arch Psychiatry Clin Neurosci*. 2004;254:190–8.
52. Volpe U, Mucci A, Bucci P, Merlotti E, Galderisi S, Maj M. The cortical generators of P3a and P3b: a LORETA study. *Brain Res Bull*. 2007;73:220–30.
53. Justen C, Herbert C. Snap your fingers! An ERP/sLORETA study investigating implicit processing of self- vs. other-related movement sounds using the passive oddball paradigm. *Front Hum Neurosci*. 2016;10:465.
54. Williams LM, Simms E, Clark CR, Paul RH, Rowe D, Gordon E. The test-retest reliability of a standardized neurocognitive and neurophysiological test battery: “Neuromarker”. *Int J Neurosci*. 2005;115:1605–30.
55. Millisecond: Auditory Oddball Task [Internet]. 2017 [cited 2017 Jan 28]. <http://www.millisecond.com/download/library/Oddball/>.
56. Jurcak V, Tsuzuki D, Dan I. 10/20, 10/10, and 10/5 systems revisited: their validity as relative head-surface-based positioning systems. *Neuroimage*. 2007;34:1600–11.
57. Zanow F, Knösche TR. ASA—advanced source analysis of continuous and event-related EEG/MEG signals. *Brain Topogr*. 2004;16:287–90.
58. Ille N, Berg P, Scherg M. Artifact correction of the ongoing EEG using spatial filters based on artifact and brain signal topographies. *J Clin Neurophysiol*. 2002;19:113–24.
59. Delorme A, Makeig S. EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *J Neurosci Methods*. 2004;134:9–21.
60. Delorme A. Statistical methods. In: Webster JG, editor. *Encyclopedia of medical devices and instrumentation*. Hoboken: Wiley; 2004. p. 240–56.
61. Benjamini Y, Hochberg Y. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *J R Stat Soc Ser B*. 1995;1:289–300.
62. Lage-Castellanos A, Martínez-Montes E, Hernández-Cabrera JA, Galán L. False discovery rate and permutation test: an evaluation in ERP data analysis. *Stat Med*. 2010;29:63–74.
63. Groppe DM, Urbach TP, Kutas M. Mass univariate analysis of event-related brain potentials/fields I: a critical tutorial review. *Psychophysiology*. 2011;48:1711–25.
64. Groppe DM, Urbach TP, Kutas M. Mass univariate analysis of event-related brain potentials/fields II: simulation studies. *Psychophysiology*. 2011;48:1726–37.
65. Mass Univariate ERP Toolbox [Internet]. 2017 [cited 2017 Jan 28]. http://openwetware.org/wiki/Mass_Univariate_ERP_Toolbox.
66. Bullmore ET, Suckling J, Overmeyer S, Rabe-Hesketh S, Taylor E, Brammer MJ. Global, voxel, and cluster tests, by theory and permutation, for a difference between two groups of structural MR images of the brain. *IEEE Trans Med Imaging*. 1999;18:32–42.
67. Manly BFJ. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology texts in statistical science. 2nd ed. London: Chapman & Hall/CRC; 1997.
68. LORETA—Low Resolution Electromagnetic Tomography [Internet]. 2017 [cited 2017 Jan 28]. <http://www.uzh.ch/keyinst/loreta.htm>.
69. Fuchs M, Kastner J, Wagner M, Hawes S, Ebersole JS. A standardized boundary element method volume conductor model. *Clin Neurophysiol*. 2002;113:702–12.

70. Mazziotta J, Toga A, Evans A, Fox P, Lancaster J, Zilles K, et al. A probabilistic atlas and reference system for the human brain: International Consortium for Brain Mapping (ICBM). *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci R. Soc.* 2001;356:1293–322.
71. Lancaster JL, Woldorff MG, Parsons LM, Liotti M, Freitas CS, Rainey L, et al. Automated Talairach Atlas labels for functional brain mapping. *Hum Brain Mapp.* 2000;10:120–31.
72. Talairach J, Tournoux P. *Co-planar stereotaxic atlas of the human brain.* Stuttgart; New York: G. Thieme; 1988.
73. Oostenveld R, Praamstra P. The five percent electrode system for high-resolution EEG and ERP measurements. *Clin Neurophysiol.* 2001;112:713–9.
74. Brett M, Johnsrude IS, Owen AM. The problem of functional localization in the human brain. *Nat Rev Neurosci.* 2002;3:243–9.
75. Nichols TE, Holmes AP. Nonparametric permutation tests for functional neuroimaging: a primer with examples. *Hum Brain Mapp.* 2002;15:1–25.
76. Silva L, Amitai Y, Connors B. Intrinsic oscillations of neocortex generated by layer 5 pyramidal neurons. *Science.* 1991;251:433–5.
77. Haalman I, Vaadia E. Dynamics of neuronal interactions: relation to behavior, firing rates, and distance between neurons. *Hum Brain Mapp.* 1997;5:249–53.
78. Friston KJ. Statistical parametric mapping and other analysis of functional imaging data. In: Toga AW, Mazziotta JC, editors. *Brain Mapp.* 2nd. ed. Amsterdam; Boston: Academic Press; 2002. p. 363–85.
79. Brodmann K, Gary LJ. Brodmann's localization in the cerebral cortex. New York: Springer; 2006.
80. Koelsch S. *Brain and Music.* 1st ed. Chichester, West Sussex; Hoboken, NJ: Wiley-Blackwell: John Wiley & Sons, Inc; 2012.
81. Godey B, Schwartz D, de Graaf J, Chauvel P, Liégeois-Chauvel C. Neuro-magnetic source localization of auditory evoked fields and intracerebral evoked potentials: a comparison of data in the same patients. *Clin Neurophysiol.* 2001;112:1850–9.
82. Zouridakis G, Simos PG, Papanicolaou AC. Multiple bilaterally asymmetric cortical sources account for the auditory N1 m component. *Brain Topogr.* 1998;10:183–9.
83. McEvoy L, Hari R, Imada T, Sams M. Human auditory cortical mechanisms of sound lateralization: II. Interaural time differences at sound onset. *Hear Res.* 1993;67:98–109.
84. Näätänen R, Sams M, Alho K, Paavilainen P, Reinikainen K, Sokolov EN. Frequency and location specificity of the human vertex N1 wave. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol.* 1988;69:523–31.
85. Jääskeläinen IP, Ahveninen J, Bonmassar G, Dale AM, Ilmoniemi RJ, Levänen S, et al. Human posterior auditory cortex gates novel sounds to consciousness. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2004;101:6809–14.
86. Singh-Curry V, Husain M. The functional role of the inferior parietal lobe in the dorsal and ventral stream dichotomy. *Neuropsychologia.* 2009;47:1434–48.
87. Bamiou D-E, Musiek FE, Luxon LM. The insula (Island of Reil) and its role in auditory processing. *Brain Res Rev.* 2003;42:143–54.
88. Müller BW, Achenbach C, Oades RD, Bender S, Schall U. Modulation of mismatch negativity by stimulus deviance and modality of attention. *Neuroreport.* 2002;13.
89. Le TH, Pardo JV, Hu X. 4 T-fMRI study of nonspatial shifting of selective attention: cerebellar and parietal contributions. *J Neurophysiol.* 1998;79:1535–48.
90. Indovina I, Macaluso E. Dissociation of stimulus relevance and saliency factors during shifts of visuospatial attention. *Cereb Cortex.* 2007;17:1701–11.
91. Uddin LQ. Salience processing and insular cortical function and dysfunction. *Nat Rev Neurosci.* 2014;16:55–61.
92. Goldman RI, Wei C-Y, Phillastides MG, Gerson AD, Friedman D, Brown TR, et al. Single-trial discrimination for integrating simultaneous EEG and fMRI: identifying cortical areas contributing to trial-to-trial variability in the auditory oddball task. *Neuroimage.* 2009;47:136–47.
93. Tiitinen H, May P, Reinikainen K, Näätänen R. Attentive novelty detection in humans is governed by pre-attentive sensory memory. *Nature.* 1994;372:90–2.
94. Kucyi A, Hodaie M, Davis KD. Lateralization in intrinsic functional connectivity of the temporoparietal junction with salience- and attention-related brain networks. *J Neurophysiol.* 2012;108:3382–92.
95. Cole MW, Reynolds JR, Power JD, Repovs G, Anticevic A, Braver TS. Multi-task connectivity reveals flexible hubs for adaptive task control. *Nat Neurosci.* 2013;16:1348–55.
96. Power JD, Cohen AL, Nelson SM, Wig GS, Barnes KA, Church JA, et al. Functional network organization of the human brain. *Neuron.* 2011;72:665–78.
97. Ciampi de Andrade D, Gallhardoni R, Pinto LF, Lancelotti R, Rosi J Jr, Marcolin MA, et al. Into the Island: a new technique of non-invasive cortical stimulation of the insula. *Neurophysiol Clin Neurophysiol.* 2012;42:363–8.
98. Walsh V, Cowey A. Transcranial magnetic stimulation and cognitive neuroscience. *Nat Rev Neurosci.* 2000;1:73–9.

Ready to submit your research? Choose BMC and benefit from:

- fast, convenient online submission
- thorough peer review by experienced researchers in your field
- rapid publication on acceptance
- support for research data, including large and complex data types
- gold Open Access which fosters wider collaboration and increased citations
- maximum visibility for your research: over 100M website views per year

At BMC, research is always in progress.

Learn more biomedcentral.com/submissions



Justen, C., & Herbert, C. (2016). Snap your fingers! An ERP/sLORETA study investigating implicit processing of self- vs. other-related movement sounds using the passive oddball paradigm. *Frontiers in Human Neuroscience*, *10*, 465.

<http://doi.org/10.3389/fnhum.2016.00465>



Snap Your Fingers! An ERP/sLORETA Study Investigating Implicit Processing of Self- vs. Other-Related Movement Sounds Using the Passive Oddball Paradigm

Christoph Justen^{1,2} and Cornelia Herbert^{2*}

¹ University of Tübingen, Tübingen, Germany, ² Applied Emotion and Motivation Research, Institute of Psychology and Education, University of Ulm, Ulm, Germany

OPEN ACCESS

Edited by:

Lutz Jäncke,
University of Zurich, Switzerland

Reviewed by:

Karsten Specht,
University of Bergen, Norway
Juliana Yordanova,
Bulgarian Academy of Sciences,
Bulgaria

*Correspondence:

Cornelia Herbert
comelia.herbert@uni-ulm.de

Received: 21 February 2016

Accepted: 05 September 2016

Published: 10 October 2016

Citation:

Justen C and Herbert C (2016) Snap Your Fingers! An ERP/sLORETA Study Investigating Implicit Processing of Self- vs. Other-Related Movement Sounds Using the Passive Oddball Paradigm. *Front. Hum. Neurosci.* 10:465. doi: 10.3389/fnhum.2016.00465

So far, neurophysiological studies have investigated implicit and explicit self-related processing particularly for self-related stimuli such as the own face or name. The present study extends previous research to the implicit processing of self-related movement sounds and explores their spatio-temporal dynamics. Event-related potentials (ERPs) were assessed while participants ($N = 12$ healthy subjects) listened passively to previously recorded self- and other-related finger snapping sounds, presented either as deviants or standards during an oddball paradigm. Passive listening to low (500 Hz) and high (1000 Hz) pure tones served as additional control. For self- vs. other-related finger snapping sounds, analysis of ERPs revealed significant differences in the time windows of the N2a/MMN and P3. A subsequent source localization analysis with standardized low-resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA) revealed increased cortical activation in distinct motor areas such as the supplementary motor area (SMA) in the N2a/mismatch negativity (MMN) as well as the P3 time window during processing of self- and other-related finger snapping sounds. In contrast, brain regions associated with self-related processing [e.g., right anterior/posterior cingulate cortex (ACC/PPC)] as well as the right inferior parietal lobule (IPL) showed increased activation particularly during processing of self- vs. other-related finger snapping sounds in the time windows of the N2a/MMN (ACC/PCC) or the P3 (IPL). None of these brain regions showed enhanced activation while listening passively to low (500 Hz) and high (1000 Hz) pure tones. Taken together, the current results indicate (1) a specific role of motor regions such as SMA during auditory processing of movement-related information, regardless of whether this information is self- or other-related, (2) activation of neural sources such as the ACC/PCC and the IPL during implicit processing of self-related movement stimuli, and (3) their differential temporal activation during deviance (N2a/MMN – ACC/PCC) and target detection (P3 – IPL) of self- vs. other-related movement sounds.

Keywords: finger snapping sounds, EEG, N2a/MMN, P3, source localization

INTRODUCTION

We are exposed to a diversity of different sounds when interacting with our social environment (e.g., voices, music beats, car noises, ring tones of mobile phones and alarm clocks, the sounds of coffee machines, or footsteps). Crucially, each of these sounds may be matched to a unique and characteristic sound source in our acoustic environment. One of the most salient and special types of sounds relevant to our self are those produced by ourselves (e.g., own voice or movement sounds produced during walking, finger tapping, or finger snapping) as well as those sounds produced by other persons in our close surrounding (e.g., other person's voice, footsteps, finger snapping sounds, etc.). Hence, to successfully interact with our social environment, we need to identify whether a perceived sound pattern is behaviorally relevant as well as belonging to us or another person (e.g., one's own vs. another person's voice) and if it is produced by our own or another one's actions and movements, such as one's own vs. other people's footsteps, hand clapping, or finger snapping sounds (Gillihan and Farah, 2005). A perceived stimulus is assigned as being behaviorally relevant, only if this stimulus has a clear self-reference (Damasio and Meyer, 2009). As such, salience is defined as "the top-down intentionally driven behavioral relevance of the stimulus" (c.f. Joos et al., 2014, p. 151).

In fact, the distinction between the self and the external environment is an essential feature of our psychological life (James, 1890/1950; Gillihan and Farah, 2005). Not surprisingly, though, the distinction between "self" and "other" as well as self-related processing, in general, have attracted the attention of cognitive neuroscience (e.g., see Christoff et al., 2011). The temporal and spatial dynamics involved in implicit and explicit self-related processing of stimuli such as one's own face or the subject's own name, have been investigated in a plethora of previous studies (e.g., see Nakamura et al., 2001; Kaplan et al., 2008; Tacikowski and Nowicka, 2010; Tacikowski et al., 2014) as well as in meta-analytic research (Northoff et al., 2006). The findings of this research suggest that particular regions in the brain such as the cortical midline structures (CMS) are involved in the processing of self-related stimuli. This has also been supported by a number of recent studies using less familiar self-related stimuli than the subject's own name or face such as personal and possessive pronouns (e.g., see Sui et al., 2006; Esslen et al., 2008; Zhou et al., 2010; Herbert et al., 2011) or the subject's own belongings such as one's own shoes, umbrella or mobile phone (Miyakoshi et al., 2007; Roye et al., 2010).

On the neurophysiological level, the results of these studies investigating modulation of event-related brain potentials revealed facilitated processing of self-related stimuli as early as in the N2/P2 window for highly salient and familiar stimuli such as the subject's own name or face (e.g., see Caharel et al., 2002). Similar or temporally even earlier event-related potential (ERP) differences, e.g., in the P1 time-window, have been reported, for instance, during visual or acoustic presentation of self- vs. other-related pronouns (Sui et al., 2006; Blume and Herbert, 2014; Herbert et al., 2016) or when individuals were presented

with familiar and unfamiliar own vs. another subject's belongings (Miyakoshi et al., 2007). Taken together, these studies including those using less familiar and less salient self-related stimuli than the subject's own name or face suggest that our brain rapidly and effortlessly discriminates between self- and other-related stimuli even if we are not explicitly instructed to do so. Thus, this preferential processing of self-related stimuli seems to hold true even during mere stimulus exposure when no explicit identification of the stimuli as self-related is required. However, despite the abundant evidence summarized above, it is still unclear whether preferential processing of self-related stimuli also holds true for sensory information produced by own vs. another person's movements (e.g., the acoustic sounds produced by our own or another person's finger snapping, tapping, footsteps, and so forth) and if so, what the neural sources underlying this kind of implicit self-recognition would be.

