

Attentionale Modulationen neuronaler Aktivität im primär visuellen Kortex'

Dissertation
zur Erlangung des akademischen Grades

doctor rerum naturalium
(Dr.rer.nat.)

genehmigt durch
die Fakultät für Naturwissenschaften
der Otto-von-Guericke-Universität Magdeburg

von Dipl.-Psych. Thomas Christopher Tömme Noesselt

geb. am 20.5.1974 in Wehrda

Gutachter: Prof.Dr. Lutz Jäncke, Prof.Dr. Thomas Münte, PD Dr. Andreas Kleinschmidt

Eingereicht am 4.3.2002

Verteidigung am 24.6.2002

gewidmet den Musen, die mich küssen

INHALTSVERZEICHNIS

0. GEGENSTAND UND AUFBAU DER ARBEIT	6
I. EINLEITUNG	6
1. THEORIEN VISUELLER AUFMERKSAMKEIT - EIN RÜCKBLICK	6
II. WISSENSCHAFTLICHE EINFÜHRUNG	9
1.1. MODERNE THEORIEN UND EXPERIMENTELLE UNTERSUCHUNGEN ZU VISUELL-RÄUMLICHER AUFMERKSAMKEIT	9
1.1.1. DAS VISUELLE SYSTEM	10
1.1.2. WILLKÜRliche, VERDECKTE AUFMERKSAMKEITSLLENKUNG DURCH HINWEISREIZE	11
1.1.2.1. BEFUNDE AUS VERHALTENSEXPERIMENTEN	12
1.1.2.2. NEURONALE KORRELATE DER LENKUNG DES AUFMERKSAMKEITSFOKUS'	14
1.1.2.2.1. ANATOMISCHE KORRELATE	14
1.1.2.2.2. ZEITLICHE KORRELATE DER VERARBEITUNG VON HINWEISREIZEN	16
1.1.2.3. ZUSAMMENFASSUNG DER BEFUNDE ZUR AUFMERKSAMKEITSLLENKUNG	18
1.1.3. ATTENTIONALE MODULATION DER STIMULUSVERARBEITUNG	18
1.1.3.1. VERHALTENSEXPERIMENTE	18
1.1.3.1.1. ATTENDIERTE STIMULUSVERARBEITUNG	18
1.1.3.1.2. PERZEPTUELLE SALIENZ	19
1.1.3.2. ANATOMISCHE UND ZEITLICHE KORRELATE ATTENDIERTER STIMULUSVERARBEITUNG	20
1.1.3.2.1. ZEITLICHE KORRELATE ATTENDIERTER STIMULUSVERARBEITUNG	20
1.1.3.2.2. ANATOMISCHE KORRELATE AUFMERKSAMKEITSMODULIERTER STIMULUSVERARBEITUNG	22
1.1.3.3. ZUSAMMENFASSUNG DER BEFUNDE ZUR ATTENDIERTEN STIMULUSVERARBEITUNG ..	24
1.1.4. DIE ROLLE DES PRIMÄR VISUELLEN KORTEX BEI VISUELL RÄUMLICHER AUFMERKSAMKEIT	24
1.1.4.1. METHODEN ZUR UNTERSUCHUNG DES PRIMÄR VISUELLEN KORTEX	25
1.1.4.1.1. EINZELZELLABLEITUNGEN	25
1.1.4.1.2. EREIGNISKORRELIERTE POTENTIALE/MAGNETFELDER	26
1.1.4.1.3. FUNKTIONELLE KERNSPINTOMOGRAPHIE (fMRI)	28
1.1.4.1.4. BEWERTUNG DER EINZELNEN MEßVERFAHREN UND MÖGLICHKEITEN IHRER INTEGRATION	30
1.1.4.2. BEFUNDE ZUR ATTENTIONALEN MODULATION IM PRIMÄR VISUELLEN KORTEX	31
1.1.4.2.1. EINZELZELLABLEITUNGSBEFUNDE ATTENTIONALER MODULATION IM PRIMÄR VISUELLEN KORTEX	31
1.1.4.2.2. BEFUNDE ATTENTIONAL MODULIERTER NEURONALER SIGNALE IM PRIMÄR VISUELLEN KORTEX BEIM MENSCHEN	32
1.1.4.3. VISUELLE VERARBEITUNGSROUTINEN IN V1	34
1.2. FRAGESTELLUNGEN	35
1.2.1. OFFENE FRAGEN	35
1.3. VERSUCHSAUFBAU DER EXPERIMENTE 1 BIS 3	36
1.3.1. EXPERIMENT 1: UNTERSCHIEDUNG ZWISCHEN HINWEISREIZBASIERTEN UND STIMULUSVERARBEITUNGSMODULIERENDEN AUFMERKSAMKEITSEFFEKTEN IN V1	36

