

5. Diskussion

Verarbeitung propriozeptiver Signale der Kopfstellung

Zur räumlichen Wahrnehmung und internen Repräsentation von Körperposition und Körperbewegung im umgebenden Raum ist die Integration mehrerer Sinnesmodalitäten notwendig. Ein wesentlicher Anteil dabei ist die Berechnung der Stellung des Kopfes im Verhältnis zum Rumpf. Hierbei spielen propriozeptive Afferenzen der Halsmuskulatur eine wichtige Rolle. In dieser Arbeit ist es mittels propriozeptiver Stimulation der Nackenmuskulatur gelungen, Areale zu identifizieren, die beim Menschen an der Verarbeitung von Information über die Stellung des Kopfes im Raum beteiligt sind.

In den folgenden Abschnitten werden die in dieser Arbeit erhobenen Daten mit denen zu dieser Thematik bislang vorliegenden Forschungsarbeiten in Bezug gesetzt und diskutiert.

5.1 Sulcus centralis und Präcentraler Kortex

5.1.1 Area 3a

Sowohl in den Einzelanalysen, als auch in der Gruppenanalyse stellt sich im Bereich des Sulcus centralis insbesondere kontralateral ein Aktivierungsareal dar.

Die in diesem Experiment mittels Vibration dargestellten Aktivierungen in der Tiefe des Sulcus centralis können als BOLD-Signalanstieg in Area 3a interpretiert werden. Durch die spezifische Wahl des Stimulus, das psychophysikalische Phänomen der Bewegungillusion und durch die Mitaktivierung anderer zum vestibulären kortikalen Netzwerk zählender Areale, kann man davon ausgehen, dass mit der propriozeptiven Stimulation der Halsmuskeln im fMRT Area 3aNv als spezifisches Subareal von Area 3a mitaktiviert werden konnte. Durch den Versuchsaufbau, in welchem als Blockdesign die tiefensensible Stimulation mit maximaler Eindringtiefe in Bezug zu einer nur oberflächlichen Hautstimulation mit minimaler Eindringtiefe in Verhältnis gesetzt wurde, sollten mögliche Aktivierungen, entstanden durch oberflächliche Hautstimulation, minimiert werden. Im Rahmen des psychophysikalischen Vorversuches deckten sich die Ergebnisse mit der von Harrington und seinen Kollegen ermittelten Frequenzspezifität tiefensensibler Vibration (Harrington et al., 2001).

Area 3a bildet zusammen mit Area 2, 3b und 1 den primären somatosensorischen Kortex (SI) (Brodmann 1903; Vogt und Vogt 1919) und wird insbesondere durch propriozeptive Stimulation aktiviert (Jones und Porter, 1980; Schwarz et al. 1973; Harrington et al., 2001). Verbindungen zwischen der im Sulcus centralis befindlichen

vibrationssensiblen Area 3a und dem vestibulären System konnten beim Affen mittels Tracerstudien nachgewiesen werden (Guldin und Grüsser, 1998). In Einzelzelleableitungen wiesen Ödkvist und seine Mitarbeiter mittels elektrischer Stimulation des Nervus vestibularis bei Affen Antworten innerhalb der Armrepräsentation von Area 3a nach (Ödkvist et al., 1974). Guldin und Grüsser konnten mittels Einzelzelleableitungen bei vestibulärer Stimulation bei 30-50% der untersuchten Neurone innerhalb von Area 3aNv Potentiale ableiten (Guldin und Grüsser, 1998). Da die Neuronen, die auf vestibuläre Stimulation antworteten, in der Repräsentation des Nackens in Area 3a lagen, wurde die Subregion als „3a-neck-vestibular-region“ (Area 3aNv) bezeichnet (Guldin et al., 1992; Guldin und Grüsser, 1998). Die zytoarchitektonische Analyse von Area 3aNv zeigte, dass sich dieses Areal innerhalb von Area 3a befindet und sich bis in Area 4 des motorischen Kortex ausdehnt. Dies korreliert gut mit den in dieser Studie erhobenen Daten. Da die von Guldin und Grüsser beschriebene Area 3aNv vermutlich nicht dem von Ödkvist beschriebenen Hand- oder Armareal entspricht, bezeichneten sie das von Ödkvist beschriebene Areal als „3a-hand-vestibular-region“ (Area 3aHv) (Guldin und Grüsser, 1998).

Verbindungen von PIVC zu Area 3aV wurden in Tracerstudien identifiziert (Guldin et al., 1992). Neben dieser Verbindung wurden Projektionen zwischen Area 3aV und PIVC, 2v, sowie einer Subregion von Area 7 dargestellt. Diese Areale bilden den sogenannten „inner vestibular circuit“ (Guldin et al., 1992). Die enge Verbindung dieser Areale lässt vermuten, dass Area 3aV in ein neuronales Netzwerk eingebunden ist, das der Verarbeitung von Signalen zur räumlichen Information dient, wobei Informationen über Bewegungen und Position des Kopfes möglicherweise über Area 3aV dieses Netzwerk erreichen. Ebenfalls mittels Tracerinjektionen stellten Akbarian und seine Mitarbeiter beim Affen Verbindungen zwischen Kerngebieten des Thalamus und Area 3aNv sowie PIVC dar (Akbarian et al., 1992).