In everyday life, we often produce hand or finger movements associated with a characteristic sound pattern, e.g., hand clapping or finger snapping. Regarding the sound of a finger snap, it is not only tightly related to oneself, in addition, it is also important for social behavior as finger snapping is often expressed in real life situations when we are interacting with other people (e.g., while singing and/or making music in a band) or in order to capture other people's attention (e.g., students trying to get their teacher's attention). Self-generated movement sounds are dynamic stimuli that are characterized by distinctive and possibly unique sound features (MacPherson et al., 2009). Hence, each person's movement (e.g., a finger snap) should generate a characteristic and perceivable sound pattern that might be distinguished from the sound pattern originating from movement-related information produced by another person, even if the movement is not executed during stimulus presentation (e.g., during the temporally separated perception of previously recorded movement sounds).

Support for this assumption comes from neurophysiological research in monkeys and from research on mirror neurons and action observation. In an animal study, Kohler et al. (2002) could demonstrate an increase in firing rates in ventral premotor regions (F5 mirror neurons) while monkeys were simply listening to the sounds of actions without performing the action. Firing rates were increased only for movement-related sounds (and, for instance, not while monkeys were listening to interesting sounds or own or another monkey's vocalizations). However, the firing rate of these neurons did not differ between sounds that were recorded from the monkey's own or another monkey's movement. Research on human mirror neurons, action observation and action imitation supports these results suggesting that specific brain areas in the inferior frontal gyrus (IFG) and ventral premotor cortex, belonging to the brain's mirror neuron systems, show enhanced activation when performing, imitating or observing hand, foot, or finger movements and also when only listening to the sounds of body movements. Thus, our brain seems to be equipped with special multimodal mirror neurons that code multimodal information about movements even in the absence of these movements.

Despite this evidence, so far, only a few neurophysiological studies with human participants have investigated how and where

sensory information produced by one's own body movements is discriminated in the brain from sensory information produced by another person's movements, when the movement is not executed during stimulus presentation (e.g., during the temporally separated perception of previously recorded movement sounds).

In a recent study, Justen et al. (2014) asked subjects to evaluate previously recorded movement-related stimuli regarding their self- or other-relatedness. Relatively complex movement-related stimuli consisting of long-jump sounds that were recorded across several seconds were chosen and then presented acoustically to participants who were asked to recognize the sounds supposed to be related to their own previously recorded long jumps while the electroencephalogram (EEG) was recorded. A subsequent analysis using standardized low-resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA) localized major neural sources in the right anterior cingulate cortex/medial prefrontal cortex [ACC/MPFC; Brodmann area (BA) 32] and in the right temporoparietal junction (TPJ; BA 40). These cortical regions are frequently associated with self-related processing (e.g., see Qin and Northoff, 2011). However, no specific activation in the IFG or premotor cortical regions was observed. Due to the complexity of the stimuli, no analysis of the time course of stimulus processing was included in the EEG study. Thus, it leaves open the question, at which stages of information processing sounds related to the listener's own long jumps could be earliest discriminated from sounds related to the long jumps belonging to another participant and importantly, whether self-other discrimination would have occurred if sound discrimination had been based on implicit self-related processing. Implicit self-related processing is thought to be mainly related to automatic processing occurring below the level of consciousness and may, therefore, better reflect the operation of self-related processing in everyday life (e.g., in the domain of self-voice recognition, see Graux et al., 2013, 2015). For example, one usually does not explicitly reflect about whether he/she is snapping fingers to a musical rhythm. Alternatively, one is guided by his/her own implicit self-knowledge to make an automatic, adaptive and suitable (behavioral) response.

Event-related potential studies offer the possibility to investigate self-related processing in the temporal domain, even during passive stimulus presentation. Moreover, ERP components can be seen as important neurophysiological indicators of fundamental stages of stimulus processing, spanning the whole processing range from the simple decoding of stimulus features up to conscious perception (e.g., see Kotchoubey, 2006). Using the advantage of ERPs, Hauk et al. (2006) examined the time course of the processing of natural and artificial human finger snapping sounds that were embedded in a passive oddball paradigm. Natural movement-related sounds produced larger mismatch responses in the ERPs than artificially produced control stimuli. This was indexed by the so-called mismatch negativity (MMN) already 100 ms after stimulus onset. Source localization results revealed activation for natural finger snapping sounds in the left primary motor cortex (M1; BA 6) in line with the view mentioned above, that sensorimotor regions, premotor and motor cortex, in particular, are significantly involved in recognizing movement-related body signals, even if the movement itself is not executed. Unfortunately, Hauk

et al. (2006) only used natural and artificial movement-related sounds with no clear self-relatedness. Hence, it remains open (1) when and where during stimulus processing the human brain distinguishes self-related from non-self-related auditory movement-related information when the movement itself is not executed during stimulus presentation and crucially (2) whether the observed brain activity patterns would be specific for the perception of sounds related to one's "own" vs. "another" person's movements or (3) would also occur during discrimination of sounds that are movement-unrelated. To shed light on these questions, the present study uses a passive oddball paradigm with (1) movement-unrelated pure tones devoid of any personal reference and (2) sounds previously recorded from one's own and other-related finger snapping sounds and investigates modulation of ERPs elicited during passive listening to these stimuli in combination with sLORETA.

To study ERPs and their modulation by different kinds of stimuli (pure tones vs. self- and other-related snapping sounds) in the present study, the well-established and robust auditory oddball paradigm was used (Squires et al., 1975). During the oddball paradigm, stimuli are typically presented as rare (or deviant) stimuli (e.g., pure tones or natural sounds) among frequent (or standard) stimuli. Deviant differ from standard stimuli in at least one perceptual dimension (for instance, a difference in frequency, pitch or loudness; Rosburg, 2003). According to the literature, both standard and deviant stimuli elicit the N1 component (with highest amplitudes for deviant stimuli; Luck, 2005) which is thought to be a neurophysiological correlate of selective attention (Luck and Hillyard, 1994) and working memory (Hillyard et al., 1973). For acoustic stimuli such as pure tones, the main neural generators of the N1 can be found in the primary and secondary auditory cortices (A1 and A2; BAs 41/42) in the superior temporal gyri (STG)/Heschl's gyri and adjacent to the planum temporale (PT; Zouridakis et al., 1998; Godey et al., 2001). Besides the N1, deviant stimuli have been found to elicit the N2 and the P3 component (for an extensive introduction, see Luck, 2005). The N2 component is a negative deflection in the ERP waveform, primarily with a scalp topography over anterior electrode sites. Given the existing literature, the N2 can be subdivided into three distinct components: the auditory N2a or mismatch negativity (MMN), the N2b, and the N2c component, respectively (Patel and Azzam, 2005)¹. The MMN is associated with auditory deviance detection (e.g., see Grimm and Escera, 2012). It is computed by subtracting the averaged ERPs elicited by standard stimuli from those in response to deviant stimuli. As the N2a/MMN is peaking between 100 and 250 ms after stimulus onset (Garrido et al., 2009), it may even overlap with the aforementioned N1 (e.g., see Campbell et al., 2007) that usually peaks between 80 and 120 ms after stimulus onset (Näätänen and Picton, 1987). Neurophysiological evidence suggests that the N2a/MMN reflects matching of the incoming stimulus to its internally stored representation (or template) occurring temporally before

¹As the N2b and N2c are not relevant for the current experiment, these subcomponents will not be discussed in detail here (for a comprehensive review see Patel and Azzam, 2005; Folstein and van Petten, 2008).

stimulus categorization (Patel and Azzam, 2005). It is therefore thought to be a neurophysiological correlate of pre-attentive sensory stimulus discrimination (Näätänen and Alho, 1995) and automatic auditory change detection (Escera et al., 1998), even during passive auditory stimulus presentation (Näätänen et al., 2007). In response to pure tones, neural generators of the N2a/MMN can be found in multiple cortical areas, including auditory sensory cortices such as A1 and A2 (BAs 41/42), the dorsolateral prefrontal cortex (DLPFC; BAs 9/46), ACC (BAs 24/32/33) and the insular cortex (BA 13). In particular, the ACC is a cortical structure involved in self-related processing (Qin and Northoff, 2011), error processing (Bush et al., 2000) and attention modulation (Weissman et al., 2005), whereas the insula plays an essential role during allocation of auditory attention and detection of novel and salient auditory stimuli (Bamiou et al., 2003). More specifically, both regions are known to be part of the 'salience network' (SN; Seeley et al., 2007; Uddin, 2014), which akin to the CMS is involved in the detection of stimulus salience and thereby being responsible for an automatic, adaptive and suitable (behavioral) response (Menon and Uddin, 2010). However, neurophysiological evidence that the aforementioned cortical structures and/or the SN are activated during the perception of self-related movement stimuli such as finger snapping sounds is still lacking.

Like the N2a/MMN, the P3 is elicited only in response to unexpected or salient stimuli (Squires et al., 1975). For acoustic stimuli such as pure tones, P3 amplitudes are most pronounced between 300 and 450 ms post-stimulus at central-parietal and parietal electrode sites (Polich and Kok, 1995). Generally, the elicitation of the P3 depends on whether the deviant stimulus is sufficiently salient from the standard stimulus to allocate and direct attention (Picton, 1992). As a result, the P3 is believed to reflect a voluntary switching mechanism of attention given adequate change (Escera et al., 1998, 2000) and target detection (Debener et al., 2005). Moreover, the P3 has been suggested to reflect a process based on memory updating which is guided by stimulus evaluation (Kok, 2001) and context updating (Donchin and Coles, 1988; Polich, 2007). Previous oddball studies using pure tones suggest that neural activation in the P3 window may partly originate in the parietal and temporal cortices (BAs 39/40) although generally the neural underpinnings of the P3 are still poorly understood (Polich, 2007) and may vary as a function of stimulus salience (e.g., see Downar et al., 2002).

As far as temporal processing is concerned, we expected that ERPs elicited during passive listening will discriminate previously recorded self- from other-related finger snapping sounds, possibly already at very early sensory processing stages. With regard to the previous literature, an important open question is, whether discrimination will already occur in the time windows where discrimination between deviant and frequent pure tone stimuli is possible (e.g., in the time window of the N1 and N2a/MMN) or whether discrimination between self- vs. other-related snapping sounds is possible only at later stages of information processing (e.g., in the time window of the P3).

In situations where fMRI is not accessible, electrotopographic methods such as sLORETA that model and localize brain electrical activity based on multi-channel EEG recordings have

been very fruitful, even for localizing activity in medial cortical brain structures such as the ACC (e.g., see Pizzagalli et al., 2001), which are thought to play an imminent role in self-related processing (for a review, see Northoff and Bermpohl, 2004; Northoff et al., 2006). Methodologically, sLORETA has been developed to make assumptions about the location of neural generators underlying brain electrical activity by estimating the maximally smoothed linear inverse solution (Pascual-Marqui et al., 1994; Pascual-Marqui, 1999, 2002). The validation of the sLORETA algorithm has been confirmed by various studies including studies with combined fMRI-EEG (e.g., see Vitacco et al., 2002). More specifically, an elegant study by Mulert et al. (2004) employed a 'classical' oddball paradigm with pure tones to compare brain activations measured by fMRI with those obtained using sLORETA. Results show that sLORETA successfully estimates sources of the underlying neural correlates of unimodal auditory stimuli with minimal localization error (which is due to the low-resolution of calculated sLORETA images). Accordingly, in the present study, sLORETA was used to estimate the neural sources underlying implicit discrimination of self- vs. other-related finger snapping sounds and to compare the activation patterns produced by these stimuli with those obtained for pure tones in the oddball paradigm. In particular, extending this previous research will help to explore whether brain regions belonging to the CMS are also involved in implicit processing of self-related movement sounds when the movement itself is not executed and whether listening to these sounds leads to stronger activity increases in the IFG and sensorimotor regions of the mirror neuron systems for sounds belonging to one's own vs. another's snapping movements.

MATERIALS AND METHODS

Participants

Twelve university students (seven females, five males) between 19 and 26 years old ($M = 21.3$ years, $SD = 2.15$) of the German Sports University Cologne participated in the present study. All participants were in good health and reported no psychological or hearing disorders. Nine participants were right-handed according to the Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield, 1971). All participants were naïve concerning the hypotheses of the experiment and had no previous experience with participation in a similar experiment. The experiment complied with the Declaration of Helsinki and was approved by the local ethics committee. Furthermore, all participants gave written informed consent before the start of the experiment and received monetary compensation (12 Euros) for their participation. The experiment (including EEG recordings) had been conducted at the Institute of Psychology of the German Sport University Cologne, Germany.

General Procedure

Individual finger snapping sounds were recorded for each participant. They were told that the recordings would be used to build-up a standardized database containing natural movement sounds to be used in future studies (see also Graux et al., 2013,

2015 for a similar cover story). The recorded sound files were edited by the experimenter while participants answered questions about their handedness and health. Subsequently, participants were prepared for the EEG recording session. Before the start of the EEG session, participants had been seated in a comfortable chair and were informed about the general procedures of EEG recordings and the experiment. The experiment contained in total three different blocks. It always started with the passive pure tone oddball paradigm (block 1), which was followed by two blocks of the passive ‘Self-Other’ oddball paradigm (blocks 2 and 3). Block order of blocks 2 and 3 was counter-balanced across participants. The time interval between recording of each participant’s individual finger snapping sound and the start of block 2 was about 45 min. After the experiment, participants were invited to answer open as well as closed questions regarding the experimental set-up including their ability to recognize their own previously recorded finger snapping sounds. Finally, participants were debriefed regarding the purpose of the experiment.

Stimulus Generation

Individual finger snapping sounds were recorded using a stationary Zoom H1 sound recorder (Zoom, Tokyo, Japan) mounted on a small MAGNESIT COPTER CB2.7 tripod (Cullmann Germany GmbH, Langenzenn, Germany). Participants sat centric in front of the sound recorder, with a distance of approximately 30 cm. Each participant was instructed to perform 10 finger snaps in total using his/her dominant hand with an interval of approximately 1 s to avoid overlapping sound recordings. The sound of a finger snap was created by rapidly forcing out air between two fingers (usually thumb and middle finger) with a characteristic audible snap. Intra- and inter-individual cross-correlations revealed significant correlations across all 10 individual finger snapping sounds (Spearman rho all $p < 0.01$), whereas inter-individual finger snapping sounds were – except from few exceptions – uncorrelated. In addition, individual finger snapping sounds showed high internal consistency (Kronbach’s alpha = 0.92). Nevertheless, to avoid physical differences between individual finger snapping sounds that could yield different effects in the averaged ERP waveforms, only one of the 10 finger snapping sounds per participant was chosen as actual experimental stimulus. This individual snapping sound was chosen from snaps 4–7, to exclude possible variability in finger snapping (finger snaps 1–3 or 8–10) due to fatigue or familiarization. Additionally, the individually chosen sound recordings yielded the best auditory quality. Raw sound files (PCM, stereo, 32-bit float, and 44.100 Hz) were edited offline using the Audacity 1.2.6 package². Editing of sound files included cutting (final experimental stimulus duration = 300 ms), applying a fade-in/out (10 ms), and normalizing (equal peak amplitude = 0 dB). Used sound stimuli are available upon request.