1.3.2. EXPERIMENT 2: ZEITLICHE KORRELATE DER AUFMERKSAMKEITSMODULATION IM PRIMÄR VISUELLEN KORTEX	39
1.3.3. EXPERIMENT 3: ZUSAMMENHANG VON VISUELL-RÄUMLICHER AUFMERKSAMKEIT UND STIMULUSSALIENZ IM PRIMÄR VISUELLEN KORTEX	41
III. UNTERSUCHUNGEN	43
1. 1. EXPERIMENT - ATTENTIONALE MODULATION DER HINWEISREIZ- UND STIMULUSVERARBEITUNG IN V1	43
1.1. METHODIK	43
1.1.1. PROBANDEN	43
1.1.2. STIMULI UND AUFGABE.....	43
1.1.3. FMRI-MESSUNGEN.....	46
1.1.4. DATENAUSWERTUNG	49
1.1.4.1. BLOCKANALYSE.....	49
1.1.4.2. EREIGNISKORRELIERTE ANALYSE	50
1.1.4.3. MODELLBASIERTE EREIGNISKORRELIERTE ANALYSE.....	51
1.1.4.4. GRUPPENANALYSE	52
1.2. ERGEBNISSE DES 1. EXPERIMENTS	52
1.2.1. VERHALTENSDATEN.....	52
1.2.2. ERGEBNISSE DER KERNSPINUNTERSUCHUNG	55
1.2.2.1. RETINOTOPIE UND LOKALISATION VON V1	55
1.2.2.2. AUSWERTUNG MITTELS BLOCKDESIGN	56
1.2.2.2.1. SENSORISCHE AKTIVIERUNG	56
1.2.2.2.2. AUFMERKSAMKEITSBEDINGTE MODULATION	57
1.2.2.2.2.1. SELEKTIVE AUFMERKSAMKEIT	57
1.2.2.2.2.2. SELEKTIVE AUFMERKSAMKEITSBEDINGUNGEN VS. NEUTRALBEDINGUNG.....	59
1.2.2.3. EREIGNISKORRELIERTE FMRI-ANALYSE.....	61
1.2.2.3.1. HINWEISREIZBEZOGENE BOLD-ANTWORTEN.....	61
1.2.2.3.1.1. SELEKTIVE AUFMERKSAMKEITSBEDINGUNGEN.....	61
1.2.2.3.1.2. SELEKTIVE AUFMERKSAMKEITSBEDINGUNGEN VS. NEUTRALBEDINGUNG.....	63
1.2.2.3.2. ATTENDIERTE STIMULUSVERARBEITUNGSBEZOGENE BOLD-ANTWORTEN	64
1.2.2.3.2.1. SENSORISCHE AKTIVIERUNG	64
1.2.2.3.2.2. SELEKTIVE AUFMERKSAMKEITSBEDINGUNGEN.....	64
1.2.2.3.2.3. SELEKTIVE AUFMERKSAMKEITSBEDINGUNGEN VS. NEUTRALBEDINGUNG.....	66
1.2.3. ZUSAMMENFASSUNG.....	68
2. EXPERIMENT 2 - ZEITLICHE KORRELATE VISUELL-RÄUMLICHER AUFMERKSAMKEIT	70
2.1. METHODIK	70
2.1.1. DATENAUFZEICHNUNG.....	72
2.1.2. EKMF/EKP DATENVERARBEITUNG	73
2.1.2.1. EKP-DATENVERARBEITUNG	73
2.1.2.2. EKMF-DATENVERARBEITUNG	73
2.1.3. STATISTIK	74
2.1.4. DIPOLMODELLIERUNG.....	74
2.2. ERGEBNISSE AUS EXPERIMENT 2:	76
2.2.1. VERHALTENSDATEN.....	76
2.2.2. ERGEBNISSE DER EKP-ANALYSE DER SELEKTIVEN AUFMERKSAMKEITSBEDINGUNGEN .	79
2.2.2.1. STATISTISCHE ANALYSE DER EKPS	79
2.2.2.2. DIPOLREKONSTRUKTION DER EKPS	82
2.2.3. ERGEBNISSE DER EKMF-ANALYSE DER SELEKTIVEN AUFMERKSAMKEITSBEDINGUNGEN	83