Moore und seine Kollegen führten im fMRT Versuche zur Detektion des menschlichen somatosensorischen Kortex durch (Moore et al., 2000). Hierbei zeigte sich, dass ausschließlich bei der kinästhetischen Stimulation der Hand Area 3a mitaktiviert wird, bei rein taktilen Stimuli dagegen nicht. Bei beiden Versuchsparadigmen wurden sowohl die im Gyrus präcentralis des motorischen Kortex befindlichen Areale, als auch die übrigen zu SI gehörenden Areale im Gyrus postcentralis (Area 3b, 1 und 2) aktiviert. Mittels vibratorischer Stimulation der Finger konnten Francis und seine Mitarbeiter BOLD-Signale im Sulcus centralis, im Gyrus Praecentralis und im Gyrus postcentralis

darstellen (Francis et al., 2000). Fasold zeigte bei kalorischer und visueller Stimulation im fMRT neben Arealen wie PIVC und Area 2v eine Mitaktivierung in Area 3a (Fasold, 2005). Dies unterstützt die Hypothese, dass Area 3aV auch beim Menschen an der kortikalen Verarbeitung von Signalen der räumlichen Wahrnehmung beteiligt ist. Bottini und ihre Mitarbeiter zeigten mittels PET die Beteiligung des somatosensorischer Kortex bei der Verarbeitung vibratorischer und kalorisch vestibulärer Afferenzen (Bottini et al., 2001). Die dabei identifizierten Hirnregionen umfassten u.a. SI und SII, sowie Area 6 und die temporoparietale Übergangszone. Wie bereits in der Einleitung erwähnt muss hier jedoch auf die inkorrekte Konjunktionsanalyse (Nichols et al., 2005), als auch auf die nicht wirkliche multimodale Stimulation bei der Wahl von jeweils verschiedenen Probandenkollektiven verwiesen werden. Generell ist mittels fMRT die Darstellung einer scharfen Abgrenzung der Areale innerhalb von SI aufgrund der individuellen Variabilität der Arealausdehnung insbesondere von Area 3a eher schwierig (White et al., 1997, Geyer et al., 2000) und müsste idealer Weise mit mikrostrukturellen Methoden kombiniert werden (Geyer et al., 1999, Geyer et al., 2000).

5.1.2 Area 6

Im Bereich des prämotorischen Kortex zeigen sich in diesem Versuch bihemisphärielle Aktivierungen.

Wir gehen hier von einer Mitaktivierung der zum prämotorischen Kortex gehörenden Area 6 aus. Der prämotorische Kortex erhält somatosensorische und visuelle Informationen aus parietalen Arealen (Luppino et al., 1999; Rizzolatti et al., 1998). Mittels Tracerinjektionen beim Affen stellte sich eine Verbindung zwischen Area 6 und dem insulären Kortex, sowie eine direkte Projektion von Area 6 zu den vestibulären Hirnstammkernen dar (Akbarian et al., 1993; Guldin und Grüsser 1998). Guldin und seine Kollegen zeigten in Tracerstudien, dass zwischen Area 3aV und PIVC mit Area 6, der Insel und Area 7 eine kortikale Verbindung besteht (Guldin et al., 1992). Eine Mitbeteiligung von Area 6 bei der Verarbeitung kortikaler räumlicher Wahrnehmungsprozesse liegt somit nahe (Akbarian et al., 1993, Bremmer et al., 1997a). Innerhalb des ventral prämotorischen Kortex (PMv) ließen sich Neurone nachweisen, die bei der Verarbeitung von Informationen zur Bewegungskontrolle und von Kopfpositionssignalen beteiligt sind (Graziano et al., 1997; Luppino et al., 1999). Elektrophysiologische Daten liefern Hinweise dafür, dass sich innerhalb von PMv auch Neuronen mit polymodaler Antwort auf visuelle, taktile und auditorische Stimulation

befinden (Graziano und Ghandi, 2000). Auch im fMRT ließen sich bei multimodaler Stimulation von gesunden Probanden Aktivierungen im Bereich des ventral prämotorischen Kortex darstellen (Bremmer et al., 2001). Über eine multimodale Aktivierung kann in dieser Studie bei rein propriozeptiver Stimulation keine Aussage gemacht werden, hier müssten erweiternde Versuche durchgeführt werden. Die Mitaktivierung von Area 6 bestätigt jedoch die Hypothese, dass Area 6 bei der Verarbeitung von Informationen über die Stellung des Kopfes im Raum mitbeteiligt ist.

5.2 Parietoinsulärer Kortex

In der Gruppenanalyse zeigt sich ausschließlich rechtshemisphäriell ein Areal im parietoinsulären Übergangsbereich. Bei den Einzelanalysen lassen sich hier sowohl rechts- als auch linkshemisphäriell Aktivierungen nachweisen.

Die BOLD-Signalanstiege im Bereich des parietoinsulären Übergangsbereiches können dem in der Tierliteratur beschriebenen parieto-insulär-vestibulären Kortex (PIVC) zugeordnet werden (Grüsser et al., 1990a; Grüsser et al., 1990b; Fasold, 2005). In Studien beim Affen stellten sich mit Tracerinjektionen von diesem retroinsulären, in der Tiefe des Sulcus lateralis befindlichen Areal, ausgehende Verbindungen zu Area 3aV und zu Grenzregionen von Area 2 und dem anterioren Anteil von Area 7 dar (Guldin et al., 1992). Es zeigte sich ebenfalls, dass Area 3aV und PIVC mit den gleichen Anteilen von Area 6, der Insel und Area 7 verbunden sind (Guldin et al., 1992). PIVC wurde als Kernregion eines vestibulären kortikalen Systems beim Affen beschrieben (Guldin et al., 1992).

