

dc_870_14

A cselekvésfüggő hallási elnyomás:
eseményhez kötött potenciál vizsgálatok

Horváth János

Magyar Tudományos Akadémia

Természettudományi Kutatóközpont

Kognitív Idegtudományi és Pszichológiai Intézet

Kognitív Idegtudományi Kutatócsoport I.

Akadémiai doktori értekezés tézisei

Budapest, 2014

I. A doktori műben tárgyalt kérdéskör előzményei és a doktori mű célkitűzései

Bevezetés

Az emberi hallási észlelés elméleti megközelítései alapvető jelentőséget tulajdonítanak a *prediktív* folyamatoknak (Bendixen, SanMiguel, Schröger, 2012). A hallórendszer prediktív folyamatai a hangkörnyezet folyamatosan aktualizált modellje alapján lehetővé teszik a jövőbeli hangesemények előrevetítését (Winkler, 2007). Ez a hallási ingerlés információs szűrése szempontjából alapvető jelentőséggel bír: a hallórendszer változásdetekciós folyamatai csak olyan ingeresemények esetében vezetnek korlátozott kapacitású figyelmi- és kognitív kontroll rendszerek aktivációjához, amelyek a hangkörnyezeti modell előrejelzéseivel nem egyeztethetők össze. Így a hallórendszeri prediktív folyamatok alapvető fontosságúak a célirányos viselkedés zavartalan fenntartásában.

A hallórendszer működését céljainknak megfelelően, a környezetről rendelkezésre álló - akár nem hallási - információ birtokában akaratlagosan is befolyásolni tudjuk. Képesek vagyunk arra, hogy a hallórendszert a feladat-releváns hangesemények sajátosságainak megfelelő szelektív figyelmi beállítódás kialakítása révén előfeszítsük, ami a feladat-releváns ingerek feldolgozását elősegíti, míg a feledatszempontból érdektelen események feldolgozását gátolja (Hillyard, Hink, Schwent, Picton, 1973; Okamoto, Stracke, Wolters, Schmael, Pantev, 2007).

A hallórendszer működése azonban nem csak ezen jól ismert hatások révén módosítható. Az elmúlt pár évben jelentős teret nyert az az elképzelés, hogy a hallási feldolgozás prediktív modellezési folyamatai részben a szándékos (önindított) cselekvés hallási szenzoros következményeinek belső *forward* modellezésén (Miall és Wolpert, 1996) alapulnak. A *következményes kisülés* (*corollary discharge*, Sperry, 1950) és az *efferencia-kópia* (Holst és Mittelstaedt, 1950) fogalmára építő elképzelés lényege, hogy az egyes cselekvések szenzoros következményeit leképező belső modell lehetővé teszi, hogy a szándékos cselekvés következményeként kialakuló, előrelátható ingerlés (*reafferencia*)

redundáns feldolgozását a szenzoros rendszer előfeszítése révén (részben) megakadályozzuk (Crapse & Sommer, 2008). Hasonlóan a hangkörnyezet hallórendszeri modellezéséhez, ez a fajta előrejelzés is jelentősen hozzájárul a célirányos viselkedés zavartalan fenntartásához.

Számos bizonyíték szól amellett, hogy a *forward* modellezés jelentős szerepet játszik a szenzomotoros integrációban (Wolpert, Ghahramani, Jordan, 1995). Az, hogy a saját test mozgása révén kialakuló propioceptív reafferencia ilyen módon előre jelezhető, nem meglepő. Számos példa igazolja azonban, hogy a *forward* modellezés révén létrejövő előrejelzések az adott végtag irányításában közvetlenül résztvevő kognitív alrendszereken kívül, más alrendszerek számára is hozzáférhetőek (Davidson és Wolpert, 2005). A tenyér cirógatása révén kialakuló csiklandós érzés intenzitása (valamint a megfelelő szomatoszenzoros agyi területek aktivitása) csökken, ha a cirógató mozgást mi magunk végezzük (ld. pl. Blakemore, Wolpert, Frith, 1998). A szándékos, önindított fejmozgás a reafferencia vesztibuláris rendszerbeli kioltásához vezet (ld. pl. Cullen, Brooks, Sadeghi, 2009). *Forward* modellezés révén valósul meg a vizuális mező szemmozgások ellenére történő stabilizációja (Duhamel, Colby, Goldberg, 1992); és a kézmozgások befolyást gyakorolnak a szakkádikus szemmozgásokat vezérlő rendszernek (Ariff, Donchin, Nanayakkara & Shadmehr, 2002; Thura, Hadj-Bouziane, Meunier, Boussaoud, 2011); valamint szerepet játszik a motoros képzeletben is (Gentili, Cahouet, Ballay, Papaxanthis, 2004).