2.2.3.1 STATISTISCHE AUSWERTUNG	83
2.2.3.2. DIPOLREKONSTRUKTION	85
2.2.4. ERGEBNISSE DER EKMF-ANALYSE FÜR SELEKTIVE AUFMERKSAMKEITSBEDINGUNGEN VS. NEUTRALBEDINGUNG.....	87
2.2.4.1. STATISTIK	87
2.2.4.2. DIPOLREKONSTRUKTION	88
2.2.4.3. DIPOLREKONSTRUKTION DER EINZELPROBANDEN	88
2.2.5. KOMBINATION VON EKP- UND EKMF-DATEN.....	89
2.2.6. KOMBINATION VON fMRI- UND EKMF-DATEN	90
2.3. ZUSAMMENFASSUNG.....	90
3. 3. EXPERIMENT - ZUSAMMENHANG VON STIMULUSSALIENZ UND VISUELL- RÄUMLICHER AUFMERKSAMKEIT	91
3.1. METHODIK	91
3.1.1. PROBANDEN	91
3.1.2. STIMULI UND AUFGABE.....	91
3.1.3. VERSUCHSAUFBAU.....	92
3.1.4. FMRI-MEßPROTOKOLL	94
3.1.4.1. EXPERIMENTELLES PROTOKOLL.....	94
3.1.4.2. MEßPARAMETER.....	94
3.1.5. DATENAUSWERTUNG	95
3.1.5.1. VORVERARBEITUNG	95
3.1.5.2. STATISTISCHE ANALYSE	95
3.2. ERGEBNISSE AUS EXPERIMENT 3	97
3.2.1. VERHALTENSDATEN.....	97
3.2.2. FMRI-ERGEBNISSE	98
3.2.2.1. SENSORISCHE MODULATIONEN	98
3.2.2.2. MODULATIONEN DURCH HINWEISREIZE.....	98
3.2.2.3. GENERELLE AUFMERKSAMKEITSEFFEKTE GEMITTELT ÜBER STIMULUSTYPEN.....	100
3.2.2.4. Differentielle Effekte der unterschiedlichen Stimulustypen in aufmerk- samkeitsmodulierten Arealen	103
3.2.2.4.1. Orientierungskontraststimuli versus Zufallskontextstimuli in V1	103
3.2.2.4.2. Orientierungskontraststimuli versus Stimuli mit identischer Umgebung in V1 ...	105
3.2.2.4.3 Stimulustypabhängige Modulationen außerhalb des primär visuellen Kortex	107
3.3. ZUSAMMENFASSUNG.....	108
IV. DISKUSSION	109
1. AUFBAU	109
1.1. VERHALTENSDATEN DES GENERELLEN AUFMERKSAMKEITSEFFEKTS.....	109
1.2. LOKALISATION DER AUFMERKSAMKEITSEFFEKTE.....	111
1.2.1. HINWEISREIZBEZOGENE MODULATIONEN	111
1.2.1.1. POPULATIONSEFFEKTE FÜR EXPERIMENT 1	111
1.2.1.2. EINZELPROBANDEN	114
1.2.1.2.1. MODULATIONEN AUßERHALB DES PRIMÄR VISUELLEN KORTEX.....	114
1.2.1.2.2. MODULATION <i>DES PRIMÄR VISUELLEN KORTEX</i> BEI EINZELPROBANDEN FÜR DEN VERGLEICH HINWEISREIZ RECHTS VS. HINWEISREIZ LINKS.....	115
1.2.1.3. ZUSAMMENFASSUNG HINWEISREIZBEZOGENER MODULATIONEN.....	117
1.2.2. ATTENTIONAL MODULIERTE STIMULUSVERARBEITUNG	119
1.2.2.1. ZUSAMMENFASSUNG ATTENTIONAL MODULIRTER STIMULUSVERARBEITUNG.....	121
1.3. ZEITLICHE KORRELATE DER ATTENTIONALEN MODULATION DES PRIMÄR VISUELLEN KORTEX'.....	121
1.3.1. ATTENTIONALE MODULATION DER M1/C1-KOMPONENTE	122
1.3.2. VERGLEICH DER SELEKTIVEN AUFMERKSAMKEITSBEDINGUNGEN	122