In Einzelzelleableitungen beim Makaken (*Macaca fascicularis*) und Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) ließ sich bei 50% der in PIVC befindlichen Neurone auf vestibuläre Stimulation eine Aktivierungsantwort nachweisen, die restlichen 50% der dort befindlichen Neurone antworteten mit Aktivierungen auf somatosensorische, optokinetische und visuelle Stimulation (Guldin und Grüsser, 1998). Dies lieferte bereits einen Hinweis für mögliche multimodale Eigenschaften in diesem Bereich. Akbarian und seine Mitarbeiter konnten beim Makaken Aktivierungen innerhalb von PIVC bei tiefensensibler Stimulation des Nackens nachweisen (Akbarian et al., 1988). Beim Affen erkannte man durch Trägersubstanzen, dass sich ca. 5% der vom Thalamus zu Area 3aV verlaufenden Neurone mit anderen zu PIVC ziehenden Neuronen überschneiden (Akbarian et al., 1992). Dies stellte sich über kleine, aber viele Areale dar und wurde von Akbarian und seinen Kollegen als „common patches“ (Akbarian et al., 1992)

bezeichnet. Diese Überschneidungen wiesen zum damaligen Zeitpunkt bereits auf eine funktionelle Kopplung zwischen Area 3aV und PIVC hin.

Die multisensorischen Eigenschaften des humanen PIVC wurden in bildgebenden Studien mit verschiedenen sensorischen Stimuli belegt.

Bei visueller und kalorisch vestibulärer Stimulation im fMRT stellte Fasold deutliche Analogien zu den erwähnten tierexperimentellen Ergebnissen dar (Fasold, 2005). Bilateral aber mit rechtsseitiger Dominanz markierten sich BOLD-Signalanstiege im Bereich des Sulcus lateralis als humanes PIVC (hPIVC). Bottini wies mittels vestibulärer Stimulation im PET Aktivierungen im temporoparietalen Kortex nach (Bottini et al., 1994). In weiteren Arbeiten stimulierten Bottini und ihre Mitarbeiter sowohl vibratorisch die Nackenmuskulatur als kalorisch gesunde Probanden im PET (Bottini et al., 2001). Bei beiden Versuchen zeigten sich jeweils Aktivierungen im Bereich der posterioren Insel zum Übergang des Sulcus lateralis. Einschränkend muss man jedoch hinzufügen, dass das Probandenkollektiv mit nur jeweils drei Probanden sehr klein gewählt wurde. In den Versuchsbedingungen bei vibratorischer Stimulation berichteten die Probanden über deutliche akustische Einflüsse, so dass hier von keiner rein vibratorischen Stimulation ausgegangen werden kann. Ähnliches gilt für die taktile Mitaktivierung und somit oberflächliche Hautstimulation, welche sich in einer Mitaktivierung primär und sekundär somatosensorischer Areale widerspiegelt. Die räumliche Auflösungsmöglichkeit des PET im Vergleich zum fMRT ist wesentlich schlechter, eine genaue Arealzuordnung und auch -abgrenzung ist gegenüber anliegenden Arealen somit nochmals schwieriger. Zudem muss eingeschränkt hinzugefügt werden, dass in dieser Studie eine statistisch inkorrekte Konjunktionsanalyse verwandt wurde, so dass in der Konjunktion sich mehr Areale als aktiviert zeigten, als in den Einzelauswertungen von vestibulärer und vibratorischer Stimulation (Nichols et al., 2005).

Brandt und seine Kollegen unterstützen die Hypothese eines humanen parietoinsulären Kortex (hPIVC) als integratives Verschaltungszentrum (Brandt et al., 1994). Untersuchungen von Patienten, die Infarkte im Bereich des Stromgebietes der Arteria cerebri media hatten, wiesen eine Beeinträchtigung in der Wahrnehmung der subjektiven Vertikale auf (Brandt et al., 1994). Bei Patienten mit Infarkten im posterioren oder anterioren cerebralen Stromgebiet ließ sich diesbezüglich kein Defizit feststellen. In klinischen Studien zeigten Karnath und seine Kollegen, dass strukturelle Schäden innerhalb des insulären Kortex insbesondere bei zerebralem Insult eine bedeutende Rolle bei der Entstehung von räumlichem Neglect spielen (Karnath et al., 2004). Es wird

angenommen, dass bei Patienten mit räumlichem Neglect die Integration verschiedener Sinnesmodalitäten zu einer gemeinsamen Raumrepräsentation gestört ist (Karnath et al., 2004).

In Anbetracht der Lokalisation der hier vorliegenden Ergebnisse und der beschriebenen Literatur, ist durch propriozeptive Halsstimulation eine Mitaktivierung des humanen PIVC (hPIVC) gelungen.

5.3 SII

Im Bereich des subcentralen Kortex am Übergang zum Sulcus lateralis finden sich sowohl in der Gruppenanalyse als auch im überwiegenden Anteil der Einzelanalysen bihemisphärielle Aktivierungen.

BOLD-Signal-Anstiege in diesem Bereich deuten auf eine Mitaktivierung des sekundären somatosensorischen Kortex (SII) hin (Disbrow et al., 2000; Ruben et al., 2001). SII ist insbesondere in integrative Prozesse, wie die Verarbeitung von passiven und illusionären Bewegungen und bei kombinierten motorisch und sensiblen Abläufen involviert (Francis et al., 2000).