Tone Oddball Paradigm (Block 1)

The standard tone oddball paradigm (as described in Williams et al., 2005) consisted of one block with two stimuli, a low

(frequency: 500 Hz) pure tone as “standard” and a high (frequency: 1000 Hz) pure tone as “deviant,” with the following stimulus properties: pulse-code modulation (PCM), stereo, 32-bit float, and 44.100 Hz, stimulus duration = 50 ms, fade-in/out = 5 ms and normalized equal peak amplitude = 0 dB. Hence, both pure tones differed only in the frequency domain. The paradigm consisted of total of 400 trials (325 standard trials and 75 deviant trials, respectively) with an unjittered inter-stimulus-interval (ISI) of 950 ms. According to Williams et al. (2005), the application of an unjittered ISI has been found to elicit a reliable and robust N1 component in response to deviant and standard pure tones as well as a P3 component in response to deviant pure tones only. The presentation of the stimuli was controlled by the Inquisit 4.0 software package (Millisecond Software, Seattle, WA, USA). The experimental script was downloaded from the official Inquisit website³.

“Self-Other” Oddball Paradigm (Blocks 2 and 3)

For every participant, his/her own finger snapping sound served as the self-related sound and the finger snapping sound of another participant was chosen as the non-self-related sound. More specifically, the “Self-Other” oddball paradigm consisted of two blocks with “Self” as standard and “Other” as deviant stimuli and vice versa. Each of the two blocks consisted in total of 400 trials (325 standard trials and 75 deviant) with an ISI of 700 ms. Block 1 (tone oddball paradigm) differed from blocks 2 and 3 only on the differences in ISI and the stimulus material used (pure tones vs. previously recorded finger snapping sounds). The whole paradigm with all three experimental blocks lasted for about 25–30 min (including short breaks).

For experimental purposes, participants had been grouped into matching gender pairs. Due to the use of such an experimental design, averaged ERPs to physically identical stimuli could be compared in self-related vs. other-related sound conditions. On the physical level, all finger snapping sound pairs were matched on fundamental frequency (f_0). The mean frequency difference in f_0 between self- ($M = 2532.75$ Hz, $SD = 481.99$) and other-related ($M = 2520.42$ Hz, $SD = 378.67$) finger snapping sounds did not differ significantly from each other, $t(11) = -0.07$, $p = 0.944$. Hence, self-/other-relatedness were the only stimulus parameters that could account for differences in all dependent ERP measurements during blocks 2 and 3.

Stimulus Presentation

Auditory stimuli were presented via Shure SHR440 on-ear headphones (Shure, Niles, IL, USA). A sound level of about 75 dB/SPL was set for every participant (as measured in advance with a sound meter). As passive oddball paradigms address implicit stimulus processing, participants were told just to listen passively to the presented auditory stimuli (including pure tones and the previously recorded self-/other-related finger snapping sounds, respectively). Accordingly, no behavioral response was required. Furthermore, participants were instructed to fixate

²<http://audacity.sourceforge.net/>

³<http://www.millisecond.com/download/library/Oddball/>

their view on a fixation cross presented on the video screen to avoid massive eye blinks while listening to the auditory stimuli.

EEG Recordings

Continuous EEG data with a sampling frequency of 2.048 Hz were recorded from 64 Ag/AgCl sintered electrode sites arranged according to the international 10/10-system (Jurcak et al., 2007) using a Waveguard EEG cap (Advanced Neuro Technology B.V., Enschede, The Netherlands). The following electrode sites were used: FP1, FPz, FP2, AF7, AF3, AF4, AF8, F7, F5, F3, F1, Fz, F2, F4, F6, F8, FT7, FC5, FC3, FC1, FCz, FC2, FC4, FC6, FT8, T7, C5, C3, C1, Cz, C2, C4, C6, T8, TP7, CP5, CP3, CP1, CPz, CP2, CP4, CP6, TP8, P7, P5, P3, P1, Pz, P2, P4, P6, P8, PO7, PO5, PO3, POz, PO4, PO6, PO8, O1, Oz, O2, M1, and M2. During all EEG recordings, no offline or stationary filters were used. All EEG channels were referenced to the common average of all scalp electrodes. The forehead electrode AFz served as ground electrode. Horizontal and vertical electrooculography data (HEOG and VEOG) were recorded using Blue Sensor N disk electrodes (Ambu, Ballerup, Denmark) placed at the outer canthi of the right and left eye, as well as below the left eye, respectively. All electrode impedances were kept below 10 kOhm.

Pre-processing of Electrophysiological Data

Raw EEG data were edited offline with the ASALAB (Version: 4.7.8) software package (Zanow and Knösche, 2004) before the data were further analyzed in MATLAB (Version: R2013a, 8.1.0.604; The MathWorks, Inc., Natick, MA, USA) in combination with the EEGLAB software toolbox⁴ (Version: 13.4.4b; Delorme and Makeig, 2004). During the EEG data analysis in ASALAB, a band-stop (notch) filter of 50 Hz (24 dB/oct) and a band-pass filter between 0.5 and 20 Hz (24 dB/oct) were used. Eye blinks and saccade-related artifacts were corrected with an artifact correction feature based on principal component analysis (PCA) as introduced by Ille et al. (2002). Further data analysis of artifact-free EEG data in EEGLAB involved down-sampling to 512 Hz, re-referencing to linked mastoids/linked ears (M1 and M2), segmentation into epochs for each condition ["Self" as standard and "Other" as deviant and vice versa, resulting in four different averaged conditions; hereafter, "SSt" (= "Self Standard"), "OST" (= "Other Standard"), "SDe" (= "Self Deviant"), and "ODe" (= "Other Deviant")] from 100 ms before and 700 ms after stimulus onset. All extracted epochs were baseline corrected 100 ms before stimulus onset.

ERP Analysis and Statistics

Event-related potentials were analyzed in the P1, N1, N2, and P3 time windows. Statistically, significant differences in these time windows were identified by comparing averaged ERPs of the different experimental conditions with the built-in EEGLAB function "statcond" (Delorme, 2006) assuming the null

hypotheses that there were no differences between experimental conditions.

For the statistical analysis of the pure tone oddball paradigm (block 1), averaged ERPs to rare and frequent stimuli ("Deviants" and "Standards," respectively) were submitted to a non-parametric paired *t*-test with 5.000 permutations at all time points between 0 (stimulus onset) and 700 ms after stimulus onset with 62 electrode sites included.

To detect reliable statistical differences between averaged ERPs during the passive "Self-Other" oddball paradigm (blocks 2 and 3, respectively), averaged ERPs obtained from all four conditions ("SDe," "SSt," "ODe," and "OST," respectively) were submitted to a 1x4 repeated measures analysis of variance (ANOVA) with 5.000 permutations (including all time points between 0 and 700 ms post-stimulus and 62 electrode sites).

To further investigate statistical differences between the two experimental conditions presented during blocks 2 and 3 ("SDe" vs. "OST" and "ODe" vs. "SSt," respectively), averaged ERPs were repeatedly submitted to two non-parametric paired *t*-test with 5.000 permutations (including all time points between 0 and 700 ms post-stimulus and 62 electrode sites).

For all statistical analyzes, the false discovery rate (FDR; for an introduction, see Benjamini and Hochberg, 1995) was used to control for multiple comparisons, as implemented in the EEGLAB function "FDR." The FDR-level was set to 5% ($q = 0.05$). The FDR procedure guarantees that the true FDR will be less than or equal to the nominal FDR level of 5% regardless of the dependency structure of the multiple tests (Benjamini and Yekutieli, 2001). Hence, the FDR procedure provides a much better spatial and temporal resolution by maintaining reasonable limits on the likelihood of false discoveries (i.e., it is suitable for a reasonable correction on a large number of comparisons) as compared to parametric *t*-test corrected using Bonferroni (for an introduction, see Lage-Castellanos et al., 2010).

To confirm the results obtained with EEGLAB, difference waves were calculated with the Maas Univariate ERP Toolbox⁵ (Groppe et al., 2011a,b) to extract the MMN from the train of deviant and standard stimuli. The MMN was calculated and statistically compared for the contrast "SDe" – "OST" and contrast "ODe" – "SSt," respectively. To detect reliable differences in these specific time windows, difference waves were submitted to a repeated measures, two-tailed cluster-based permutation test based on the cluster mass statistic (Bullmore et al., 1999) using a family wise alpha level of 0.05. All time points in the time windows from 50–150 ms, 150–250 ms, and 250–450 ms, as well as all 62 scalp electrodes, were included in the statistical tests (i.e., 3.224, 3.224, and 7.998 total comparisons, respectively).

All repeated measures *t*-test were performed for each comparison using the original data and 2500 random within-participant permutations of the data. For each permutation, all *t*-scores corresponding to uncorrected *p*-values of 0.05 or less were formed into clusters with any neighboring such *t*-scores. Electrodes within approximately 5.44 cm of one another were considered spatial neighbors and adjacent time points were considered temporal neighbors. The sum of the *t*-scores in each

⁴<http://sccn.ucsd.edu/eeqlab/>

⁵http://openwetware.org/wiki/Mass_Univariate_ERP_Toolbox

cluster is the "mass" of that cluster and the most extreme cluster mass in each of the 2,501 sets of tests was recorded and used to estimate the distribution of the null hypothesis (i.e., no difference between conditions⁶). The permutation cluster mass percentile ranking of each cluster from the observed data was used to derive its *p*-value. The *p*-value of the cluster was assigned to each member of the cluster and *t*-scores that had been not included in a cluster were given a *p*-value of 1.

This permutation test analysis was used instead of more conventional mean amplitude ANOVAs because it provides much better spatial and temporal resolution than conventional ANOVAs while maintaining weak control of the family wise alpha level (i.e., it corrects for a large number of comparisons). Moreover, the cluster mass statistic was chosen for this permutation test because it has been shown to have relatively good power for broadly distributed ERP effects like the P3 (Maris and Oostenveld, 2007; Groppe et al., 2011b). 2,500 permutations were used to estimate the distribution of the null hypothesis as it is over twice the number recommend by Manly (1997) for a family-wise alpha level of 0.05.

EEG Source Localization

In a subsequent analysis, neural generators of the averaged ERPs were analyzed with sLORETA software (University Hospital of Psychiatry, Zürich, Switzerland)⁷ in time intervals showing significant differences between experimental conditions (based on the maximum number of statistically significant differences as revealed by the Mass Univariate ERP Toolbox).

sLORETA uses a distributed source localization algorithm to solve the inverse problem of brain electric activity (for a technical review, see Pascual-Marqui et al., 2002) regardless of the final number of neural generators (Pascual-Marqui, 1999, 2002). The sLORETA algorithm calculates the current density values (unit: amperes per square meter; A/m²) of 6,239 gray matter voxels belonging to the brain compartment with a spatial resolution of 5 mm × 5 mm × 5 mm each. The whole three-dimensional brain compartment comprises cortical gray matter and the hippocampus only and does not contain any deep brain structures such as the thalamus or the cerebellum. Anatomical regions are labeled according to (1) the probabilistic MNI-152 template made digitally available by the Brain Imaging Center of the Montreal Neurological Institute (MNI; Mazziotta et al., 2001) and (2) the Talairach Daemon (Lancaster et al., 2000) – a digitized version of the Co-Planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain introduced by Talairach and Tournoux (1988).

To display differences for all discrete time windows between the two experimental conditions (e.g., "Deviant" > "Standard" for the tone oddball paradigm), statistical non-parametric mapping (SnPM) as introduced by Nichols and Holmes (2002) was used to compute the averaged intracerebral current density distribution at time intervals showing significant differences based on non-parametric voxel-by-voxel one-tailed paired samples *t*-test

⁶More specifically, the null hypothesis of the permutation test is that positive differences between conditions could have just as likely been negative differences and vice-versa. Thus, the distribution of the null hypothesis is symmetric around a difference of 0.

⁷<http://www.uzh.ch/keyinst/loreta.htm>

(with 5,000 permutations) on the three-dimensional sLORETA images. Statistical significance was assessed by defining critical thresholds (t_{crit}) corrected for multiple comparisons ($p < 0.01$ and $p < 0.05$, respectively) for all tested voxels and time windows. The null hypotheses equaled the assumption that there were no differences among experimental conditions. Current density values at each voxel have been computed in the solution space as a linear and weighted sum of the scalp electric potentials. Activation of a given voxel was based on the smoothness assumption, meaning that neighboring voxels show a highly synchronous activity (Silva et al., 1991). Support comes from electrophysiological studies showing that neighboring neural populations show a highly correlated electrical activity (Silva et al., 1991; Haalman and Vaadia, 1997). As proposed by Friston (2002) activated voxels exceeding t_{crit} were considered as being regions of cortical activation. Finally, statistical analysis resulted in an averaged corresponding three-dimensional intracerebral current density distribution and obtained cortical regions were classified about their corresponding BA (Brodmann and Gary, 2006) and normalized coordinates (Talairach and MMI, respectively).

RESULTS

Post-test Questions

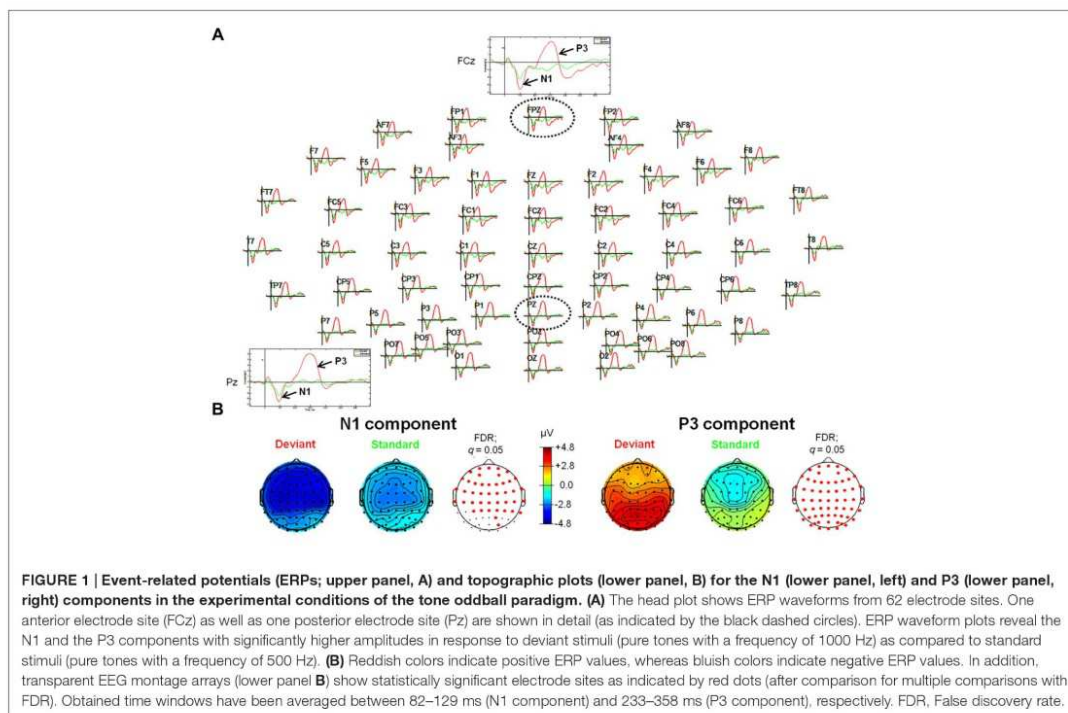
Open questions after blocks 2 and 3 revealed that 10 out of 12 participants identified the presented sounds as finger snapping sounds. Furthermore, the same participants were sure that one of their previously recorded finger snapping sounds were used as experimental stimulus, although when later on explicitly asked to recognize their own snapping sound, only four participants correctly identified their previously recorded finger snapping sound.