1.3.3. VERGLEICH DER SELEKTIVEN AUFMERKSAMKEITSBEDINGUNGEN MIT DER NEUTRALBEDINGUNG.....	124
1.3.4. ZUSAMMENFASSUNG.....	128
1.4. ZUSAMMENHANG VON VISUELLER AUFMERKSAMKEIT UND STIMULUSSALIENZ.....	128
1.4.1. VERHALTENSDATEN.....	129
1.4.2. STIMULUSTYPABHÄNGIGE VERARBEITUNG.....	130
1.4.2.1. SENSORISCHE AKTIVIERUNG.....	130
1.4.2.2. ATTENTIONAL MODULIERTE VERARBEITUNG VERSCHIEDENER STIMULUSTYPEN.....	130
1.4.3. ZUSAMMENFASSUNG.....	132
1.5. WAS IST VISUELL-RÄUMLICHE AUFMERKSAMKEIT ?.....	133
V. LITERATUR.....	135
VI. ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS.....	155
VII. ANHANG.....	157
1. PILOTSTUDIE ZU EXPERIMENT 1.....	157
2. RETINOTOPIEN AUS EXPERIMENT 1.....	158
3. EKP-TOPOGRAPHIEN AUS EXPERIMENT 2.....	159
4. SENSORISCHE EFFEKTE DER EINZELPROBANDEN AUS EXPERIMENT 3.....	160
VIII. CURRICULUM VITAE VON THOMAS CHRISTOPHER TÖMME NOESSELT.....	161

0. Gegenstand und Aufbau der Arbeit

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit dem Einfluß selektiver, räumlich-visueller Aufmerksamkeit auf Verarbeitungsprozesse im primär visuellen Kortex des Menschen. Aufmerksamkeit soll dabei bis auf weiteres als ein Mechanismus verstanden werden, der dazu führt, daß erwartete Reize (attendierte Zielstimuli) schneller und mit weniger Fehlern verarbeitet werden als nichterwartete. In Teil I dieser Arbeit wird eine geschichtliche Einführung in das Problemfeld gegeben, während in Teil II moderne Theorien und Befunde zu räumlich-visueller Aufmerksamkeit und zu den Funktionsprinzipien des primär visuellen Kortex' sowie bisherige Untersuchungsergebnisse dargestellt und daraus die Fragestellungen, die in der vorliegenden Untersuchung bearbeitet werden, abgeleitet werden. In Teil III werden die durchgeführten Experimente beschrieben und ihre Ergebnisse dargestellt, die in Teil IV in bezug auf Teil I und II diskutiert werden.