Mivel a *forward* modellek oksági cselekvés-ingerlés kapcsolatokat képeznek le, kézenfekvőnek látszik, hogy ez a fajta prediktív modellezés szerepet játszhat minden olyan szándékos cselekvés esetében, ahol a cselekvés konzisztens reafferencia mintázatokat hoz létre. A hallási modalitásban több tanulmány mutatta meg, hogy a saját magunk által generált beszédhangok által kiváltott hallási eseményhez kötött agyi potenciálok (EKPk) N1 hulláma kisebb amplitúdóval jelentkezik, mint ugyanezen hangok meghallgatása esetében (ld. pl. Ford és Mathalon, 2004; Flinker, Chang, Kirsch, Barbaro, Crone, Knight, 2010). Mivel az N1 hullám a hallási eseménydetekció és hangsajátosság-feldolgozás korrelátumának tekinthető (Näätänen és Winkler, 1999), a feltételezések szerint ezek az EKP amplitúdó változások a hallási reafferencia kioltását, *forward* modellezés révén megvalósuló prediktív folyamatok működését jelzik. Meglepő módon, hasonló amplitúdócsökkenés volt megfigyelhető gombnyomásra adott hangok esetében is (ld. pl. Schafer és

Marcus, 1973; Martikainen, Kaneko, Hari, 2005; Baess, Horváth, Jacobsen, Schröger, 2011). A hallási EKP-k cselekvésfüggő elnyomását gombnyomás és vokalizáció esetében is a hallási *forward* modellezés bizonyítékeként értelmezik, és így számos új, integratív elgondolás alapjául szolgálnak, pl. beszédprodukción (Hickok, 2012), vagy a skizofréniában megfigyelhető észlelőrendszeri sajátosságok értelmezésében (Ford, Gray, Faustman, Roach, Mathalon, 2007).

Célkitűzések

1.

Az értekezésben bemutatott kísérletek fő célja az volt, hogy megvizsgáljuk azt az uralkodó elképzelést, mely szerint a hallási EKP-k cselekvésfüggő elnyomása a cselekvések és a hangok között fennálló oksági kapcsolat kognitív reprezentációján alapszik, annak belső *forward* modellezése révén jön létre. Kísérleteinkben az ujjmozgások révén létrejövő hallási EKP-elnyomás jelenségét vizsgáltuk újdonságértékű kísérleti elrendezésekben, egészséges, fiatal felnőttek körében. Mivel már első kísérleteink olyan eredményekre vezettek, amelyek az uralkodó elképzeléssel nehezen összeegyeztethetők, új, az uralkodó elképzelést kiváltó, vagy azt kiegészítő hipotéziseket fogalmaztunk meg és további kísérletekben a jelenség több lehetséges magyarázatát is megvizsgáltuk.

2.

Megvizsgáltuk annak a lehetőségét, hogy a cselekvésfüggő hallási elnyomást esetlegesen nem központi idegrendszeri, hanem perifériális, a hallórendszer jelátviteli hatékonyságát izom-összehúzódnás révén megváltoztató hatás okozza.

3.

Megvizsgáltuk, hogy magyarázható-e a hallási elnyomás a cselekvés és a hangok közötti figyelmi megosztás révén.

4.