Im Gehirn des Affen stellte sich SII im Bereich des oberen Endes des Sulcus lateralis in der Region des parietalen Operculums dar (Woolsey, 1943; Woolsey und Fairman, 1946). In Experimenten mit Tracerinjektionen und Einzelzelleableitungen beim Affen wurde deutlich, dass SII deutliche Afferenzen von tiefsensiblen Hautrezeptoren, Muskeln und Gelenken erhält (Friedman und Murray, 1986). Umfangreiche Untersuchungen von Disbrow und ihren Mitarbeitern detektierten beim Affen SII und die parietal ventrale Area (PV) als Teil eines ausgedehnten Netzwerkes zuständig für die Verarbeitung sowie von taktilen als auch von propriozeptiven Afferenzen. Es zeigten sich direkte Verbindungen zwischen SII mit SI, PV und PP (posterior parietale Area) (Disbrow et al., 2003). Hierzu wurden Injektionen mit neuroanatomischen Tracersubstanzen in den Sulcus lateralis von Affen injiziert.

In intraoperativen Stimulationsexperimenten bei Patienten mit epileptischen Anfallsleiden wiesen Penfield und seine Kollegen die Existenz eines humanen SII im parietalen Operculum nach (Penfield und Rasmussen, 1950). Ergebnisse nichtinvasiver Neuroimaging Studien unterstützen die Hypothese, dass SII sich am oberen Endes des lateralen Sulcus befindet und in diesem Bereich eine somatotopische Organisation erfolgt (Francis et al., 2000; Disbrow et al., 2000; Ruben et al., 2001). Beim Menschen

stellten sich innerhalb von SII Aktivierungen bei passiven Fingerbewegungen (Xiang et al., 1997), imaginären Bewegungen (Kakigi et al., 1997), sowie auch bei kombinierten taktilen und motorischen Stimulationen (Lin et al., 2000; Hinkley et al., 2001) dar. In Anlehnung an Experimente zur Detektion der somatotopischen Organisation in SI (Villringer et al., 1998; Kurth et al., 1998; Kurth et al., 2000) führten Ruben und seine Mitarbeiter mittels elektrischer Stimulation der Fingerspitzen Versuche im fMRT zur näheren Aufschlüsselung der somatotopischen Organisation von SII durch (Ruben et al., 2001). Bei acht gesunden Probanden erfolgte die elektrische Stimulation des zweiten und fünften Fingers der rechten Hand, sowie des Hallux. Innerhalb von SII zeigte sich eine kortikale Darstellung beider Finger kontralateral im parietalen Operculum innerhalb des Sulcus lateralis, wohingegen sich der Hallux mehr medial in Fundusnähe des Sulcus lateralis am hinteren Pol der Insula darstellte. Eine ähnliche Somatotopie zeigte sich auch ipsilateral in SII, was bei unilateraler Stimulation auf eine bihemisphärielle Organisation hindeutet. Insgesamt stellte sich bei Ruben und seinen Mitarbeitern die somatotopische Organisation innerhalb von SII weniger scharf als in SI dar, wo beispielsweise eine separate kortikale Repräsentation der beiden Finger erfolgt (Villringer et al., 1998).

In den hier vorliegenden Ergebnissen stellen sich insbesondere bihemisphärielle Aktivierungen in zu SII gehörenden Arealen dar. Dies ist ebenfalls konform mit Ergebnissen aus der Tierliteratur. Hier zeigten Whitsel und seine Mitarbeiter beim Affen, dass 90% der in SII befindlichen Neurone bilateral rezeptive Felder besitzen (Whitsel et al., 1969). Mittels vibratorischer Stimulation der Fingerspitzen ließen sich im fMRT bilaterale Aktivierungen in SII nachweisen (Harrington et al., 2001; Francis et al., 2000). Aus den vorhandenen Aktivierungen kann nicht differenziert werden, ob diese auf eine spezifische Mitaktivierung von SII bei der Verarbeitung propriozeptiver Signale der Kopfstellung zurückzuführen sind oder auf eine allgemeine somatosensorische Mitbeteiligung. Von einer bihemisphäriellen Aktivierung innerhalb des in der Literatur beschriebenen SII kann hier jedoch mit Sicherheit ausgegangen werden.

5.4 Parietaler Kortex

Im Bereich des Sulcus postcentralis am Übergang zum Sulcus intraparietalis stellt sich in der Gruppenanalyse rechtshemisphäriell ein deutlicher BOLD-Signalanstieg dar. In den Einzelanalysen zeigt sich dieses Aktivierungsareal überwiegend bihemisphäriell.

Beim Affen lokalisierte man Area 2v am vorderen Ende des intraparietalen Sulcus (Akbarian et al., 1994). Es konnten beim Affen mittels Tracerinjektionen Projektionen von Area 2v zwischen PIVC, Area 3aNv und Area 7 dargestellt werden (Akbarian et al., 1993; Guldin und Grüsser, 1998). Area 2v wurde mit zu dem von Guldin und Grüsser bezeichneten „inner vestibular circuit“ (Guldin et al., 1992) gezählt. Sowohl visuelle als auch vestibuläre Afferenzen mit Projektion auf gemeinsame kortikale Zentren konnten in Area 2v nachgewiesen werden (Büttner und Buettner, 1978). Area 2v wird als multisensorische Subregion der somatosensorischen Area 2 bezeichnet und in der Literatur eine integrative Funktion zugeschrieben, da hier Informationsfluss von der vibrationssensiblen Area 3a verarbeitet und weitergeleitet wird (Pons und Kaas, 1986; Philipps et al., 1971, Linda et al., 1993). Aufgrund der polysensorischen Eigenschaften und der kortikalen Verbindungen nimmt Area 2v eine wichtige Rolle in der Verarbeitung räumlicher Wahrnehmungsprozesse ein (Fasold, 2005). Eine Mitaktivierung durch vibratorische Stimulation der Nackenmuskulatur kann einen weiteren Hinweis dafür liefern, dass Area 2v auch bei der Verarbeitung von Kopfpositionssignalen beteiligt ist.