ERPs – Tone Oddball Paradigm

For the tone oddball paradigm, ERP waveforms of deviant and standard tones included the following ERP components: N1 (peak: at about 95 ms) and P3 (peak: at about 300 ms), respectively (see **Figure 1**). Statistical results obtained with EEGLAB revealed two different time windows during which ERPs showed significant differences between deviants and standard tones. The retrieved two time windows were found between 82 and 129 ms and between 233 and 358 ms post-stimulus (see **Figure 1** for an overview).

Difference Wave – Tone Oddball Paradigm

Statistical results obtained with the Mass Univariate ERP Toolbox confirmed two different time windows during which the computed difference wave ("Deviant" minus "Standard") showed significant differences. For the first time window (equivalent to the elicited N1 component), statistically significant differences were found between 72 and 138 ms post-stimulus. The maximum number of statistically significant differences was observed between 84 and 129 ms post-stimulus at 14



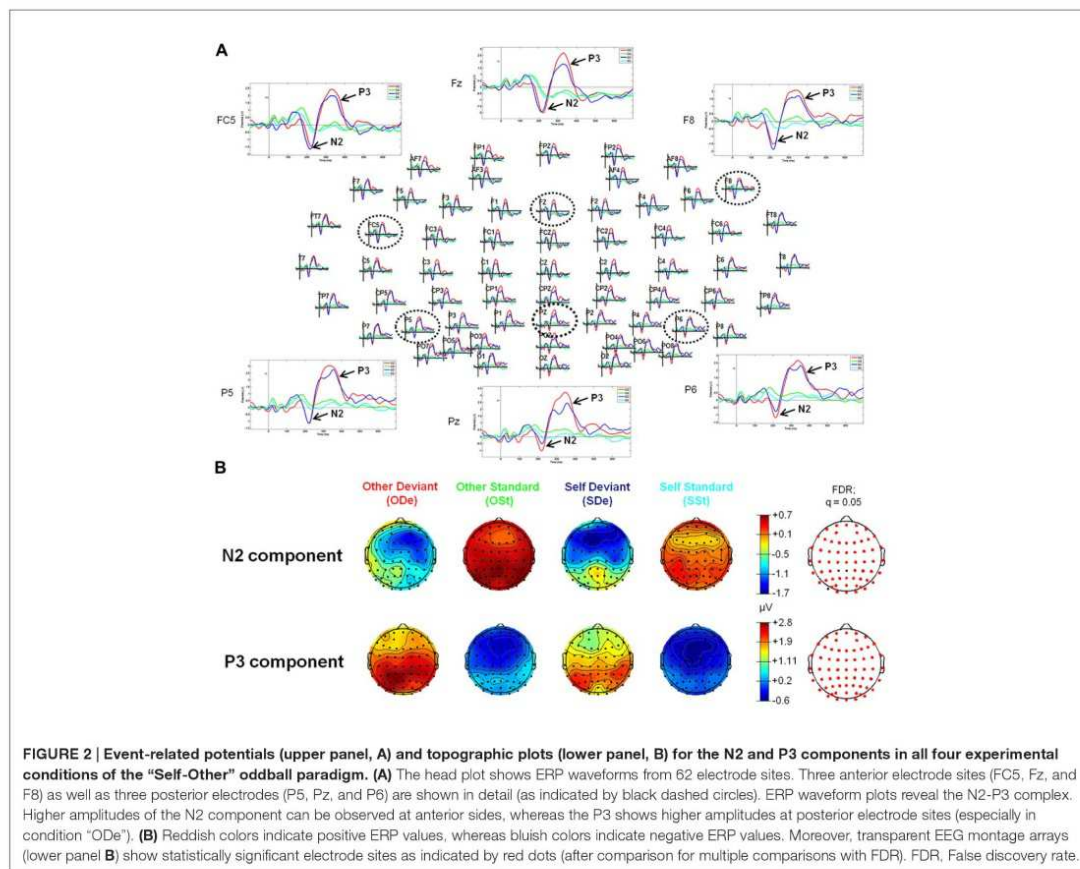
electrode sites, including FP2, F4, F8, FC2, FC6, C4, T8, AF4, F2, F6, FCz, FC4, C6, and FT8. This negative deflection seems to mimic an ‘early’ MMN (Luck, 2005) peaking at about 120 ms. To ensure the validity of this interpretation, all connected electrodes were re-referenced to a common average reference (CAR). According to the literature available, CAR or a nose reference are recommended as these montages are known to be the best reference sites to robustly determine the MMN (Koelsch, 2012). As expected, this procedure confirmed the characteristic polarity inversion of the extracted MMN at both mastoid electrodes sites (M1 and M2, respectively). Thus, the extracted MMN of the difference wave overlapped with the elicited N1 component observed in the averaged ERP waveforms (e.g., see Campbell et al., 2007). For the second time window, statistically significant differences were found between 203 and 363 ms after stimulus onset. The maximum number of statistically significant differences was observed between 242 and 344 ms after stimulus onset and was observed at all 62 electrode sites. This positive deflection peaking at about 295 ms was interpreted as P3 component (Luck, 2005).

ERPs – “Self-Other” Oddball Paradigm

For the “Self-Other” oddball paradigm, visual inspection of ERP waveforms of both deviant stimuli, “SDe” and “ODE” revealed the following ERP components: P1, N2, P3 (the so-called “N2-P3

complex”) peaking at about 155, 215, and 330 ms, respectively. In contrast to the tone oddball paradigm, no clear N1 was observed in response to “SDe” as well as “ODE” deviant stimuli. This finding is in accordance with electrophysiological studies indicating that a reduction of the ISI (950 vs. 700 ms during the tone and “Self-Other” oddball paradigm, respectively) leads to a decrease in N1 amplitude (e.g., see Davis et al., 1966; Nelson and Lassman, 1968; Fitzgerald and Picton, 1981; Alcaini et al., 1994; Pereira et al., 2014). Furthermore, the amplitude of the auditory N1 is highly determined by stimulus parameters such as frequency and amplitude of the presented stimuli. As supported by several parametric studies, the amplitude and latency of the N1 decrease as stimulus frequency increases. In the extreme case, the N1 amplitude diminishes particularly at frequencies higher than 2000 Hz (e.g., see Antinoro et al., 1969; Wunderlich and Cone-Wesson, 2001). Given that the recorded finger snapping sounds in our study yield a mean fundamental frequency (f_0) above 2000 Hz [see “Self-Other” Oddball Paradigm (Blocks 2 and 3)], it is highly plausible that the same is true for the finger snapping sounds used in the present study. Additionally, no clear N2 and P3 components were observed for both standard stimuli (“OST” and “SSt,” respectively), see Figure 2.

Statistical results obtained with EEGLAB revealed two distinct time windows during which ERPs showed significant differences between all four experimental conditions (“ODE,” “SDe,” “OST,”

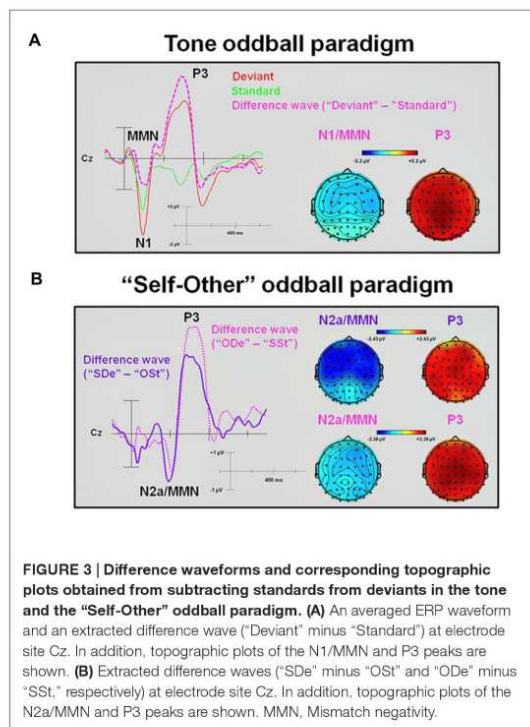


and “SSi,” respectively). No significant effects were found in earlier time windows (e.g., P1 or N1). For the comparison between the experimental condition “SDe” and “OSi,” statistical results revealed two distinct significantly different time windows, namely between 180 and 219 ms and between 279 and 385 ms post-stimulus. In contrast, the statistical test comparing “ODe” and “SSi” showed only one significant time window, namely between 260 and 395 ms after stimulus onset. No significant effects were found in earlier time windows (e.g., P1 or N1).

Difference Waves – “Self-Other” Oddball Paradigm

Statistical results obtained with the Mass Univariate ERP Toolbox confirmed two different time windows during which the extracted “SDe” minus “OSi” difference wave showed significant differences. For the first time window, statistically significant differences were found between 166 and 232 ms post-stimulus (see Figure 3). The maximum number of statistically significant differences was observed between 180 and 219 ms post-stimulus at 13 electrode sites, including F7, F3, Fz, F8, FC5, FC1, C4,

AF7, AF3, F5, F1, C5, and FT7. This negative deflection was interpreted as N2a or MMN (Luck, 2005), with a peak at about 215 ms. Similar to the tone oddball paradigm, re-referencing to CAR confirmed the characteristic polarity inversion of the extracted MMN at the left and right mastoid electrodes sites (M1 and M2, respectively). For the second time window, statistically significant differences were found between 260 and 404 ms after stimulus onset. The maximum number of statistically significant differences was observed between 295 and 367 ms after stimulus onset and was observed at 51 electrode sites (F3, Fz, F4, F8, FC1, FC2, FC6, C3, Cz, C4, T8, CP5, CP1, CP2, CP6, P7, P3, P4, P8, O1, AF7, AF3, AF4, AF8, F5, F1, F2, F6, FC3, FCz, FC4, C5, C1, C2, C6, CP3, CPz, CP4, P5, P1, P2, P6, PO5, PO3, PO4, PO6, FT8, TP7, TP8, PO7, and PO8). This positive deflection corresponds to the P3 component (Luck, 2005), with a peak at about 355 ms. In contrast, the statistical test comparing the extracted “ODe” minus “SSi” difference wave showed only one significant time window, namely between 256 and 402 ms after stimulus onset. The maximum number of statistically significant differences was observed between 275



and 387 ms post-stimulus at all 62 electrode sites. Again, this positive deflection (peaking at about 335 ms) corresponded to the P3 component (Luck, 2005), see Figure 3. Hence, the statistical test in the corresponding averaged time window of the N2a/MMN component indicated no significant difference when previously recorded other-related finger snapping sounds were presented as the deviant stimuli and the participants' previously recorded self-related finger snapping sounds were presented as standard stimuli. No significant differences were found between deviant ("ODE" and "SDe") and standard ("OSi" and "SSi") conditions, respectively. For a complete overview of all retrieved statistically significant results including all calculated contrasts, see Tables 1A,B.

sLORETA Source Localization – Tone Oddball Paradigm

For the averaged time window between 84 and 129 ms (corresponding to the 'early' MMN), a significantly higher cortical activation for deviant in contrast to standard pure tones was found in the following cortical areas: the right superior temporal gyrus (STG; BA 22), the right insula (BA 13), the right sub-gyral temporal lobe (BAs 20/21), the right inferior temporal gyrus (ITG; BA 20), the right pre- and post-central gyri (BAs 4/6/43), the transverse temporal gyrus (BAs 41/42) and the left fusiform gyrus (FFG; BAs 20/36), see Figure 4.

For the averaged time window between 242 and 344 ms (corresponding to the P3 component), a significantly higher cortical activation for deviant in contrast to standard pure tones was found in the following cortical areas: the bilateral lingual gyrus (BA 18), the right cuneus (BAs 17/18/19/23/30), the right fusiform gyrus (BAs 18/19/37), the right parahippocampal gyrus (BAs 19/27/30/36), the right posterior cingulate cortex (PCC; BA 30), the right middle temporal gyrus (BA 19) and the right superior occipital gyrus (BA 19) as shown in Figure 4. For a complete overview of all retrieved statistically significant results including all anatomical regions and activated voxels, see Tables 2 and 3.

sLORETA Source Localization – "Self-Other" Oddball Paradigm

The comparison between experimental conditions "SDe" and "OSi" in the averaged time window between 179 and 221 ms (corresponding to the N2a/MMN) revealed statistically higher cortical activations in the bilateral anterior cingulate gyri (BAs 23/24/31/32), the bilateral superior frontal gyri (BAs 6/8/9), the left superior temporal gyrus (BA 39), the bilateral middle frontal gyri (BA 6), the left posterior cingulate cortex (PPC; BA 23), the left superior temporal gyrus (BAs 22/39), the right medial frontal gyrus (BAs 6/32), the right superior parietal lobule (BA 7), the bilateral sub-gyral area (BA 6), the left inferior parietal lobule (BA 40), the left precuneus (BA 19/31), the precentral gyrus (BAs 6/9), the left insula (BA 13), the parahippocampal gyrus (BA 36) and the left fusiform gyrus (BA 37), see Figure 5. In the time window between 295 and 367 ms (corresponding to the P3 component) significantly higher cortical activations between experimental conditions "SDe" and "OSi" were observed in the right inferior parietal lobule (BA 40), the right precentral gyrus (BA 6), the right sub-gyral area (BA 6), the right superior frontal gyrus (BA 6), the left superior temporal gyrus (BA 41), the right middle frontal gyrus (BA 6), the left cuneus (BAs 28/34), the left insula (BA 13) and the left parahippocampal gyrus (BA 34), see Figure 5.

For the comparison between "ODE" and "SSi" and the time window between 275 and 387 ms (corresponding to the P3 component) higher cortical activations were observed in the right precuneus (BAs 7/31), the right post-central gyrus (BAs 3/5/7), the right superior parietal lobule (SPL; BAs 5/7), the right paracentral lobule (BAs 5/31), the right sub-gyral area (BAs 7/40), the right cingulate gyrus (BAs 23/24/31), the bilateral superior and medial frontal gyri (BA 6) and the right posterior cingulate cortex (PPC; BAs 29/30), see Figure 6. For a complete overview of all retrieved statistically significant results including all anatomical regions and activated voxels, see Tables 4–6.

DISCUSSION

The present study examined the neural dynamics of implicit self-related processing of movement-related auditory information by using the sounds of participants' own finger snapping sounds. Finger snapping sounds were recorded from each participant individually before the start of the EEG session.

TABLE 1A | Overview of all retrieved statistically significant results (non-parametric ANOVA or *t*-test with 5.000 permutations, FDR-corrected, $\alpha = 0.05$) in the time windows corresponding to the N1, P1, N2a/MMN, and P3 component, respectively.

Experimental conditions				Component			
				P1	N1	N2a/MMN	P3
ERP contrasts (EEGLAB)							
Self deviant ("SDe")	Other standard ("OS ^t ")	Other deviant ("ODe")	Self standard ("SS ^t ")	n.s.	n.s.	181–223 ms	267–391 ms
Self deviant ("SDe")	Other standard ("OS ^t ")			n.s.	n.s.	179–220 ms	279–385 ms
Other deviant ("ODe")	Self standard ("SS ^t ")			n.s.	n.s.	n.s.	260–400 ms
Self deviant ("SDe")	Self standard ("SS ^t ")			n.s.	n.s.	193–221 ms	275–375 ms
Other deviant ("ODe")	Other standard ("OS ^t ")			n.s.	n.s.	189–221 ms	274–386 ms
Self deviant ("SDe")	Other deviant ("ODe")			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Self standard ("SS ^t ")	Other standard ("OS ^t ")			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

ANOVA, analysis of variance; n.s., not significant; ms, milliseconds.