Megvizsgáltuk, hogy magyarázható-e a jelenség vagy a hangokra irányuló specifikus szelektív figyelmi beállítódás kialakulása révén.

5.

Megvizsgáltuk, hogy összefügg-e a jelenség a gombnyomások hétköznapi életben betöltött általános, különböző eszközökkel történő interakcióban játszott szerepével.

6. Megvizsgáltuk, hogy milyen mértékben járul hozzá a jelenséghez az ujjmozdulatok révén külső tárgyakkal kialakuló mechanikus interakció.

II. A doktori műben tárgyalt kérdéskör forrásai és a feldolgozásuk során használt módszerek

A hallási eseményhez kötött potenciálok késői hullámai

Hangok bemutatását követően a hallgató elektroencefalogramjában (EEG) szisztematikus változások figyelhetők meg (Davis, 1939). A hangok kezdetét követő EEG-szakaszok átlagolása révén ezek a változások a hallási EKP-k formájában láthatóvá tehetők. A doktori műben ismertetett kísérletek a hallási EKP késői, N1 és a P2 hullámformáinak (Näätänen és Picton, 1987) vizsgálatára épülnek.

Az N1 egy fronto-centrálisan negatív, a hangeseményt követően 80-150 ms latenciával tetőző EKP, amit a centrálisan pozitív P2 követ a 150-200 ms időtartományban.

The hallási N1 hullámnak legalább három alkomponense különíthető el. 5-6 s-nál hosszabb csendes időszakok után bemutatott hangok esetében a hullámot egy centrálisan maximális (negatív) amplitúdójú komponens az N1 *nem-specifikus komponense* dominálja, amit más modalitású ingerek is kiválthatnak. Rövidebb időközönként bemutatott hangok esetében az N1 hullám topográfia eloszlásának (negatív) maximuma előre helyeződik és orr-referenciával elvezetett EEG esetében gyakran polaritás-fordulást mutat Sylvius-árok alatt elhelyezkedő elvezetéseken, ami arra utal, hogy az N1 egyik komponensét egy szupratemporális, hallókérgi generátorstruktúra hozza létre. A harmadik komponens az ún. T-komplex, amely a temporális elvezetéseken figyelhető meg, és amelyet a másodlagos hallókéregben található struktúrák generálnak. A T-komplex egy a 90-110 ms tartományban található pozitivitásból (Ta) és az 130-150 ms között követő negativitásból áll.

Az N1 paraméterei a kiváltó hang fizikai és bemutatási sajátosságait tükrözik, pl. a hangerő növekedése általában nagyobb amplitúdójú és hamarabb tetőző N1 válaszokat eredményez. A hangok közötti követési idő növelése szintén a N1 hullám amplitúdójának növekedésével jár. Ez utóbbi mintázatot az N1 generátor struktúrák alacsonyabb válaszkészségével magyarázzák. Mivel ez a válaszkészség változás a hangok egyes sajátosságaira nézve specifikus, a

hallási N1-et általában a hallási eseménydetekció és hangsajátosság-feldolgozás korrelátumának tekintik (Näätänen & Winkler, 1999).

Bár a P2 az N1-től különböző manipulációkkal elkülöníthető, azaz önálló hullám; széles körben elfogadott funkcionális interpretációja azonban nincs, egyes feltételezések szerint egy, a hallási perceptuális tanulást elősegítő folyamatot tükröz (Tremblay, Ross, Inoue, McClannahan, Collet, 2014).

Az N1 nem csak az ingerlés fizikai paramétereit, hanem a hallgató kognitív állapotát is tükrözi. Számos tanulmányban megmutatták, hogy amennyiben a hallgató figyelme egy hangsorozatra irányul, akkor a figyelt hangok által kiváltott N1 amplitúdója megnő (Hillyard, Hink, Schwent, Picton 1973). Ez a hatás számos figyelmi manipuláció esetén megfigyelhető. Demonstráltak pl. figyelt és nem figyelt fülek, időpillanatok illetve hangfrekvenciák közötti különbségeket (Rif, Hari, Hämäläinen, Sams, 1991; Okamoto, Stracke, Wolters, Schmael, Pantev, 2007; Lange, 2013), valamint az N1 amplitúdó változása alapján következtetni lehet a figyelmi elterelődés lezajlására is (Horváth, 2014).