I. Einleitung

1. Theorien visueller Aufmerksamkeit - Ein Rückblick

Um die heutigen Theorien visueller Aufmerksamkeit besser in ihren historischen Kontext einordnen zu können, soll zunächst die Entwicklung des Begriffs "Aufmerksamkeit" überblicksartig dargestellt werden. Dabei soll allerdings nicht, wie allgemein üblich, nur bis zu den Anfängen der wahrgenommenen "wissenschaftlichen" Psychologie Ende des 18. Jahrhunderts zurückgeblickt werden, sondern dorthin, wo viele Ideen des Abendlands ihren Ursprung haben, nach Athen. Auch wenn der zeitliche Abstand von heutigen Theorien der Aufmerksamkeit zu antiken phänomenologischen Beschreibungen innerhalb der Philosophie groß sein mag, so wurden letztere bis heute rezipiert und beeinflussen so mit ihren Ideen zumindest implizit auch heutige Theoriebildungen. Diese Kontinuität in der Ideengeschichte der Aufmerksamkeit soll anhand ausgewählter Beispiele im weiteren näher ausgeführt werden.

Schon bei Aristoteles (384-322 v. Chr.) wird in den philosophischen Abhandlungen zur Psychologie in ihrem Wortsinn (logon peri tes psyches = Wissenschaft von der Seele), die als Teildisziplin innerhalb der Physik ihren Platz gefunden hatte (De Anima, III.8), ein allgemeiner Selektionsmechanismus innerhalb der Taxonomie kognitiver Fähigkeiten postuliert. Dagegen gehören quantitative Untersuchungen des

visuellen Systems bei Aristoteles zur Optik, in der eine automatische Aufmerksamkeitsorientierung bei zwei Reizen auf den stärkeren beschrieben wird (s. Neumann, 1971). Lukrez (97-55 v. Chr.) (De rerum natura, IV,803-804) beschreibt eine aktive Hinwendung auf erwartete Reize, wobei beide den Terminus *technicus attentio* bzw. *intentio* selten gebrauchen, und dieser Begriff zum erstenmal bei Cicero (De oratore) häufiger gebraucht wird.

Erst Augustinus von Hippo (354-430 n.Chr.) benutzt den Terminus *attentio* als Teilaspekt des kognitiven Systems und fügt den bisher genannten Aspekten einen neuen hinzu, der heute als automatische oder unwillkürliche Aufmerksamkeitslenkung auf einen plötzlich auftretenden Reiz beschrieben wird.

Im Mittelalter (Buridan, 1300-1359 n.Chr.) wird der wesentlichste Aspekt von Aufmerksamkeit als ein introspektiv erlebbarer beschrieben: Die erlebte "Klarheit" des attendierten Objekts im Vergleich zu nichtattendierten wird hier in den Mittelpunkt gerückt. Dabei wird von Buridan dieser Klarheitsaspekt weiter differenziert: Die Anzahl der attendierten Objekte und die Größe eines einzelnen attendierten Objekts scheinen diese Klarheit zu beeinflussen.

Mit dem Beginn der Neuzeit und seinem rationalistischen Menschenbild rückte die volitionale Komponente von Aufmerksamkeit in den Mittelpunkt. So betont Descartes (1596-1650) den Tätigkeitsaspekt (Fixierung) von Aufmerksamkeit, durch die wir unsere Aufmerksamkeit auf bestimmte Objekte bzw. mentale Akte richten und alle Störeinflüsse vernachlässigen können. Nur sehr saliente Reize können diese Fixierung aufbrechen. Malebranche (1638-1715) fügt hinzu, daß diese Fixierung wichtig ist, da die Seele schnell zu entscheiden habe, wie mit den wahrgenommenen Objekten zu verfahren sei.

Im 18. Jahrhundert betonen Autoren wie Wolff und Stewart weiterhin, daß der Fokus der Aufmerksamkeit in zwei zeitgleichen Konversationen auf eine gerichtet sein kann, wobei jedoch auch die unbeachtete Konversation unbewußt repräsentiert sein muß, da der Aufmerksamkeitsfokus von einer auf die andere Konversation verschoben werden kann. Diese Reorientierung kann dabei ohne äußerlich sichtbare, körperliche Reorientierung wie eine Kopfbewegung geschehen.