TABLE 1B | Overview of the statistically significant results for the extracted difference waves in the time windows corresponding to the N2a/MMN and P3 component, respectively.

Experimental conditions			Component	
			N2a/MMN	P3
Difference waves (Mass Univariate ERP Toolbox)				
Self deviant ("SDe")	Other Standard ("OS ^t ")		180–219 ms	260–404 ms
Other deviant ("ODe")	Self Standard ("SS ^t ")		n.s.	256–402 ms

ANOVA, analysis of variance; n.s., not significant; ms, milliseconds.

Participants first listened passively to pure tones (experimental block 1) and were then exposed to the previously recorded snapping sounds including their own vs. other finger snapping sounds (experimental blocks 2 and 3) in a passive listening oddball paradigm. Self vs. other-related finger snapping sounds were matched in f_0 such that individually presented snapping sounds could differ only in self-/other-relatedness. Analyses of EEG data included (1) the identification of statistically significant differences in the averaged ERP waveforms between the different stimulus types (pure tones devoid of any personal or movement-related information vs. movement-related finger snapping sounds) and between self- vs. other-related finger snapping sounds and (2) the localization of significant differences with sLORETA.

ERPs –Tone Oddball Paradigm – Time Course and Localization

Listening to tones elicited, as expected, two commonly known ERP components namely the N1 (including an early MMN as difference potential when deviants were contrasted against standards, see below) and the P3 component. Modulation of both ERP components (i.e., larger N1 and P3 amplitudes for deviant as compared to standard tones) was in line with several previously conducted ERP studies using a comparable passive auditory oddball paradigm with pure tones (e.g., for the N1 component see Zouridakis et al., 1998; Godey et al., 2001; for the P3 component, see Bennington and Polich, 1999; Patel and Azzam, 2005). Also in line with the previous literature, the P3 was elicited only by deviant pure tones (e.g., see Escera et al., 1998, 2000; Debener et al., 2005). Source localization with sLORETA

revealed an increase in cortical activity in the right superior temporal gyrus (STG; BA 22) and the right insula (BA 13) in the time window of the N1 component corresponding to the 'early' MMN component (82–129 ms).

Experimental support for the obtained findings comes from an fMRI study conducted by Müller et al. (2003) using a comparable passive pure tone oddball paradigm. Results of this study confirm the involvement of cortical regions such as the right STG and insula during the processing of unimodal auditory deviant stimuli. Furthermore, as shown by Müller et al. (2003) during fMRI, the present EEG source imaging results confirm that insular activation is associated with processing and discrimination of simple auditory stimuli such as pure tones (for an introduction, see Bamiou et al., 2003) and thus not specific to a particular class of stimuli. In line with this, several neuroimaging studies have suggested that the insula is part of the 'salience network' (SN) and hence be activated during the detection of any type of novel or salient auditory stimuli (e.g., see Seeley et al., 2007; Uddin, 2014).

In addition to insula activation, deviant pure tones compared to standard tones elicited an increase in cortical activity in or adjunct to the right primary auditory cortex (A1; BA 42) including auditory association areas (A2; BA 42). These regions are situated in the right planum temporale (PT). Research findings suggest that the PT can be seen as a "computational hub" responsible for complex sound processing in the spectrotemporal domain (Griffiths and Warren, 2002), significantly involved in the modulation of attention (Woldorff et al., 1993). Additional cortical activations comprised the temporal lobe (e.g., STG; BA 22). These activation patterns are in close agreement with a previously conducted neuroimaging study combining fMRI with

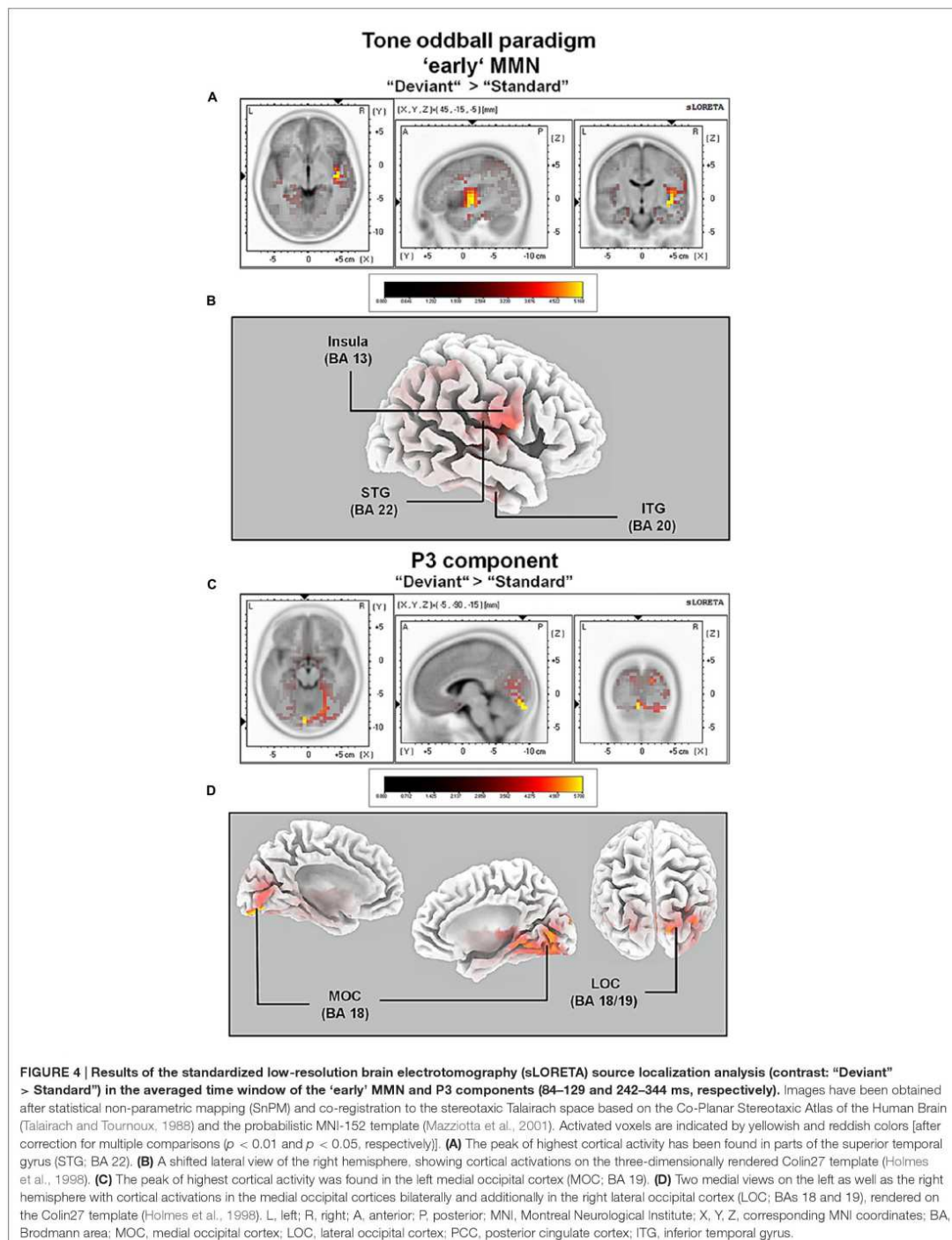


TABLE 2 | Standardized low-resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA) results of maximal brain electrical activity for “Deviant” vs. “Standard” (500 vs. 1000 Hz pure tones) in the ‘early MMN’ time window.

Structure	BA	Hemisphere	Lobe	Coordinates (X, Y, Z)						t-value		
				Talairach			MNI			Max.	Min.	No. of activated voxels
Brain region												
Superior temporal gyrus	22	R	Temporal	45	-15	-3	45	-15	-5	5.69**	4.51**	16
Insula	13	R	Sub-lobar	45	-15	1	45	-15	0	5.67**	4.49**	22
Sub-gyral	20, 21	R	Temporal	45	-10	-8	45	-10	-10	5.48**	4.47**	5
Inferior temporal gyrus	20	R	Temporal	50	-11	-25	50	-10	-30	5.28**	–	1
Precentral gyrus	3, 4 , 6	R	Frontal	54	-4	14	55	-5	15	4.91**	4.44**	18
Post-central gyrus	43	R	Parietal	50	-14	15	50	-15	15	4.85**	4.44**	3
Transverse temporal gyrus	41 , 42	R	Temporal	50	-19	10	50	-20	10	4.80**	4.52**	3
Fusiform gyrus	20, 36	L	Temporal	-45	-40	-23	-45	-40	-30	4.56**	4.44**	5

Talairach/MNI coordinates and t-values correspond to the peak activity in each brain region. Bold numbers indicate maximal brain electrical activity in the corresponding BA.

***p* < 0.01; L, left; R, right; N, number; min., minimum; max., maximum; BA, Brodmann area; MNI, Montreal Neurological Institute.

TABLE 3 | Standardized low-resolution brain electromagnetic tomography results of maximal brain electrical activity for “Deviant” vs. “Standard” (500 vs. 1000 Hz pure tones) in the averaged P3 time window.

Structure	BA	Hemisphere	Lobe	Coordinates (X, Y, Z)						t-value		
				Talairach			MNI			Max.	Min.	No. of activated voxels
Brain region												
Lingual gyrus	18	R/L	Occipital	-5	-88	-8	-5	-90	-15	5.16**	3.97*	48
Cuneus	17, 18 , 19 , 23 , 30	R	Occipital	10	-72	13	10	-75	10	4.87*	3.93*	14
Fusiform gyrus	18, 19 , 37	R	Occipital	25	-74	-13	25	-75	-20	4.58*	3.96*	16
Parahippocampal gyrus	19 , 27 , 30 , 36	R	Limbic	20	-54	-6	20	-55	-10	4.56*	3.91*	21
Posterior cingulate	30	R	Limbic	10	-67	13	10	-70	10	4.53*	4.52*	2
*	19	R	Occipital	15	-59	-5	15	-60	-10	4.48*	–	1
Middle temporal gyrus	19	R	Temporal	40	-81	23	40	-85	20	4.47*	4.21*	2
Superior occipital gyrus	19	R	Occipital	35	-76	27	35	-80	25	4.13*	3.97*	3

Talairach/MNI coordinates and t-values correspond to the peak activity in each brain region. Bold numbers indicate maximal brain electrical activity in the corresponding BA.

***p* < 0.01, **p* < 0.05; L, left; R, right; N, number; min., minimum; max., maximum; BA, Brodmann area; MNI, Montreal Neurological Institute.

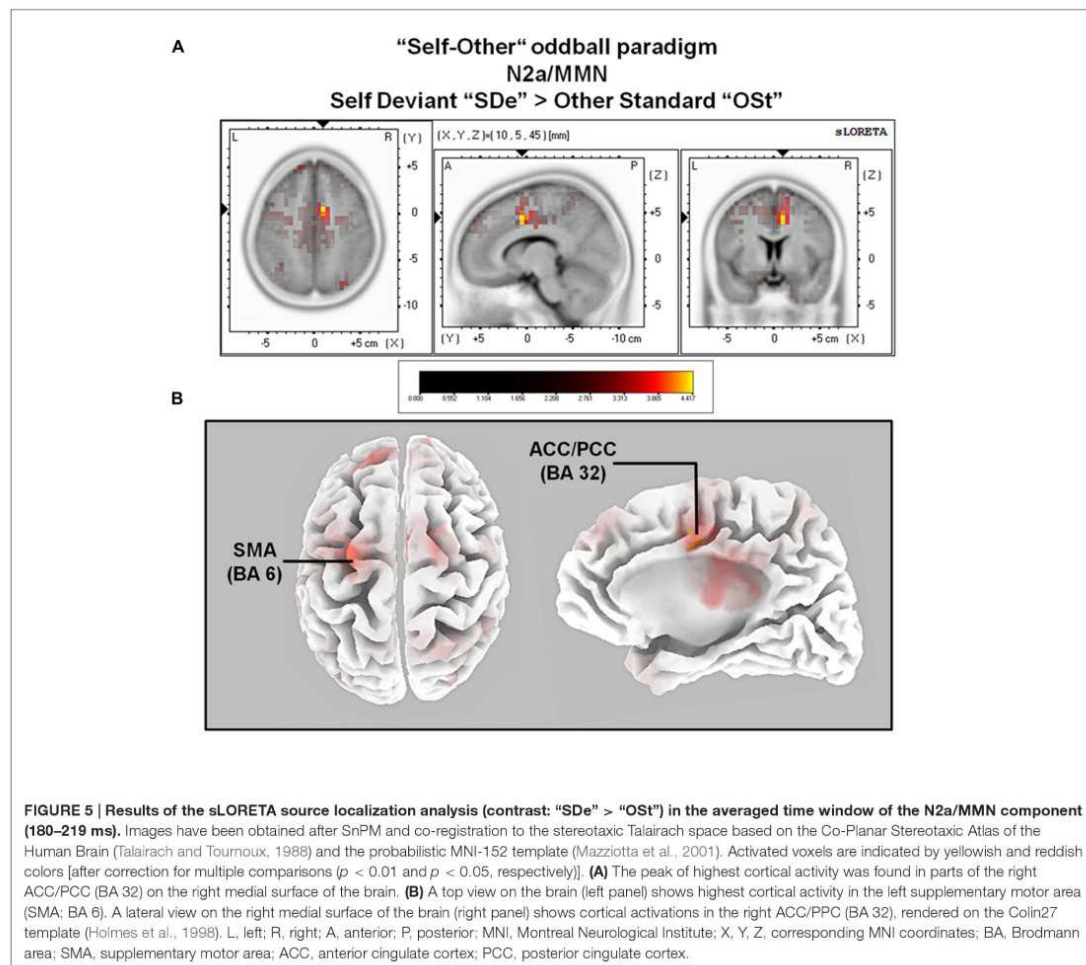
multi-channel EEG recordings during a passive auditory oddball paradigm (Liebenthal et al., 2003). Results of this study indicated cortical activations in the right superior temporal gyrus (STG; BA 22) and the right superior temporal plane (STP; BA 41 and 42), during deviance processing of pure tones in agreement with the present sLORETA source localization results.

Finally, activation of medial occipital and lateral occipital areas [e.g., parts of the right lateral occipital cortex (LOC); BAs 18/19] were observed in the time window of the P3 component. Although occipital cortical regions are significantly involved in visual processing they are also involved in attention orientation (Grill-Spector et al., 1999, 2001) specifically in tasks requiring spatial attention (e.g., see Murray and Wojciulik, 2004). It is important to note that participants in the current study had been stimulated through the entire experiment with unimodal auditory information, except a centered black fixation cross on white background presented on a computer screen. That visual

processing regions can be activated during the presentation of unimodal auditory stimuli has been demonstrated in several previous neuroimaging studies (e.g., see Bénar et al., 2007; Goldman et al., 2009). These studies combined simultaneous EEG and fMRI measurements and modeled the BOLD response obtained from fMRI, and the P3 obtained from the EEG during a comparable oddball paradigm with pure tones in the time window of the P3 component on a trial-to-trial basis. Results of these studies indicated that the P3 component was successfully localized in the aforementioned medial occipital and lateral occipital areas (Bénar et al., 2007; Goldman et al., 2009).