A hallási EKP cselekvésfüggő elnyomásának vizsgálata

A saját (vokalizációs, vagy ujjmozdulatos) cselekvés által kiváltott hangokra adott N1 amplitúdó kisebb, mint mikor ezeket a hangokat cselekvés nélkül hallgatjuk. Ez a cselekvésfüggő hallási EKP elnyomás az uralkodó nézet szerint a hallási reafferencia predikcióalapú kioltása okozza. A predikció a cselekvés és az az által keltett hang közötti ok-okozati összefüggést leképező belső *forward* modell révén valósul meg.

Bár ez az elképzelés jól illik a belső forward modellezés általános elvéhez, nem szabad figyelmen kívül hagyni azt a tényt, hogy az ezzel az elképzeléssel összeegyeztethető, hallási EKP elnyomást demonstráló kísérletekben elsősorban olyan elrendezéseket használtak, **amelyekben a cselekvés és a hangok között mindig oksági kapcsolat volt, azaz a következtetés *post-hoc*.**

A cselekvéssel egyidejű hangfeldolgozás mérésére széles körben használt, oksági cselekvés-hang kapcsolati helyzetet létrehozó paradigmában három

elkülönített feltétel van (McCarthy & Donchin, 1976). Az Motoros-Hallási feltételben a résztvevő időről-időre, az instrukcióknak megfelelően, egy előre meghatározott mozdulatot tesz (pl. megnyom egy gombot), ami egy hangot vált ki. A Hallási feltételben ugyanezeket a hangokat hallgatja (jellemzően a saját cselekvése kapcsán létrehozott hangsorozat visszajátszását), cselevés nélkül. A Motoros feltételben pedig ugyanúgy, mint a Motoros-Hallási feltételben, egy cselekvéssorozatot produkál, a cselekvések azonban nem váltanak ki hangokat.

A Motoros-Hallási feltételben mért EKP-ben keveredik a hanghoz és a cselekvéshez kapcsolódó EKP. Az hallási EKP hozzájárulását ehhez az EKP-hez úgy becslik, hogy a Motoros-Hallási feltételben elvezetett EKP-ból levonják a Motoros feltételben elvezetett EKP-t. Az így kapott *korrigált* EKP-t összehasonlítva a Hallási helyzetben mért EKP-val lehet meghatározni a hallási EKP elnyomását. Ez a módszer több szempontból is bírálható. A legfontosabb kritika az, hogy a **három helyzetben a résztvevők feladatai különbözőek**, ami megnehezíti a feltételek közötti hallási EKP különbségek értelmezését. Mivel a **feladatok különbségei figyelmi különbségeket okozhatnak**, a mért N1 amplitúdókülönbségek nem a saját cselekvés hatását, hanem pusztán figyelmi különbségeket tükrözhetnek.

A véletlen cselekvés-hang egybeesésekre épülő kísérleti helyzet

A fenti két kritikai észrevételre megoldást jelent olyan paradigmák használata, ahol a bemutatott hangok és a résztvevők cselekvései egymástól időben függetlenek. A doktori műben Hazemann, Audin és Lille (1975) nyomán ilyen kísérleti elrendezéseket használtam. A hangok véletlenszerű bemutatása révén a cselekvés-hang egybeeséseknél rögzíthető EKP-ból levonva a hangoktól időben távoli cselekvések által kiváltott EKP-t, becsülhető az egybeesés EKP-jában a hallási feldolgozásból eredő hozzájárulás. Az egybeesés által kiváltott *korrigált* EKP pedig összehasonlítható a cselekvéstől időben távol bemutatott hangok által kiváltott EKP-val.