Zur gleichen Zeit wird ein nichtintrospektiver, quantifizierbarer Effekt attentionaler Verarbeitung von Bonnet (1720-1793) beschrieben: Das effektorische Phänomen beschreibt die (normalerweise) schnellere und genauere Reizverarbeitung attendierter Reize. Dies ist die erste moderne Neufassung einer Vorstellung, wie sie

auch schon bei Lukrez beschrieben wurde. Bonnett versucht jedoch auch, den diesem effektorischen Phänomen zugrundeliegenden neurophysiologischen Mechanismus genauer zu fassen, und postuliert eine "erhöhte Reizung der sensorischen Nerven" (modern ausgedrückt eine Veränderung der Feuerrate von Neuronen in attendierten Gebieten) als neurophysiologische Grundlage dieses Phänomens.

Im Gegensatz zu dieser behavioristischen Definition von Aufmerksamkeit beschreiben die ersten Lehrbücher der Psychologie (z.B. Wolff, 1738) Aufmerksamkeit anhand von introspektiver Einsicht auf Grundlage des oben beschriebenen Klarheitsaspekts. Dabei war Wolff der erste, der diesen Aufmerksamkeitsaspekt empirisch-introspektiv untersuchte: "Klarheit" für imaginierte Repräsentationen schien schwieriger aufrecht zuerhalten sein, wenn zeitgleiche sensorische Stimulation auftritt, konnte unterschiedlich lang anhalten und konnte auf mehrere Objekte ausgedehnt werden.

Eine erste Übersicht über die Quellen zur Aufmerksamkeit bis 1895, die nach 1740 drastisch zunahm, bietet Braunschweiger (1899).

Er unterteilt die damaligen Theorien anhand sensorischer gegenüber intellektueller Dimensionen wie Gedächtnis, Imagination und Selbstreflektion. Die wichtigere Unterteilung jedoch betrifft die Aufmerksamkeit selbst, die von einigen als grundlegender, immer anwesender Mechanismus, von anderen als kognitive Aktivität, die nur im Zusammenhang mit Stimulusverarbeitung auftritt, und von wieder anderen als Geisteszustand im Sinne obiger Klarheit verstanden wird.

Anhand dieser kursorischen Übersicht über die Vorstellungen von Aufmerksamkeit vor Beginn der wissenschaftlichen Psychologie sollte gezeigt werden, daß zentrale Gedanken moderner Aufmerksamkeitstheorien schon lange formuliert und diskutiert wurden. Dazu gehören die willkürliche und unwillkürliche Aufmerksamkeitslenkung, die Selektion von relevanten Stimuli, besonders bei simultaner Stimulation durch einem Zielreiz kombiniert mit irrelevanten Reizen (Distraktoren), und der Einfluß der perzeptuellen Salienz auf die Aufmerksamkeit; Gedanken, die auch in heutigen Zusammenfassungen über die aktuelle Aufmerksamkeitsliteratur des 20. Jahrhunderts einen zentralen Platz einnehmen (z.B. Parasuraman & Davies, 1984; Johnston & Dark, 1987).

Weiterhin wurden zwei wesentliche Phänomene attentiver Reizverarbeitung, nämlich zum einen das "effektorische Phänomen", zum anderen die "innere klare

Wahrnehmung" des attendierten Stimulus, schon lange vor Entstehung einer wissenschaftlichen Psychologie formuliert. Dabei ist das "effektorische Phänomen" identisch mit der zur Zeit üblichen operationalen Definition von Aufmerksamkeit, während der letzte Aspekt, "innere Klarheit", eher im Bereich des visuellen Gewahrwerdens aufgegriffen wird. Die Unterscheidung zwischen visuellem Gewahrwerden und Aufmerksamkeit wird jedoch immer wieder kritisiert und soll in der Diskussion wieder aufgegriffen werden (James, 1890; Crick & Koch, 1990; Bullier, 2001).