ERPs – “Self-Other” Oddball Paradigm – Time Course

In contrast to pure tones, differences in the ERP waveforms in response to self- and other-related finger snapping sounds



were first observed in the time window of the N2a/MMN (starting at about 180 ms post-stimulus) and thus temporarily after discrimination between deviant and frequent tones. As shown in **Figures 1–3**, in the self-other oddball tasks no clear N1 was observed in response to “SDe” or “ODE” deviant stimuli. Given that ISIs were shorter in the self-other oddball paradigm than the tone oddball paradigm and some studies suggest that N1 amplitudes are more pronounced for longer as opposed to shorter ISIs (Nelson and Lassman, 1968; Fitzgerald and Picton, 1981; Alcaini et al., 1994; Pereira et al., 2014), it is likely that this variation in ISI may have attenuated the N1 amplitude in the self-other oddball task. Nevertheless and remarkably, differential modulation of the N2a/MMN was only apparent when contrasting conditions “SDe” and “OSt” (contrast “SDe” > “OSt”), but did not emerge for the difference between

conditions “ODE” and “SSt” (contrast “ODE” > “OSt”). This suggests that discrimination between self and other is attenuated or obscured when self-related stimuli are presented as standard stimuli lending support for implicit self-related processing of one’s own finger snapping sounds. Thus, self-related stimuli are akin to other salient self-related stimuli (e.g., own face, own name or own voice) processed in a facilitated manner even if listeners are not explicitly instructed to recognize the stimuli (e.g., see Graux et al., 2013, 2015). Of course, further EEG-ERP studies are needed to scrutinize preferential processing of self-related vs. other-related finger snapping sounds in larger population samples. This would also help validate the observation that in the present study other-related compared to self-related finger snapping sounds were not preferentially processed in early time windows when self-related finger

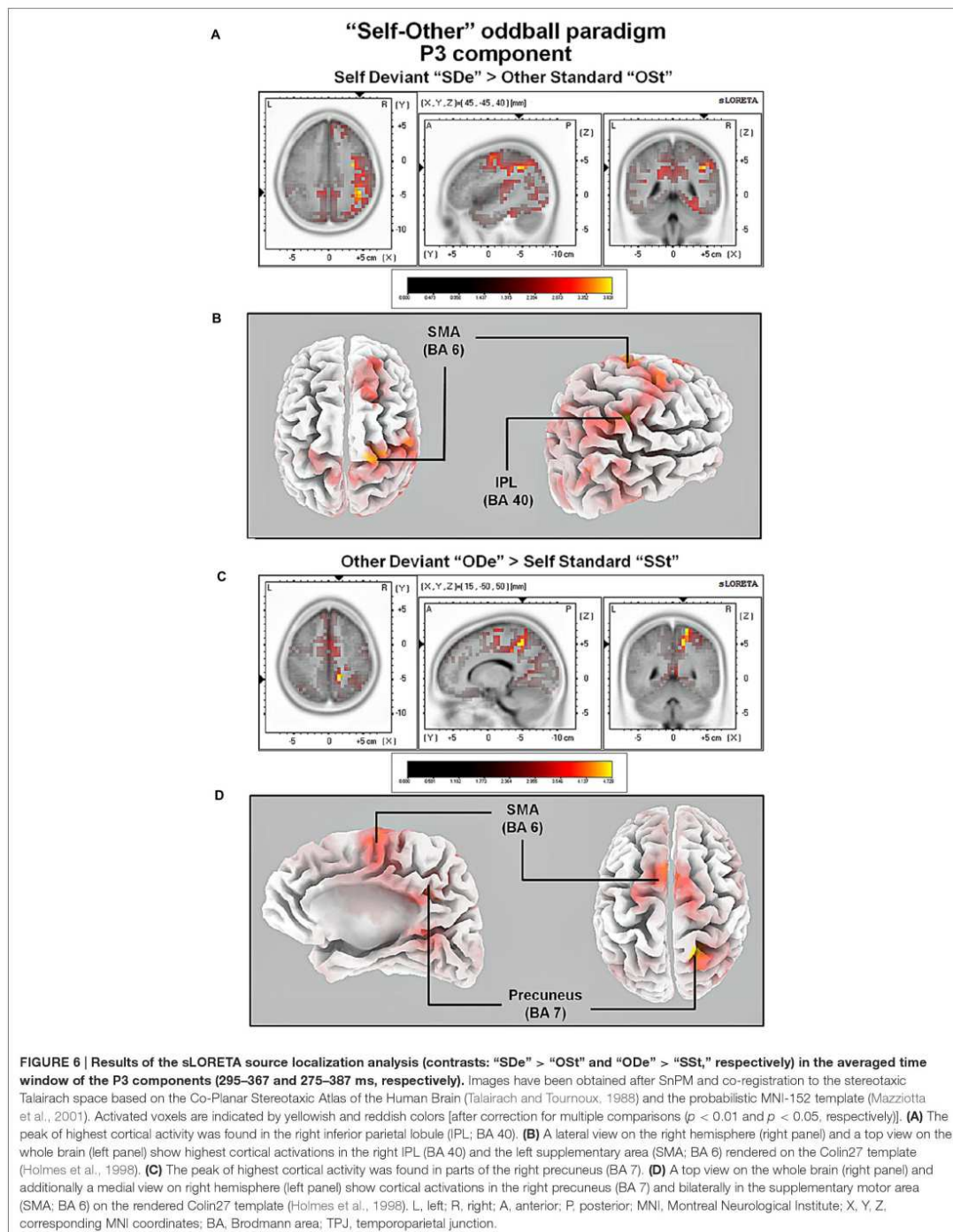


TABLE 4 | Standardized low-resolution brain electromagnetic tomography results of maximal brain electrical activity for “SDe” vs. “OST” in the averaged N2a/MMN time window.

Structure	BA	Hemisphere	Lobe	Coordinates (X, Y, Z)						t-value		
				Talairach		MNI		Max.	Min.	No. of activated voxels		
Cingulate gyrus	23, 24, 31, 32	R/L	Limbic	10	7	41	10	5	45	4.42**	3.28*	68
Brain region												
Superior frontal gyrus	6 , 8, 9	R/L	Frontal	-25	-2	65	-25	-5	70	3.89*	3.27*	15
Middle temporal gyrus	39	L	Temporal	-50	-62	22	-50	-65	20	3.87*	3.28*	9
Middle frontal gyrus	6	R/L	Frontal	-25	-7	60	-25	-10	65	3.86*	3.28*	22
Posterior cingulate	23	L	Limbic	-5	-38	25	-5	-40	25	3.84*	3.43*	3
Superior temporal gyrus	22, 39	L	Temporal	-45	-57	21	-45	-60	20	3.80*	3.39*	7
Medial frontal gyrus	6 , 32	R	Frontal	10	7	50	10	5	55	3.68*	3.29*	13
Superior parietal lobule	7	R	Parietal	30	-71	45	30	-75	45	3.65*	3.45*	2
Sub-gyral	6	R/L	Frontal	-20	-7	56	-20	-10	60	3.59*	3.32*	5
Inferior parietal lobule	40	L	Parietal	-64	-42	25	-65	-45	25	3.50*	3.29*	7
Precuneus	19, 31	L	Parietal	-20	-42	30	-20	-45	30	3.43*	3.34*	2
Precentral gyrus	6 , 9	L	Frontal	-25	-12	56	-25	-15	60	3.38*	3.27*	5
Insula	13	L	Sub-lobar	-40	-43	21	-40	-45	20	3.36*	3.36*	2
Parahippocampal gyrus	36	L	Limbic	-20	-39	-6	-20	-40	-10	3.32*	3.30*	4
Fusiform gyrus	37	L	Temporal	-25	-40	-15	-25	-40	-20	3.29*	-	1

Talairach/MNI coordinates and t-values correspond to the peak activity in each brain region. Bold numbers indicate maximal brain electrical activity in the corresponding BA.

**p < 0.01, *p < 0.05; L, left; R, right; N, number; min., minimum; max., maximum; BA, Brodmann area; MNI, Montreal Neurological Institute.

TABLE 5 | Standardized low-resolution brain electromagnetic tomography results of maximal brain electrical activity for “ODe” vs. “SSl” in the averaged P3 time window.

Structure	BA	Hemisphere	Lobe	Coordinates (X, Y, Z)						t-value		
				Talairach		MNI		Max.	Min.	No. of activated voxels		
Brain region												
Inferior parietal lobule	40	R	Parietal	45	-42	39	-45	40	3.83*	3.32*	9	
Precentral gyrus	6	R	Frontal	35	-3	37	35	-5	40	3.68*	3.29*	3
Sub-gyral	6	R	Frontal	35	-3	42	35	-5	45	3.62*	-	1
Superior frontal gyrus	6	R	Frontal	20	-2	65	20	-5	70	3.61*	-	3
Superior temporal gyrus	41	L	Temporal	-40	-34	6	-40	-35	5	3.53*	-	1
Transverse temporal gyrus	41	L	Temporal	-35	-33	11	-35	-35	10	3.47*	-	1
Middle frontal gyrus	6	R	Frontal	35	-8	42	35	-10	45	3.46*	3.29*	6
Uncus	28, 34	L	Limbic	-15	-1	-25	-15	0	-30	3.46*	3.31*	5
Insula	13	L	Sub-lobar	-30	-38	20	-30	-40	20	3.34*	-	1
Parahippocampal gyrus	34	L	Limbic	-15	-1	-17	-15	0	-20	3.31*	-	1

Talairach/MNI coordinates and t-values correspond to the peak activity in each brain region. Bold numbers indicate maximal brain electrical activity in the corresponding BA.

*p < 0.05; L, left; R, right; N, number; min., minimum; max., maximum; BA, Brodmann area; MNI, Montreal Neurological Institute.

snapping sounds were presented as standards and other-related finger snapping sounds as deviants in the oddball paradigm.

In the time window of the P3 component (starting at about 260 ms after stimulus onset), no difference in response to self- and other-related finger snapping sounds (contrasts “SDe” > “OST”

TABLE 6 | Standardized low-resolution brain electromagnetic tomography results of maximal brain electrical activity for “SDe” vs. “OST” in the averaged P3 time window.

Structure	BA	Hemisphere	Lobe	Coordinates (X, Y, Z)						t-value		
				Talairach		MNI		Max.	Min.	No. of activated voxels		
Brain region												
Precuneus	7 , 31	R	Parietal	15	-46	48	15	-50	50	4.73**	3.37*	8
Post-central gyrus	3, 5 , 7	R	Parietal	20	-45	67	20	-50	70	4.60*	3.35*	9
Superior parietal lobule	5, 7	R	Parietal	20	-45	62	20	-50	65	4.53**	3.37*	10
Paracentral lobule	5 , 31	R	Frontal/limbic	20	-41	53	20	-45	55	4.47**	3.39*	5
Sub-gyral	7 , 40	R	Parietal	20	-46	53	20	-50	55	4.22**	3.35*	7
Cingulate gyrus	23, 24, 31	R	Limbic	15	-32	38	15	-35	40	4.14**	3.32*	14
Superior frontal gyrus	6	R/L	Frontal	-5	13	64	-5	10	70	4.06**	3.34*	28
Medial frontal gyrus	6	R/L	Frontal	5	3	55	5	0	60	3.75*	3.33*	18
Posterior cingulate	29, 30	R	Limbic	10	-53	16	10	-55	15	3.70*	3.35*	6

Talairach/MNI coordinates and t-values correspond to the peak activity in each brain region. Bold numbers indicate maximal brain electrical activity in the corresponding BA.

** $p < 0.01$, * $p < 0.05$; L, left; R, right; N, number; min., minimum; max., maximum; BA, Brodmann area; MNI, Montreal Neurological Institute.

and “ODE” > “SSt,” respectively) was observed suggesting that the early elicitation of the N2a/MMN component, but not the later elicitation of the P3 component might be a fundamental neuro-physiological correlate for implicit discrimination of self-from other-related movement sounds. The N2a/MMN is believed to reflect continuous analysis of stimulus features, followed by updating and comparing information from an internally stored memory representation (for a review, see Patel and Azzam, 2005). Therefore, early sensory discrimination of one’s own finger snapping sounds in the time window of the N2a/MMN components might be associated with reduced memory update during later processing stages (P3 window), thereby attenuating the chance to find activity differences in the P3 time window for self- and other-related finger snapping sounds when these were presented as deviants.

sLORETA – “Self-Other” Oddball Paradigm

When contrasting conditions “SDe” and “OST” (contrast “SDe” > “OST”) sLORETA source localization revealed increased cortical activity in the left lateral part of the primary motor cortex (M1; BA 6) and in parts of the right anterior cingulate/posterior parietal cortex (ACC/PPC; BAs 32/24) as early as in the N2a/MMN time window. Whereas motor regions are part of the mirror neuron system, the ACC/PCC are belonging to the CMSs (Northoff and Bermpohl, 2004). Hence, activation of motor mirror neurons and CMS in the time-window of the N2a/MMN component might reflect automatic (and thus implicit) processing of self-related movement-related auditory information, rather than conscious, reflective stimulus processing (Uddin et al., 2007; Esslen et al., 2008). Importantly, as outlined in more detail below, the results suggest that both systems (motor system as part of the mirror neuron system and CMS) are

involved in implicit self-related processing and self-other discrimination.

In the P3 window, major neural sources of cortical activity for the contrast “SDe” > “OST” included the right inferior parietal lobule [part of the right temporoparietal junction (TPJ; BA 39)] and the parts of the right supplementary area (SMA; BA 6). The involvement of the right TPJ is in agreement with a large body of evidence indicating that together with the aforementioned CMS, the rTPJ is one of the most important brain regions involved in self-other discrimination thereby facilitating self-related processing (Lou et al., 2004). In addition, it has been argued that besides being involved in unimodal visual or auditory stimulus processing, the right TPJ is important for integrating sensory information related to the self and self-other discrimination in general. In particular the right TPJ is assumed to establish the phenomenological and cognitive aspects of the self, based on multimodal stimuli (Laureys, 2005).

We also contrasted the conditions “ODE” against “SSt” (contrast “ODE” > “SSt”) which revealed increased cortical activity in the supplementary motor area (SMA; BA 6) and parts of the right precuneus (BA 7). The involvement of the right precuneus during other-related processing is noteworthy, as this brain region belonging to the CMS has been repeatedly associated with self-related processing (e.g., Northoff and Bermpohl, 2004). Controversially, a recent meta-analysis by Qin and Northoff (2011) confirms not only an essential role of the right precuneus during self-related but also during other-related processing.

Whereas activation of CMS structures varied considerably across time windows and stimulus contrasts, activation in the SMA was observed in all three aforementioned contrasts. Especially for contrast “SDe” > “OST,” increased cortical activity was found in an area in close proximity to the left (and thus contralateral) primary motor cortex (M1) already in the N2a/MMN time window. This finding is remarkable as

9 out of 12 participants of the current study were right-handed and also observed when left-handed participants were excluded from the analysis. An elegant fMRI study identified a proximate cortical region on the left cortical surface as being the location of the “motor hand area,” specifically activated during the execution of right hand and finger movements (Yousry et al., 1997). In addition, the current results are in line with previous research findings revealing similar cortical activation patterns in M1 contralateral to the participants’ dominant hand (Hauk et al., 2006). Based on the results of the current study, it can be concluded that increased cortical activity in different parts of primary and supplementary motor cortices (with cortical activations in the right and left hemisphere, respectively) has been triggered by the presentation of movement-related auditory information, regardless of whether this information was self- or other-related. Hence, in implicit processing designs as the present one M1 and SMA are not specifically involved in the processing of self-related movement information, but can be seen as an important “neural hub” facilitating the processing of this specific movement-related information when the movement itself is not executed during stimulus presentation. This assumption is also supported by the fact, that activations of M1 and SMA were absent in the tone oddball paradigm.