Mivel ebben a paradigmában oksági kapcsolat a cselekvés és a hang között nincs, az esetlegesen mérhető hallási EKP különbség (elnyomás) nem tulajdonítható egy ok-okozati kapcsolatot leképező reprezentáció – belső *forward* modell - működésének.

III. A doktori mű főbb eredményei

1.

Új kísérleti elrendezés alkalmazásával megmutattuk, hogy a cselekvéssel egyidejűleg bemutatott, de azokkal ok-okozati kapcsolatban nem álló hangok feldolgozásának eseményhez kötött potenciál (EKP) és - mágneses mező (EKM) korrelátumai, az N1(m) és a P2(m) hullámok amplitúdója kisebb, mint a cselekvéstől időben legalább 1 s távolságra bemutatott hangok hasonló hullámai. Ez az eredmény mind a nyolc, a paradigmát használó kísérletünkben megbízhatóan megmutatkozott.

Ez az eredmény megkérdőjelezi a cselekvésfüggő hallási N1- illetve P2-elnyomás azon uralkodó magyarázatát, mely szerint az elnyomás a cselekvés és a hangok közötti oksági kapcsolat belső *forward* modellezése révén jön létre. Bár a véletlen egybeeséskor megfigyelhető hallási elnyomás jelensége nem közvetlen bizonyíték a hallási EKP-elnyomást oksági cselekvés-hang reprezentációk feltételezésével magyarázó elméletek ellen, a véletlen egybeesésre építő paradigma a cselekvések hallási feldolgozásra gyakorolt hatását vizsgáló további kísérletek számára referenciafeltételt biztosít.

2.

A cselekvésfüggő hallási N1- és P2-elnyomás hangfrekvencia-függését oksági cselekvés-hang kapcsolati helyzetben vizsgálva azt találtuk, hogy a hallási EKP-k elnyomása nem mutat számottevő frekvenciafüggést. Ez az eredmény összeegyeztethető azzal az elképzeléssel, mely szerint a hallási elnyomást ujjmozdulatok esetében központi idegrendszeri folyamatok, és nem a középfül izmainak a hangot kiváltó mozgulatban szerepet játszó izomokkal egyidejű összehúzódása eredményezi.

3.

Megvizsgáltam azt a hipotézist, hogy a cselekvésfüggő hallási elnyomás véletlen cselekvés-hang egybeesések esetén a figyelem megosztását tükrözheti a

cselekvés és a hangok között. A kísérletek eredményei összeegyeztethetők azzal az elképzeléssel, hogy a hallási elnyomás nem a figyelem megosztásán alapszik.

4.

Kísérleteinkkel az elsők között demonstráltuk, hogy a cselekvésfüggő hallási elnyomás nem csak az N1, hanem a P2 EKP amplitúdójának csökkenésével jár együtt. Eredményeink mindazonáltal a szakirodalommal egyetértésben alátámasztják azt is, hogy az N1 és a P2 hullám a kísérleti manipulációkra eltérően reagál. Szintén megmutattuk, hogy a T-komplex, a szupratemporális N1 összetevőhöz hasonlóan a cselekvéssel egybeeső hangok esetében gyakran kisebb amplitúdóval jelenik meg.

5.

Bár az N1(m) hullám elemzése azt mutatta, hogy az ujmozdulatokkal egybeeső hangok által kiváltott N1 hullám csökkenésében a szupratemporális N1 komponens amplitúdócsökkenése is szerepet játszik, az orr-referenciával elvezetett EKP-k esetében egyetlen kísérletben sem találtunk polaritásfordulást a Sylvius-árok két oldala között. Ez arra enged következtetni, hogy az N1 hullám amplitúdócsökkenésében a nem-specifikus N1 komponens játszik domináns szerepet, ráadásul míg az oksági cselekvés-hang kapcsolatot megvalósító paradigmákban a szakirodalmi adatoknak megfelelően fronto-centrális N1 topográfiai eloszlást találtunk, addig a véletlenszerű cselekvés-hang egybeesésekre építő paradigmákban az eloszlás (negatív) maximuma hátrább helyezkedett el. Mivel a hangok frekvenciájának véletlenszerű változtatása a véletlen egybeesésekre építő paradigmában nem volt számottevő hatással az elnyomás mértékére – szemben a szakirodalomban leírt, az oksági kapcsolatot létrehozó paradigmák eredményeivel – így feltételezhető, hogy a véletlen egybeesés révén megvalósuló elnyomás a hangok sajátosságaitól független. Azaz feltételezhető, hogy a véletlen egybeesésnél mérhető EKP amplitúdócsökkenés az esemény megtörténte adott választ tükrözi, míg a oksági kapcsolatot létrehozó paradigmákban ehhez egy sajátosságspecifikus csökkenés is hozzáadódhat.