Die Zuordnung von parietalen kortikalen Arealen innerhalb des Sulcus intraparietalis und des Sulcus postcentralis erweist sich sowohl beim Menschen als auch beim Affen als schwierig (Grefkes et al., 2001). Grefkes und seine Kollegen stellten bei postmortalen Hirnschnitten anhand der Fusion histologischer Daten mit anatomischen MR-Daten die topographische Variabilität von Area 2 dar und zeigten, dass sowohl deren Lokalisation im Sulcus postcentralis beträchtlichen Schwankungen als auch der Verlauf beider Sulci hoher interindividueller Variabilität unterliegt.

In der Literatur werden weitere parietale Areale beschrieben, die bei der Verarbeitung von Informationen zur Bewegungswahrnehmung und bei multimodalen räumlichen Koordinationsprozessen mit beteiligt sind (Andersen, 1997; Andersen und Buneo, 2002; Fasold, 2005). Hier soll auf Area 7 und das laterale intraparietale Areal (LIP) hingewiesen werden. Snyder und Kollegen unterschieden beim Affen zwischen „körper-bezogenen“ und „umwelt-bezogenen“ Signalen (Snyder et al., 1998). Sie ordneten LIP dem Umwelt-Referenzsystem und Area 7a dem Körper-Referenzsystem zu. Dabei zeigte sich, dass Neurone innerhalb von Area 7 hauptsächlich durch vestibuläre Signale

aktiviert werden, wohingegen sich in den Neuronen von LIP durch passive Kopf- und Körperbewegungen Aktivierungen ableiten ließen (Snyder et al., 1998). Eine Aktivierung in diesen Arealen stellte sich hier nicht dar.

5.5 Temporaler Kortex

Im Temporallappen der linkshemisphäriellen Gruppenanalyse zeigt sich ein Areal am Übergang des Sulcus temporalis superior zum Gyrus temporalis superior. Interindividuell dehnt sich diese Aktivierung nach medial in Richtung der Gyri temporalis transversii oder mehr nach lateral in den Sulcus temporalis superior aus.

Im dorsalen Anteil des Gyrus temporalis superior in der Tiefe des Sulcus lateralis liegen die Gyri temporales transversii (Heschl'sche Querwindungen), die den primären auditorischen Kortex bilden (Brodmann A41). Der auditorische Kortex wird in primäre und sekundäre kortikale Felder unterteilt (de la Mothe et al., 2006). Um den primären auditorischen Kortex mit Übergriff auf benachbarte Regionen des Temporallappens befinden sich die sekundären auditorischen Felder. Hier werden die akustischen Stimuli analysiert und identifiziert, sowie in ihrer Bedeutung als Ton, Melodie oder Satz interpretiert (Lehmann et al., 2006). Die Identifizierung und Kategorisierung eines Reizes erfolgt im temporalen Assoziationskortex im Sulcus temporalis superior.

In frühen klinischen Studien zeigte sich bereits, dass temporale Areale bei der Bewegungswahrnehmung des Menschen mit involviert sind. So ließ sich bei einem wachen Patienten durch intraoperative elektrische Stimulation des Gyrus temporalis superior ein Eigenempfinden auslösen (Penfield, 1957). Bei einer Patientin mit episodischem Schwindel und Nystagmus im Rahmen von fokalen epileptischen Anfällen zeigte sich als elektrophysiologisches Zentrum der hintere Temporallappen (Furman et al., 1990). Radanovic und seine Kollegen konnten im PET bei 12 gesunden Probanden mittels propriozeptiver Stimulation (passive Extensions- und Flexionsbewegungen des Armes, Induktion illusionärer Bewegungen durch Vibration der Trizeps- und Bizepssehne) Aktivierungen im primären und sekundären auditorischen Kortex darstellen (Radovanovic et al., 2002). Heledd und seine Mitarbeiter identifizierten mittels fMRT im Bereich des planum temporale (PT), welches sich im superioren temporalen Gyrus, umgeben von nicht primär auditorischen Feldern, befindet, verschiedene Loci, welche insbesondere durch räumliche Wahrnehmung erzeugende akustische Stimuli aktiviert werden (Heledd et al., 2004). Lewald und seine Kollegen stellten fest, dass es bei propriozeptiver Stimulation der Nackenmuskulatur zu einer Lateralisation von