Limitations and Future Outlook

A limitation of the present study might be the confounding factor of familiarity. Differences in familiarity between self- and other-related stimuli are of significant concern in research investigating self-related processing, especially with stimuli, such as the own name or face (e.g., see Graux et al., 2015). The own name or face are considered highly familiar stimuli recognized and identified even under adverse conditions. In contrast to the own name or face, a participant’s previously recorded self-related finger snapping sound can definitively be considered less familiar. Despite this and although differences in familiarity between self- and other-related snapping sounds had been reduced by our matching procedure (matching for sensory processing based on f_0), familiarity effects cannot be fully excluded in the present study as the stimulus set was not explicitly tested for familiarity (for instance, by conduction a rating study assessing stimulus ratings of familiarity via self-report or by including an additional oddball paradigm with different types of familiar vs. unfamiliar sounds). Thus, whether such possible differences in stimulus familiarity actually contribute to neuro-physiological processing differences between self- and other-related finger snapping sounds, even during passive listening and thus implicit processing should be considered in future studies.

Yet, another issue to clarify is episodic memory. As mentioned in the present study, finger snapping sounds were recorded prior to the experiment. According to the manipulation check, only four participants correctly identified their previously recorded finger snapping sounds post-experimentally (see Post-test Questions). Thus, remembering as well as effects of episodic memory retrieval might have been low during stimulus presentation. Nevertheless, memory

effects should be controlled for and investigated in future research as, so far, compared to studies on semantic memory little is known about memory for sensory information related to previously recorded self-related movement sounds.

Generally, the results of EEG source localization techniques should be interpreted with caution, although the retrieved cortical activation patterns of the present study are very plausible allowing us to integrate the results with those obtained from prior EEG and fMRI studies. Especially by combining sLORETA with ERP analysis allowed us to demonstrate when during stimulus processing and roughly where in the brain implicit self-recognition of auditory movement-related information takes place as this question has been largely unexplored even in prior research interested in the processing of self-related movement sounds (e.g., Aziz-Zadeh et al., 2004; Pizzamiglio et al., 2005; Hauk et al., 2006; Justen et al., 2014).

Of course, the current sLORETA source localization analysis is based on correlational statistics and hence results are only of correlational nature. The application of repetitive transcranial magnetic stimulation (rTMS) could offer an elegant and non-invasive way to selectively block or stimulate cortical activity in superficial brain regions (e.g., the right TPJ or motor areas) by applying fast trains of electromagnetic pulses (Walsh and Cowey, 2000). As such, rTMS studies would offer the potential to unravel causal relationships between cortical regions of interest (CMS and motor areas), involved in implicit processing of previously recorded self-related movement sounds.

CONCLUSION

By investigating the temporal and the spatial processing dynamics of previously recorded self- and other-related movement sounds and by comparing the results with those obtained during listening to movement-unrelated deviant and frequent auditory stimuli in the same subjects, the present study determined the time-course of self-other discrimination and the implicit identification of previously recorded self-related finger snapping sounds. This revealed early discrimination between self- and other-related snapping sounds in the N2a/MMN time window and differential activation of brain structures as compared to pure tone processing. To our knowledge, it has never been shown before, how early the human brain distinguishes movement-related auditory information that has been generated by the self or the other but the movement itself is not executed during stimulus presentation. The present results suggest that one’s own finger snapping sounds can be distinguished from those belonging to another individual at an early auditory information processing stage, even if the movement is not executed at the time of testing. This suggests that preferential processing of the characteristic sensory features of self-related movement sounds occurs pre-reflectively and without participants being aware of it. Although, preferential processing of this kind has been described theoretically (e.g., see Legrand and Ruby, 2009) and

empirically demonstrated in some studies using self-related stimuli, the present study is the first to confirm such a mechanism during implicit processing of sensory information belonging to self-related movements. In line with this, we could demonstrate that regions of the CMS and motor areas are involved in the processing of self-generated movement-related sounds and discussed their potential role in this type of processing.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

CJ and CH designed the experiment. CJ ran the experiment and collected the data. CJ and CH analyzed the data and wrote the manuscript.

REFERENCES

- Alcaini, M., Giard, M. H., Thévenet, M., and Pernier, J. (1994). Two separate frontal components in the N1 wave of the human auditory evoked response. *Psychophysiology* 31, 611–615. doi: 10.1111/j.1469-8986.1994.tb02354.x
- Antinoro, F., Skinner, P. H., and Jones, J. J. (1969). Relation between sound intensity and amplitude of the AER at different stimulus frequencies. *J. Acoust. Soc. Am.* 46, 1433–1436. doi: 10.1121/1.1911881
- Aziz-Zadeh, L., Iacoboni, M., Zaidel, E., Wilson, S., and Mazziotta, J. (2004). Left hemisphere motor facilitation in response to manual action sounds. *Eur. J. Neurosci.* 19, 2609–2612. doi: 10.1111/j.0953-816X.2004.03348.x
- Bamiou, D.-E., Musiek, F. E., and Luxon, L. M. (2003). The insula (Island of Reil) and its role in auditory processing. *Brain Res. Rev.* 42, 143–154. doi: 10.1016/S0165-0173(03)00172-3
- Bénar, C.-G., Schön, D., Grimault, S., Nazarian, B., Burle, B., Roth, M., et al. (2007). Single-trial analysis of oddball event-related potentials in simultaneous EEG-fMRI. *Hum. Brain Mapp.* 28, 602–613. doi: 10.1002/hbm.20289
- Benjamini, Y., and Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *J. R. Stat. Soc. Ser. B* 1, 289–300.
- Benjamini, Y., and Yekutieli, D. (2001). The control of the false discovery rate in multiple testing under dependency. *Ann. Stat.* 29, 1165–1188. doi: 10.1186/1471-2105-9-114
- Bennington, J. Y., and Polich, J. (1999). Comparison of P300 from passive and active tasks for auditory and visual stimuli. *Int. J. Psychophysiol.* 34, 171–177. doi: 10.1016/S0167-8760(99)00070-7
- Blume, C., and Herbert, C. (2014). The HisMine-Paradigm: a new paradigm to investigate self-awareness employing pronouns. *Soc. Neurosci.* 9, 289–299. doi: 10.1080/17470919.2014.886616
- Brodmann, K., and Gary, L. J. (2006). *Brodmann's Localization in the Cerebral Cortex*. New York, NY: Springer.
- Bullmore, E. T., Suckling, J., Overmeyer, S., Rabe-Hesketh, S., Taylor, E., and Brammer, M. J. (1999). Global, voxel, and cluster tests, by theory and permutation, for a difference between two groups of structural MR images of the brain. *IEEE Trans. Med. Imaging* 18, 32–42. doi: 10.1109/42.750253
- Bush, G., Luu, P., and Posner, M. I. (2000). Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex. *Trends Cogn. Sci.* 4, 215–222. doi: 10.1016/S1364-6613(00)01483-2
- Caharel, S., Poiroux, S., Bernard, C., Thibaut, F., Lalonde, R., and Rebai, M. (2002). ERPs associated with familiarity and degree of familiarity during face recognition. *Int. J. Neurosci.* 112, 1499–1512. doi: 10.1080/00207450290158368
- Campbell, T., Winkler, I., and Kujala, T. (2007). N1 and the mismatch negativity are spatiotemporally distinct ERP components: disruption of immediate memory by auditory distraction can be related to N1. *Psychophysiology* 44, 530–540. doi: 10.1111/j.1469-8986.2007.00529.x
- Christoff, K., Cosmelli, D., Legrand, D., and Thompson, E. (2011). Specifying the self for cognitive neuroscience. *Trends Cogn. Sci.* 15, 104–112. doi: 10.1016/j.tics.2011.01.001
- Damasio, A., and Meyer, K. (2009). "Consciousness: an overview of the phenomenon and its possible neural basis," in *The Neurology of Consciousness*, eds S. Laureys and G. Tononi (Amsterdam: Elsevier), 3–14. doi: 10.1016/B978-0-12-374168-4.00001-0
- Davis, H., Mast, T., Yoshie, N., and Zerlin, S. (1966). The slow response of the human cortex to auditory stimuli: recovery process. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 21, 105–113. doi: 10.1016/0013-4694(66)90118-0
- Debenner, S., Makeig, S., Delorme, A., and Engel, A. K. (2005). What is novel in the novelty oddball paradigm? Functional significance of the novelty P3 event-related potential as revealed by independent component analysis. *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 22, 309–321. doi: 10.1016/j.cogbrainres.2004.09.006
- Delorme, A. (2006). "Statistical methods," in *Encyclopedia of Medical Devices and Instrumentation*, ed. J. G. Webster (Hoboken, NJ: John Wiley & Sons, Inc), 240–256. doi: 10.1002/0471732877.emd318
- Delorme, A., and Makeig, S. (2004). EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *J. Neurosci. Methods* 134, 9–21. doi: 10.1016/j.jneumeth.2003.10.009
- Donchin, E., and Coles, M. G. H. (1988). Is the P300 component a manifestation of context updating? *Behav. Brain Sci.* 11, 357–427. doi: 10.1017/S0140525X00058027
- Downar, J., Crawley, A. P., Mikulis, D. J., and Davis, K. D. (2002). A cortical network sensitive to stimulus salience in a neutral behavioral context across multiple sensory modalities. *J. Neurophysiol.* 87, 615–620.
- Escera, C., Alho, K., Schröger, E., and Winkler, I. (2000). Involuntary attention and distractibility as evaluated with event-related brain potentials. *Audiol. Neurootol.* 5, 151–166. doi: 10.1159/000013877
- Escera, C., Alho, K., Winkler, I., and Näätänen, R. (1998). Neural mechanisms of involuntary attention to acoustic novelty and change. *J. Cogn. Neurosci.* 10, 590–604. doi: 10.1162/089892998562997
- Esslen, M., Metzler, S., Pascual-Marqui, R., and Jäncke, L. (2008). Pre-reflective and reflective self-reference: a spatiotemporal EEG analysis. *Neuroimage* 42, 437–449. doi: 10.1016/j.neuroimage.2008.01.060
- Fitzgerald, P. G., and Picton, T. W. (1981). Temporal and sequential probability in evoked potential studies. *Can. J. Psychol.* 35, 188–200. doi: 10.1037/h0081154
- Folstein, J. R., and van Petten, C. (2008). Influence of cognitive control and mismatch on the N2 component of the ERP: a review. *Psychophysiology* 45, 152–170. doi: 10.1111/j.1469-8986.2007.00602.x
- Friston, K. J. (2002). "Statistical parametric mapping and other analysis of functional imaging data," in *Brain Mapping*, eds A. W. Toga and J. C. Mazziotta (Amsterdam: Academic Press), 363–385.
- Garrido, M. I., Kilner, J. M., Stephan, K. E., and Friston, K. J. (2009). The mismatch negativity: a review of underlying mechanisms. *Clin. Neurophysiol.* 120, 453–463. doi: 10.1016/j.clinph.2008.11.029
- Gillihan, S. J., and Farah, M. J. (2005). Is self special? A critical review of evidence from experimental psychology and cognitive neuroscience. *Psychol. Bull.* 131, 76–97. doi: 10.1037/0033-2909.131.1.76
- Godey, B., Schwartz, D., de Graaf, J. B., Chauvel, P., and Liégeois-Chauvel, C. (2001). Neuromagnetic source localization of auditory evoked fields