IV. A pályázó doktori értekezés tárgyában közzétett publikációi

Horváth, J. (2013). Action-sound coincidence-related attenuation of auditory ERPs is not modulated by affordance compatibility. *Biological Psychology*, 93(1), 81–87. doi:10.1016/j.biopsycho.2012.12.008

Horváth, J. (2013). Attenuation of auditory ERPs to action-sound coincidences is not explained by voluntary allocation of attention. *Psychophysiology*, 50(3), 266–273. doi:10.1111/psyp.12009

Horváth, J. (in press). The role of mechanical impact in action-related auditory attenuation. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*. doi:10.3758/s13415-014-0283-x

Horváth, J., & Burgyán, A. (2013). No evidence for peripheral mechanism attenuating auditory ERPs to self-induced tones. *Psychophysiology*, 50(6), 563–569. doi:10.1111/psyp.12041

Horváth, J., Maess, B., Baess, P., & Tóth, A. (2012). Action–sound coincidences suppress evoked responses of the human auditory cortex in EEG and MEG. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(9), 1919–1931. doi:10.1162/jocn_a_00215

Idézett irodalom

- Ariff, G., Donchin, O., Nanayakkara, T. & Shadmehr, R. (2002). A real-time state predictor in motor control: study of saccadic eye movements during unseen reaching movements. *Journal of Neuroscience*, 22, 7721–9.
- Baess, P., Horváth, J., Jacobsen, T., & Schröger, E. (2011). Selective suppression of self-initiated sounds in an auditory stream: An ERP study. *Psychophysiology*, 48(9), 1276–1283. doi:10.1111/j.1469-8986.2011.01196.x
- Bendixen, A., SanMiguel, I., & Schröger, E. (2012). Early electrophysiological indicators for predictive processing in audition: A review. *International Journal of Psychophysiology*, 83(2), 120–131.
- Blakemore, S. J., Wolpert, D.M., & Frith, C.D. (1998). Central cancellation of self-produced tickle sensation. *Nature Neuroscience*, 1, 635–40.
- Crapse, T. B., & Sommer, M. A. (2008). Corollary discharge circuits in the primate brain. *Current Opinion in Neurobiology*, 18(6), 552–557. doi:10.1016/j.conb.2008.09.017
- Cullen, K. E., Brooks, J. X., & Sadeghi, S. G. (2009). How actions alter sensory processing: reafference in the vestibular system. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1164, 29–36. doi:10.1111/j.1749-6632.2009.03866.x
- Davidson, P. R., & Wolpert, D. M. (2005). Widespread access to predictive models in the motor system: a short review. *Journal of Neural Engineering*, 2(3), S313–S319. doi:10.1088/1741-2560/2/3/S11
- Davis, P. A. (1939). Effects of acoustic stimuli on the waking human brain. *Journal of Neurophysiology*, 2, 494–499.
- Duhamel, J.R., Colby, C.L., Goldberg, M.E. (1992). The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science*, 255, 90–92
- Flinker, A., Chang, E. F., Kirsch, H. E., Barbaro, N. M., Crone, N. E., & Knight, R. T. (2010). Single-trial speech suppression of auditory cortex activity in humans. *Journal of Neuroscience*, 30(49), 16643–16650. doi:10.1523/JNEUROSCI.1809-10.2010
- Ford, J. M., Gray, M., Faustman, W. O., Roach, B. J., & Mathalon, D. H. (2007). Dissecting corollary discharge dysfunction in schizophrenia. *Psychophysiology*, 44(4), 522–529. doi:10.1111/j.1469-8986.2007.00533.x
- Ford, J.M., & Mathalon, D.H. (2004). Electrophysiological evidence of corollary discharge dysfunction in schizophrenia during talking and thinking. *Journal of Psychiatric Research*, 38, 37–46. doi: 10.1016/S0022-3956(03)00095-5
- Gentili, R., Cahouet, V., Ballay, Y. & Papaxanthis, C. (2004). Inertial properties of the arm are accurately predicted during motor imagery. *Behavioral Brain Research*, 155, 231–9
- Hazemann, P., Audin, G., & Lille, F. (1975). Effect of voluntary self-paced movements upon auditory and somatosensory evoked potentials in man. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 39(3), 247–254. doi:10.1016/0013-4694(75)90146-7