Geräuschen kommen kann. Dies kann durch eine auf zentral nervaler Ebene stattfindende Verschaltung der Koordinaten für akustische Raumwahrnehmung hindeuten und somit Einfluss auf die Wahrnehmung der Stellung des Kopfes im Raum haben (Lewald et al., 1999). Durch vibratorische Stimulation der Fingerspitzen ließen sich mittels MEG neben Aktivierung des somatosensorischen Systems, auch Aktivierungen des auditorischen Kortex nachweisen (Caetano und Jousmaki, 2006). Hinweise für multimodale Eigenschaften des auditorischen Kortex beim Menschen liefern bildgebende Studien. Mittels vibratorischer Stimulation der Nackenmuskulatur und kalorisch vestibulärer Reizung ließen sich im PET ein Aktivierungsareal im Gyrus temporalis superior nachweisen (Bottini et al., 2001). Im fMRT konnten Downar und seine Mitarbeiter bei auditorischer, somatosensorischer und visueller Stimulation BOLD-Signalanstiege innerhalb des Gyrus temporalis medius darstellen (Downar et al., 2000). In der Tierliteratur werden zwei wichtige temporale Zentren beschrieben, die bei der Verarbeitung räumlicher Bewegungswahrnehmung mit beteiligt sind. Hierbei handelt sich um das von Guldin und Grüsser beschriebene VPS-Areal (Guldin und Grüsser, 1998) und das superior-temporale polysensorische Areal (STP) (Bruce et al., 1981). Mittels Einzelzelleableitungen ließen sich in visuell stimulierbaren Neuronen innerhalb des oberen Anteiles des Sulcus temporalis superior auch bei auditorischer und somatosensorischer Stimulation elektrophysiologische Antworten in diesen Neuronen ableiten (Bruce et al., 1981). Area VPS befindet sich beim Affen posterior von PIVC im temporo-parietalen Übergangsbereich. Bei etwas 30% der überwiegend visuellen Neuronen konnten vestibuläre Afferenzen nachgewiesen werden (Guldin und Grüsser, 1998). Eine Aktivierung in diesen aus der Tierliteratur beschriebenen Arealen kann mittels vibratorischer Stimulation der Nackenmuskulatur hier nicht nachgewiesen werden. Bei der Aktivierung auditorischer Areale muß auf den möglichen akustischen Einfluss durch den Piezokeramikschwinger selbst hingewiesen werden. In den Vorversuchen zeigte sich bereits, dass ab einer gewissen Frequenz eine Zunahme der Lautstärke des Schwingers wahrgenommen wurde. Insofern kann es durchaus sein, dass die im temporalen Kortex nachgewiesenen Aktivierungen am ehesten primär durch auditive Einflüsse des Schwingers entstanden sind. Inwiefern hier eine mögliche Mitaktivierung temporaler assoziativer Areale oder sogar primär auditiver Areale aufgrund von kortikalen Verschaltungswegen vorliegt, lässt sich durch diesen Versuch nicht klären.

5.6 Occipitaler Kortex

Im Bereich des Occipitallappens zeigen sich mit hoher Varianz Aktivierungsareale im Sulcus occipitalis lateralis, sowie im Bereich des Sulcus lunatus am Übergang zum Gyrus occipitalis superior.

Aus tierexperimentellen Arbeiten bestehen detaillierte Kenntnisse über die kortikalen Pfade der visuellen Reizverarbeitung (De Yoe und Van Essen, 1988). Die Areale MT und MST spielen hierbei eine wichtige Rolle (Tanaka und Saito, 1989; Watson et al., 1993). Generell können Aktivierungen im Bereich des Sulcus occipitalis lateralis am Übergang zum Sulcus temporalis inferior für eine Mitaktivierung dieser Areale sprechen (Dumoulin et al., 2000). Sie sind insbesondere bei der visuellen Verarbeitung von Bewegungsempfinden und der Dreidimensionalität beteiligt (Watson et al., 1993). Die Bezeichnungen middle temporal (MT) und medial superior temporal Area (MST) beziehen sich auf die anatomische Lokalisation der benachbarten Areale im oberen Temporallappen des Affen. Das MST-Areal wird durch Stimuli im bilateralen visuellen Raum aktiviert (Andersen, 1997). Diese umfassen Rotations-, Expansions- sowie Kontraktionsbewegungen, die jeweils von spezifischen Neuronenpopulationen erfasst werden und auch bei Eigenbewegungsempfinden auftreten können (Graziano et al., 1994). Neben der funktionellen Charakterisierung der visuellen Eigenschaften von MST liegen auch Daten vor, die eine Multimodalität des Areals belegen (Thier und Erickson, 1992). Die Aktivierungen im Bereich des Sulcus lunatus am Übergang zum Gyrus occipitalis superior variieren individuell sehr stark. Eine Möglichkeit wäre hier eine Mitaktivierung der visuellen Area V3a. Area V3a befindet sich zwischen den ebenfalls visuellen Areae V3 und V4, ist jedoch eine davon unabhängige Area und beinhaltet Informationen des kontralateralen Gesichtsfeldes (Tootell et al., 1997). Eine direkte Mitaktivierung von Area V3a bei propriozeptiver Stimulation geht aus dem aktuellen Forschungsstand nicht hervor. Dass mittels vibratorischer Stimulation der Nackenmuskulatur eine Beeinflussung der visuellen Wahrnehmung z.B. in Form einer illusionären Blickpunktbeugung erfolgt, konnte bereits gezeigt werden (Mc Closkey, 1973; Karnath, 2002). Popov und seine Mitarbeiter induzierten mittels Nackenvibration bei gesunden Patienten einen diskreten Nystagmus zur Seite der Stimulusapplikation (Popov et al., 1999). Creem und seine Mitarbeiter führten im fMRT eine Studie zur Untersuchung neuronaler Mechanismen bei imaginärer räumlicher Veränderung des eigenen Körpers durch (Creem et al., 2001). Es zeigten sich Aktivierungen in sekundär visuellen Arealen.

Eine Aktivierung visueller Areale kann in diesem Versuch bei Abdunklung des Raumes und geschlossener Augen ebenfalls durch imaginäre visuelle Bewegungswahrnehmung entstanden sein. Insgesamt besteht eine hohe individuelle Varianz der aktivierten Areale und kein direkter Hinweis für eine spezifische Rolle der aktivierten Areale in einem Netzwerk zur Verarbeitung von Kopfpositionssignalen.