- and intracerebral evoked potentials: a comparison of data in the same patients. *Clin. Neurophysiol.* 112, 1850–1859. doi: 10.1016/S1388-2457(01)00636-8
- Goldman, R. I., Wei, C.-Y., Philastides, M. G., Gerson, A. D., Friedman, D., Brown, T. R., et al. (2009). Single-trial discrimination for integrating simultaneous EEG and fMRI: identifying cortical areas contributing to trial-to-trial variability in the auditory oddball task. *Neuroimage* 47, 136–147. doi: 10.1016/j.neuroimage.2009.03.062
- Graux, J., Gomot, M., Roux, S., Bonnet-Brilhault, F., and Bruneau, N. (2015). Is my voice just a familiar voice? An electrophysiological study. *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.* 10, 101–105. doi: 10.1093/scan/nsu031
- Graux, J., Gomot, M., Roux, S., Bonnet-Brilhault, F., Camus, V., and Bruneau, N. (2013). My voice or yours? An electrophysiological study. *Brain Topogr.* 26, 72–82. doi: 10.1007/s10548-012-0233-2
- Griffiths, T. D., and Warren, J. D. (2002). The planum temporale as a computational hub. *Trends Neurosci.* 25, 348–353. doi: 10.1016/S0166-2236(02)02191-4
- Grill-Spector, K., Kourtzi, Z., and Kanwisher, N. (2001). The lateral occipital complex and its role in object recognition. *Vision Res.* 41, 1409–1422. doi: 10.1016/S0042-6989(01)00073-6
- Grill-Spector, K., Kushnir, T., Edelman, S., Avidan, G., Itzhak, Y., and Malach, R. (1999). Differential processing of objects under various viewing conditions in the human lateral occipital complex. *Neuron* 24, 187–203. doi: 10.1016/S0896-6273(00)80832-6
- Grimm, S., and Escera, C. (2012). Auditory deviance detection revisited: evidence for a hierarchical novelty system. *Int. J. Psychophysiol.* 85, 88–92. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2011.05.012
- Groppe, D. M., Urbach, T. P., and Kutas, M. (2011a). Mass univariate analysis of event-related brain potentials/fields I: a critical tutorial review. *Psychophysiology* 48, 1711–1725. doi: 10.1111/j.1469-8986.2011.01273.x
- Groppe, D. M., Urbach, T. P., and Kutas, M. (2011b). Mass univariate analysis of event-related brain potentials/fields II: simulation studies. *Psychophysiology* 48, 1726–1737. doi: 10.1111/j.1469-8986.2011.01272.x
- Haalman, I., and Vaadia, E. (1997). Dynamics of neuronal interactions: relation to behavior, firing rates, and distance between neurons. *Hum. Brain Mapp.* 5, 249–253. doi: 10.1002/(SICI)1097-0193(1997)5:4
- Hauk, O., Shtyrov, Y., and Pulvermüller, F. (2006). The sound of actions as reflected by mismatch negativity: rapid activation of cortical sensory-motor networks by sounds associated with finger and tongue movements. *Eur. J. Neurosci.* 23, 811–821. doi: 10.1111/j.1460-9568.2006.04586.x
- Herbert, C., Blume, C., and Northoff, G. (2016). Can we distinguish an “I” and “ME” during listening? – An event-related EEG study on the processing of first and second person personal and possessive pronouns. *Self Identity* 15, 120–138. doi: 10.1080/15298868.2015.1085893
- Herbert, C., Herbert, B. M., Ethofer, T., and Pauli, P. (2011). His or mine? The time course of self-other discrimination in emotion processing. *Soc. Neurosci.* 6, 277–288. doi: 10.1080/17470919.2010.52354
- Hillyard, S. A., Hink, R. F., Schwent, V. L., and Picton, T. W. (1973). Electrical signs of selective attention in the human brain. *Science* 182, 177–180. doi: 10.1126/science.182.4108.177
- Holmes, C. J., Hoge, R., Collins, L., Woods, R., Toga, A. W., and Evans, A. C. (1998). Enhancement of MR images using registration for signal averaging. *J. Comput. Assist. Tomogr.* 22, 324–333. doi: 10.1097/00004728-199803000-00032
- Ille, N., Berg, P., and Scherg, M. (2002). Artifact correction of the ongoing EEG using spatial filters based on artifact and brain signal topographies. *J. Clin. Neurophysiol.* 19, 113–124. doi: 10.1097/00004691-200203000-00002
- James, W. (1890/1950). *The Principles of Psychology*. Dover: Mineola.
- Joos, K., Gilles, A., Van de Heyning, P., De Ridder, D., and Vanneste, S. (2014). From sensation to percept: the neural signature of auditory event-related potentials. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 42, 148–156. doi: 10.1016/j.neubiorev.2014.02.009
- Jurcak, V., Tsuzuki, D., and Dan, I. (2007). 10/20, 10/10, and 10/5 systems revisited: their validity as relative head-surface-based positioning systems. *Neuroimage* 34, 1600–1611. doi: 10.1016/j.neuroimage.2006.09.024
- Justen, C., Herbert, C., Werner, K., and Raab, M. (2014). Self vs. other: neural correlates underlying agent identification based on unimodal auditory information as revealed by electrotopography (sLORETA). *Neuroscience* 259, 25–34. doi: 10.1016/j.neuroscience.2013.11.042
- Kaplan, J. T., Aziz-Zadeh, L., Uddin, L. Q., and Iacoboni, M. (2008). The self across the senses: an fMRI study of self-face and self-voice recognition. *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.* 3, 218–223. doi: 10.1093/scan/nsn014
- Koelsch, S. (2012). *Brain and Music*, 1st Edn. Chichester: Wiley-Blackwell.
- Kohler, E., Keysers, C., Umiltà, M. A., Fogassi, L., Gallese, V., and Rizzolatti, G. (2002). Hearing sounds, understanding actions: action representation in mirror neurons. *Science* 297, 846–848. doi: 10.1126/science.1070311
- Kok, A. (2001). On the utility of P3 amplitude as a measure of processing capacity. *Psychophysiology* 38, 557–577. doi: 10.1017/S0048577201990559
- Kotchoubey, B. (2006). Event-related potentials, cognition, and behavior: a biological approach. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 30, 42–65. doi: 10.1016/j.neubiorev.2005.04.002
- Lage-Castellanos, A., Martínez-Montes, E., Hernández-Cabrera, J. A., and Galán, L. (2010). False discovery rate and permutation test: an evaluation in ERP data analysis. *Stat. Med.* 29, 63–74. doi: 10.1002/sim.3784
- Lancaster, J. L., Woldorff, M. G., Parsons, L. M., Liotti, M., Freitas, C. S., Rainey, L., et al. (2000). Automated Talairach Atlas labels for functional brain mapping. *Hum. Brain Mapp.* 10, 120–131. doi: 10.1002/1097-0193(200007)10:3<120::AID-HBM30>3.0.CO;2-8
- Laureys, S. (2005). *The Boundaries of Consciousness: Neurobiology and Neuropathology*, 1st Edn. Amsterdam: Elsevier.
- Legrand, D., and Ruby, P. (2009). What is self-specific? Theoretical investigation and critical review of neuroimaging results. *Psychol. Rev.* 116, 252–282. doi: 10.1037/a0014172
- Liebethal, E., Ellingson, M. L., Spanaki, M. V., Prieto, T. E., Ropella, K. M., and Binder, J. R. (2003). Simultaneous ERP and fMRI of the auditory cortex in a passive oddball paradigm. *Neuroimage* 19, 1395–1404. doi: 10.1016/S1053-8119(03)00228-3
- Lou, H. C., Luber, B., Crupain, M., Keenan, J. P., Nowak, M., Kjaer, T. W., et al. (2004). Parietal cortex and representation of the mental Self. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 101, 6827–6832. doi: 10.1073/pnas.0400049101
- Luck, S. J. (2005). *An Introduction to the Event-Related Potential Technique*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Luck, S. J., and Hillyard, S. A. (1994). Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search. *Psychophysiology* 31, 291–308. doi: 10.1111/j.1469-8986.1994.tb02218.x
- MacPherson, A. C., Collins, D., and Obhi, S. S. (2009). The importance of temporal structure and rhythm for the optimum performance of motor skills: a new focus for practitioners of sport psychology. *J. Appl. Sport Psychol.* 21, 48–61. doi: 10.1080/10413200802595930
- Manly, B. F. J. (1997). *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology Texts in Statistical Science*, 2nd Edn. London: Chapman & Hall.
- Maris, E., and Oostenveld, R. (2007). Nonparametric statistical testing of EEG- and MEG-data. *J. Neurosci. Methods* 164, 177–190. doi: 10.1016/j.jneumeth.2007.03.024
- Mazziotta, J., Toga, A., Evans, A., Fox, P., Lancaster, J., Zilles, K., et al. (2001). A probabilistic atlas and reference system for the human brain: international consortium for brain mapping (ICBM). *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 356, 1293–1322. doi: 10.1098/rstb.2001.0915
- Menon, V., and Uddin, L. Q. (2010). Saliency, switching, attention and control: a network model of insula function. *Brain Struct. Funct.* 214, 655–667. doi: 10.1007/s00429-010-0262-0
- Miyakoshi, M., Nomura, M., and Ohira, H. (2007). An ERP study on self-relevant object recognition. *Brain Cogn.* 63, 182–189. doi: 10.1016/j.bandc.2006.12.001
- Mulert, C., Jäger, L., Schmitt, R., Bussfeld, P., Pogarell, O., Möller, H.-J., et al. (2004). Integration of fMRI and simultaneous EEG: towards a comprehensive understanding of localization and time-course of brain activity in target detection. *Neuroimage* 22, 83–94. doi: 10.1016/j.neuroimage.2003.10.051
- Müller, B. W., Stude, P., Nebel, K., Wiese, H., Ladd, M. E., Forsting, M., et al. (2003). Sparse imaging of the auditory oddball task with functional MRI. *Neuroreport* 14, 1597–1601. doi: 10.1097/01.wnr.0000086094.47480.7b
- Murray, S. O., and Wojciulik, E. (2004). Attention increases neural selectivity in the human lateral occipital complex. *Nat. Neurosci.* 7, 70–74. doi: 10.1038/nn1161

- Näätänen, R., and Alho, K. (1995). Mismatch negativity – A unique measure of sensory processing in audition. *Int. J. Neurosci.* 80, 317–337. doi: 10.3109/00207459508986107
- Näätänen, R., Paavilainen, P., Rinne, T., and Alho, K. (2007). The mismatch negativity (MMN) in basic research of central auditory processing: a review. *Clin. Neurophysiol.* 118, 2544–2590. doi: 10.1016/j.clinph.2007.04.026
- Näätänen, R., and Picton, T. (1987). The N1 wave of the human electric and magnetic response to sound: a review and an analysis of the component structure. *Psychophysiology* 24, 375–425. doi: 10.1111/j.1469-8986.1987.tb00311.x
- Nakamura, K., Kawashima, R., Sugiura, M., Kato, T., Nakamura, A., Hatano, K., et al. (2001). Neural substrates for recognition of familiar voices: a PET study. *Neuropsychologia* 39, 1047–1054. doi: 10.1016/S0028-3932(01)00037-9
- Nelson, D. A., and Lassman, F. M. (1968). Effects of intersignal interval on the human auditory evoked response. *J. Acoust. Soc. Am.* 44, 1529–1532. doi: 10.1121/1.1911292
- Nichols, T. E., and Holmes, A. P. (2002). Nonparametric permutation tests for functional neuroimaging: a primer with examples. *Hum. Brain Mapp.* 15, 1–25. doi: 10.1002/hbm.1058
- Northoff, G., and BERPohl, F. (2004). Cortical midline structures and the self. *Trends Cogn. Sci.* 8, 102–107. doi: 10.1016/j.tics.2004.01.004
- Northoff, G., Heinzel, A., Greck, M., BERPohl, F., Dobrowolny, H., and Panksepp, J. (2006). Self-referential processing in our brain: a meta-analysis of imaging studies on the self. *Neuroimage* 31, 440–457. doi: 10.1016/j.neuroimage.2005.12.002
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9, 97–113. doi: 10.1016/0028-3932(71)90067-4
- Pascual-Marqui, R. D. (1999). Review of methods for solving the EEG inverse problem. *Int. J. Bioelectromagn.* 1, 75–86.
- Pascual-Marqui, R. D. (2002). Standardized low resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA): technical details. *Methods Find. Exp. Clin. Pharmacol.* 24, 5–12.
- Pascual-Marqui, R. D., Esslen, M., Kochi, K., and Lehmann, D. (2002). Functional imaging with low resolution brain electromagnetic tomography (LORETA): review, new comparisons, and new validation. *Jpn. J. Clin. Neurophysiol.* 24, 81–94.
- Pascual-Marqui, R. D., Michel, C. M., and Lehmann, D. (1994). Low resolution electromagnetic tomography: a new method for localizing electrical activity in the brain. *Int. J. Psychophysiol.* 18, 49–65. doi: 10.1016/0167-8760(84)90014-X
- Patel, S. H., and Azzam, P. N. (2005). Characterization of N200 and P300: selected studies of the event-related potential. *Int. J. Med. Sci.* 2, 147–154. doi: 10.7150/ijms.2.147
- Pereira, D. R., Cardoso, S., Ferreira-Santos, F., Fernandes, C., Cunha-Reis, C., Paiva, T. O., et al. (2014). Effects of inter-stimulus interval (ISI) duration on the N1 and P2 components of the auditory event-related potential. *Int. J. Psychophysiol.* 94, 311–318. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2014.09.012
- Picton, T. W. (1992). The P300 wave of the human event-related potential. *J. Clin. Neurophysiol.* 9, 456–479. doi: 10.1097/00004691-199210000-00002
- Pizzagalli, D., Pascual-Marqui, R. D., Nitschke, J. B., Oakes, T. R., Larson, C. L., Abercrombie, H. C., et al. (2001). Anterior cingulate activity as a predictor of degree of treatment response in major depression: evidence from brain electrical tomography analysis. *Am. J. Psychiatry* 158, 405–415. doi: 10.1176/appi.ajp.158.3.405
- Pizzamiglio, L., Aprile, T., Spitoni, G., Pitzalis, S., Bates, E., D'Amico, S., et al. (2005). Separate neural systems for processing action- or non-action-related sounds. *Neuroimage* 24, 852–861. doi: 10.1016/j.neuroimage.2004.09.025
- Polich, J. (2007). Updating P300: an integrative theory of P3a and P3b. *Clin. Neurophysiol.* 118, 2128–2148. doi: 10.1016/j.clinph.2007.04.019
- Polich, J., and Kok, A. (1995). Cognitive and biological determinants of P300: an integrative review. *Biol. Psychol.* 41, 103–146. doi: 10.1016/0301-0511(95)05130-9
- Qin, P., and Northoff, G. (2011). How is our self related to midline regions and the default-mode network? *Neuroimage* 57, 1221–1233. doi: 10.1016/j.neuroimage.2011.05.028
- Rosburg, T. (2003). Left hemispheric dipole locations of the neuromagnetic mismatch negativity to frequency, intensity and duration deviants. *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 16, 83–90. doi: 10.1016/S0926-6410(02)00222-7
- Roye, A., Schröger, E., Jacobsen, T., and Gruber, T. (2010). Is my mobile ringing? Evidence for rapid processing of a personally significant sound in humans. *J. Neurosci.* 30, 7310–7313. doi: 10.1523/JNEUROSCI.1113-10.2010
- Seeley, W. W., Menon, V., Schatzberg, A. F., Keller, J., Glover, G. H., Kenna, H., et al. (2007). Dissociable intrinsic connectivity networks for salience processing and executive control. *J. Neurosci.* 27, 2349–2356. doi: 10.1523/JNEUROSCI.5587-06.2007
- Silva, L. R., Amitai, Y., and Connor, B. W. (1991). Intrinsic oscillations of neocortex generated by layer 5 pyramidal neurons. *Science* 251, 433–435. doi: 10.1126/science.1824881
- Squires, N. K., Squires, K. C., and Hillyard, S. A. (1975). Two varieties of long-latency positive waves evoked by unpredictable auditory stimuli in man. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 38, 387–401. doi: 10.1016/0013-4694(75)90263-1
- Sui, J., Zhu, Y., and Han, S. (2006). Self-face recognition in attended and unattended conditions: an event-related brain potential study. *Neuroreport* 17, 423–427. doi: 10.1097/01.wnr.0000203357.65190.61
- Tacikowski, P., Cygan, H. B., and Nowicka, A. (2014). Neural correlates of own and close-other's name recognition: ERP evidence. *Front. Hum. Neurosci.* 8:194. doi: 10.3389/fnhum.2014.00194
- Tacikowski, P., and Nowicka, A. (2010). Allocation of attention to self-name and self-face: an ERP study. *Biol. Psychol.* 84, 318–324. doi: 10.1016/j.biopsycho.2010.03.009
- Talairach, J., and Tournoux, P. (1988). *Co-Planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain*. Stuttgart: G. Thieme.
- Uddin, L. Q. (2014). Salience processing and insular cortical function and dysfunction. *Nat. Rev. Neurosci.* 16, 55–61. doi: 10.1038/nrn3857
- Uddin, L. Q., Iacoboni, M., Lange, C., and Keenan, J. P. (2007). The self and social cognition: the role of cortical midline structures and mirror neurons. *Trends Cogn. Sci.* 11, 153–157. doi: 10.1016/j.tics.2007.01.001
- Vitacco, D., Brandeis, D., Pascual-Marqui, R., and Martin, E. (2002). Correspondence of event-related potential tomography and functional magnetic resonance imaging during language processing. *Hum. Brain Mapp.* 17, 4–12. doi: 10.1002/hbm.10038
- Walsh, V., and Cowey, A. (2000). Transcranial magnetic stimulation and cognitive neuroscience. *Nat. Rev. Neurosci.* 1, 73–79. doi: 10.1038/35036239
- Weissman, D. H., Gopalakrishnan, A., Hazlett, C. J., and Woldorff, M. G. (2005). Dorsal anterior cingulate cortex resolves conflict from distracting stimuli by boosting attention toward relevant events. *Cereb. Cortex* 15, 229–237. doi: 10.1093/cercor/bhh125
- Williams, L. M., Simms, E., Clark, C. R., Paul, R. H., Rowe, D., and Gordon, E. (2005). The test-retest reliability of a standardized neurocognitive and neurophysiological test battery: “Neuromarker.” *Int. J. Neurosci.* 115, 1605–1630. doi: 10.1080/00207450590958475
- Woldorff, M. G., Gallen, C. C., Hampson, S. A., Hillyard, S. A., Pantev, C., Sobel, D., et al. (1993). Modulation of early sensory processing in human auditory cortex during auditory selective attention. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 90, 8722–8726. doi: 10.1073/pnas.90.18.8722
- Wunderlich, J. L., and Cone-Wesson, B. K. (2001). Effects of stimulus frequency and complexity on the mismatch negativity and other components of the cortical auditory-evoked potential. *J. Acoust. Soc. Am.* 109, 1526–1537. doi: 10.1121/1.1349184
- Yousry, T. A., Schmid, U. D., Alkadhi, H., Schmidt, D., Peraud, A., Büttner, A., et al. (1997). Localization of the motor hand area to a knob on the precentral gyrus. A new landmark. *Brain* 120, 141–157. doi: 10.1093/brain/120.1.141
- Zanow, F., and Knösche, T. R. (2004). ASA – Advanced Source analysis of continuous and event-related EEG/MEG signals. *Brain Topogr.* 16, 287–290. doi: 10.1023/B:BRAT.0000032867.41555.d0
- Zhou, A., Shi, Z., Zhang, P., Liu, P., Han, W., Wu, H., et al. (2010). An ERP study on the effect of self-relevant possessive pronoun. *Neurosci. Lett.* 480, 162–166. doi: 10.1016/j.neulet.2010.06.033

Zouridakis, G., Simos, P. G., and Papanicolaou, A. C. (1998). Multiple bilaterally asymmetric cortical sources account for the auditory N1m component. *Brain Topogr.* 10, 183–189. doi: 10.1023/A:1022246825461

Conflict of Interest Statement: The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Copyright © 2016 Justen and Herbert. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) or licensor are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.