- Hickok, G. (2012). Computational neuroanatomy of speech production. *Nature Reviews Neuroscience*, 13(2), 135–145.
- 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. doi:10.1126/science.182.4108.177
- Holst, E., & Mittelstaedt, H. (1950). Das reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften*, 37(20), 464–476.
- Horváth, J. (2014). Probing the sensory effects of involuntary attention change by ERPs to auditory transients: Probing the sensory impact of distraction. *Psychophysiology*, 51(5), 489–497. doi:10.1111/psyp.12187
- Lange, K. (2013). The ups and downs of temporal orienting: a review of auditory temporal orienting studies and a model associating the heterogeneous findings on the auditory N1 with opposite effects of attention and prediction. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7, 263. doi:10.3389/fnhum.2013.00263
- Martikainen, M. H., Kaneko, K., & Hari, R. (2005). Suppressed responses to self-triggered sounds in the human auditory cortex. *Cerebral Cortex*, 15(3), 299–302. doi:10.1093/cercor/bhh131
- Miall, R. C., & Wolpert, D. M. (1996). Forward models for physiological motor control. *Neural Networks*, 9(8), 1265–1279.
- 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. doi:10.1111/j.1469-8986.1987.tb00311.x
- Näätänen, R., & Winkler, I. (1999). The concept of auditory stimulus representation in cognitive neuroscience. *Psychological Bulletin*, 125(6), 826–859.
- Okamoto, H., Stracke, H., Wolters, C.H., Schmael, F., Pantev, C. (2007). Attention Improves Population-Level Frequency Tuning in Human Auditory Cortex. *The Journal of Neuroscience* 27(39), 10383–10390. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2963-07.2007
- Rif, J., Hari, R., Hämäläinen, M.S., Sams, M. (1991). Auditory attention affects two different areas in the human supratemporal cortex. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology* 79 (6), 464–472. doi:10.1016/0013-4694(91)90166-2.
- Schafer, E. W. P., & Marcus, M. M. (1973). Self-stimulation alters human sensory brain responses. *Science*, 181(4095), 175–177. doi:10.1126/science.181.4095.175
- Sperry, R. W. (1950). Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, 43(6), 482–489.
- Thura, D., Hadj-Bouziane, F., Meunier, M., & Boussaoud, D. (2011) Hand modulation of visual, preparatory, and saccadic activity in the monkey frontal eye field. *Cerebral Cortex*, 21, 853–864.
- Tremblay, K. L., Ross, B., Inoue, K., McClannahan, K., & Collet, G. (2014). Is the auditory evoked P2 response a biomarker of learning? *Frontiers in Systems Neuroscience*, 8. doi:10.3389/fnsys.2014.00028

- Winkler, I. (2007). Interpreting the Mismatch Negativity. *Journal of Psychophysiology*, 21(3), 147–163. doi:10.1027/0269-8803.21.34.147
- Wolpert, D.M., Ghahramani, Z., & Jordan, M.I. (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science*, 269, 1880-1882.