5.7 Hemisphärielle Organisation räumlicher Wahrnehmung

In den hier vorliegenden Ergebnissen zeigen sich in der Gruppenanalyse im Sulcus centralis, im inferior präcentralen Kortex, im Sulcus postcentralis, im subcentralen Kortex und im occipitalen Kortex bihemisphärielle Aktivierungen. Während in tierexperimentellen Arbeiten keine asymmetrische Verarbeitung räumlicher Wahrnehmungsprozesse postuliert wurde, zeigen humane Studien teilweise eine rechtsdominante Organisation räumlicher Wahrnehmungsprozesse (Fasold, 2005; Gitelman et al., 1999; Kim et al., 1999). Im Gegensatz dazu stehen die Ergebnisse von Bottini und Mitarbeitern, die bei propriozeptiver und vestibulärer Stimulation im PET keine eindeutige Seitendominanz nachweisen konnten (Bottini et al., 2001).

Psychophysikalische Versuche zeigten, dass Vibration der posterioren Nackenmuskulatur beim Menschen zu einer scheinbaren Bewegung von visuell fixierten Blickpunkten führen kann (Taylor und Mc Closkey, 1991; Biguer et al., 1988). In klinischen Studien von Karnath und seinen Kollegen wurden Patienten mit rechts-parietaler Läsion und einem nach links bestehendem Neglect aufgefordert, einen Laserpunkt in die subjektiv empfundene Mitte des eigenen Körpers zu bringen (Karnath et al., 1995). Diese Patienten, welche keine visuellen Ausfälle hatten, lokalisierten diesen Punkt um 15° nach rechts verschoben. Durch vibratorische Stimulation der Nackenmuskulatur konnte bei Patienten mit Neglect eine temporäre Verbesserung der um die saggitale Körperachse verschobenen körperlichen Selbstwahrnehmung sowie eine teilweise Rückbildung des kontralateral zur Läsion vorhandenen sensiblen Hemineglectes erreicht werden (Karnath et al. 1993; Vallar et al. 1990).

Ein Zusammenfluss, sowie eine gegenseitige Beeinflussung differenter sensorischer Systeme scheint also von essentiellem Wert für die Erstellung eines inneren Bildes für die eigene Körperposition in Bezug auf die Umwelt zu sein (Brandt und Dieterich, 1999). Inwiefern diese Abläufe seitendominant ablaufen und ob kortikale Verarbeitungsprozesse für die räumliche Wahrnehmung eher einer Hemisphäre

zugeordnet werden können, kann aus dieser Studie nicht geschlossen werden, da nur eine einseitige vibratorische Stimulation der Halsmuskulatur erfolgte.

Die folgenden Abbildungen 5.1 und 5.2 fassen noch mal die Ergebnisse der Gruppenanalyse zusammen und beinhalten die in der Diskussion dargelegte funktionell anatomische Zuordnung der BOLD-Signalanstiege.

P(Bonf)<0,001



P(Bonf)<0,0001

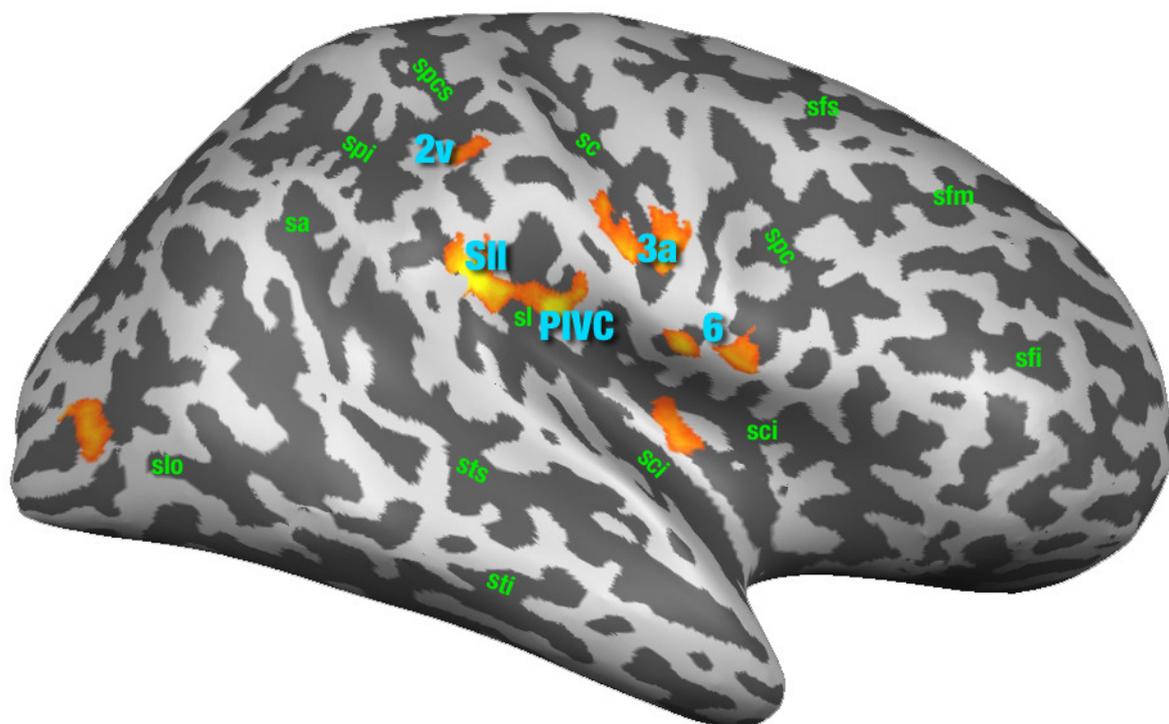


Abb.5.1 Darstellung der BOLD-Signalanstiege innerhalb der rechten Hemisphäre bei vibratorischer Stimulation der rechten Halsmuskulatur (11 Probanden). Zugeordnet wurden die in der Diskussion dargelegten funktionell anatomischen Areale.

Die minimal dargestellte Arealgröße entspricht einer Fläche von 20mm^2 (entsprechend fünf funktioneller Voxel auf der Kortexoberfläche), $P(\text{Bonf}) < 0,001$

Nomenklatur der Sulci und Areale (Ono et al., 1990)

Sfs = Sulcus frontalis superior, sfm = Sulcus frontalis medialis, sfi = Sulcus frontalis inferior, spc = Sulcus präcentralis, sc = Sulcus centralis, spcs = Sulcus postcentralis, sa = Sulcus angularis, spi = Sulcus intraparietalis, sl = Sulcus lateralis, sts = Sulcus temporalis superior, tm = Sulcus temporalis medius, sti = Sulcus temporalis inferior, sci = Sulcus circularis insulae, slo = Sulcus occipitalis lateralis, 2v = Area 2v, 3a = Area 3a, 6 = Area 6, SII = sekundär somatosensorischer Kortex, PIVC = parietoinsulär vestibulärer Kortex

P(Bonf) $<0,001$



P(Bonf) $<0,0001$

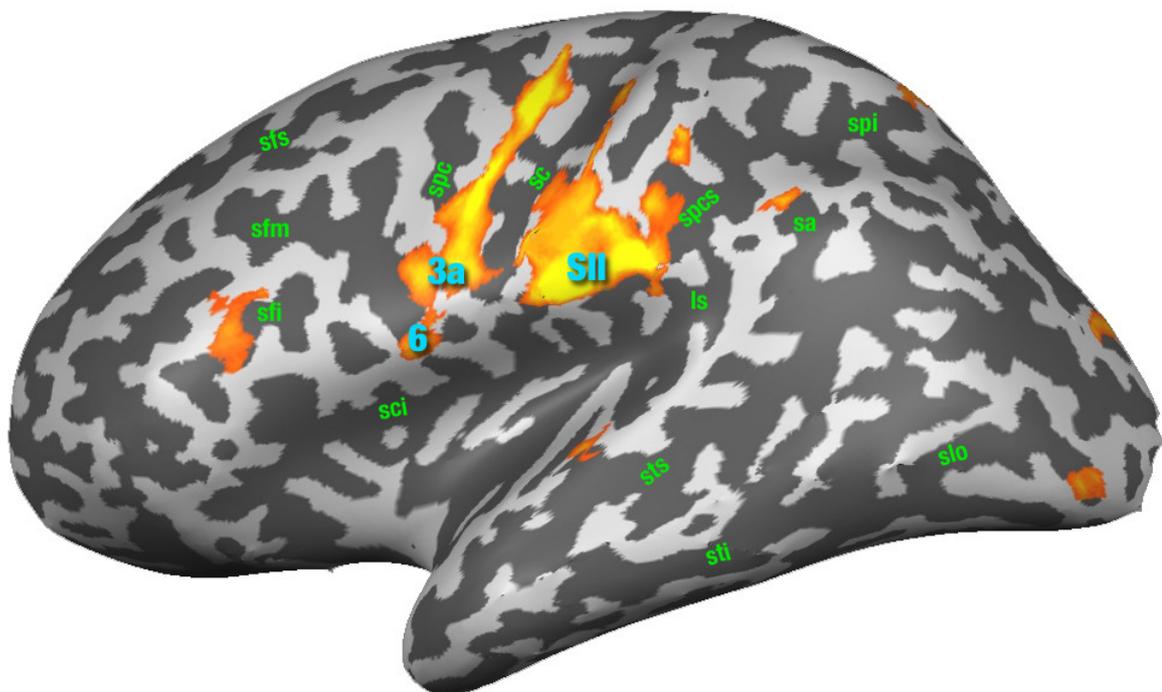


Abb.5.2 Darstellung der BOLD-Signalanstiege innerhalb der linken Hemisphäre bei vibratorischer Stimulation der rechten Halsmuskulatur (11 Probanden). Zugeordnet wurden die in der Diskussion dargelegten funktionell anatomischen Areale.

Die minimal dargestellte Arealgröße entspricht einer Fläche von 20mm^2 (entsprechend fünf funktioneller Voxel auf der Kortexoberfläche), P(Bonf) $<0,001$

Nomenklatur der Sulci und Areale (Ono et al.,1990):

Sfs = Sulcus frontalis superior, sfm = Sulcus frontalis medialis, sfi = Sulcus frontalis inferior, spc = Sulcus präcentralis, sc = Sulcus centralis, spcs = Sulcus postcentralis, sa = Sulcus angularis, spi = Sulcus intraparietalis, sl = Sulcus lateralis, sts = Sulcus temporalis superior, tm = Sulcus temporalis medius, sti = Sulcus temporalis inferior, sci = Sulcus circularis insulae, slo = Sulcus occipitalis lateralis, 2v = Area 2v, 3a = Area 3a, 6 = Area 6, SII = sekundär somatosensorischer Kortex, PIVC = parietoinsulär vestibulärer Kortex