II. Wissenschaftliche Einführung

1.1. Moderne Theorien und experimentelle Untersuchungen zu visuell-räumlicher Aufmerksamkeit

In der modernen Psychologie wurden in Abhängigkeit von den untersuchten Phänomene unterschiedliche Theorien entwickelt. Aufgrund der Entwicklung der Theorien aus bestimmten Fragestellungen, die in unterschiedlichen experimentellen Designs realisiert wurden, ergibt es sich, daß zur Zeit keine allgemeine Theorie selektiver Aufmerksamkeit existiert. Alle stimmen nur darin überein, daß aufmerksamkeitsmodulierte Verarbeitungsprozesse zu einer schnelleren und/oder korrekteren Antwort führen (Haberlandt, 1997). Ein weiteres Problem, welches die Darstellung der Aufmerksamkeitstheorien erschwert, ist der Umstand, daß viele Theorien undifferenziert über Daten aus der visuellen und auditorischen Domäne integrieren, um zu einer möglichst allgemeingültigen Aussage bezüglich des Phänomens Aufmerksamkeit zu gelangen (z.B. Broadbent, 1956). Besonders die simple Übertragung von Ergebnissen aus Untersuchungen zur auditorischer Aufmerksamkeit auf die visuelle Modalität, kann zu Aussagen führen, die den Mechanismen visueller Aufmerksamkeit nicht entsprechen. So fehlen im auditorischen Bereich etwa die Phänomene, die dem retinalen Genauigkeitsgradienten vergleichbar sind (van der Heijden, 1992, S. 59-60).

Daher werden im folgenden nur Theorien zur visuellen Aufmerksamkeit dargestellt, während andere, auf Daten auditorischer Experimenten basierende Modelle nicht weiter besprochen werden sollen. Außerdem wird in den meisten Theorien zwischen tonischen und phasischen Komponenten von Aufmerksamkeit unterschieden, d.h. zwischen einer attentional modulierten Verarbeitung sensorischer Reize und einer

Objekten kodiert (Maunsell & Newsome, 1987; Desimone & Ungerleider, 1989). Beide Ströme projizieren in den präfrontalen Kortex (Wilson et al., 1993)(Abb.II.1.). Die einzelnen visuellen Areale sind hierarchisch angeordnet (Desimone & Ungerleider, 1989), wobei diese Hierarchie anhand der Ausgangslamina und Endlamina der verbundenen Areale nachvollzogen werden kann. Die Bahnen von in der Hierarchie niedrigen zu höheren Arealen verlaufen aus Lamina III in Lamina IV, und von höheren zu niedrigeren von Lamina V/VI in Lamina V/VI oder I-III, jedoch nicht in Lamina IV. Hierarchisch gleichgeordnete Areale projizieren von Schicht I-VI in Schicht I-VI (Rockland & Pandya, 1979; Maunsell & van Essen, 1983). Hierarchisch aufwärts verlaufende Bahnen werden für die Analyse eintreffender Stimuli benötigt, während abwärts verlaufende Bahnen, sogenannte Feedbackprojektionen, die Aktivierungen in niedrigeren Arealen modulieren können (Top-down-Modulation; z.B. Webster & Ungerleider, 1998). Neben den interarealen existieren auch intraareale Verschaltungen, die z.B. nebeneinander angeordnete Repräsentationen von Stimuli modulieren können (z.B. Nelson & Frost, 1978). Außerdem sind die frühen visuellen Areale V1-V8 retinotop angeordnet, benachbarte Ort in ihnen repräsentieren also benachbarte Orte der visuellen Umwelt, wobei die Größe der rezeptiven Felder von V1 in Richtung V7 bzw. V8 ansteigt (Tootell et al., 1998). Diese Organisationsprinzipien des visuellen Systems gelten sowohl für Alte-Welt-Affen, Neu-Welt-Affen (Weller, 1988) wie auch Menschen (Haxby et al., 1991; Haxby et al., 1994; Ungerleider & Haxby, 1994; Sereno et al., 1995; Connor, 2000), und müssen in eine umfassende Theorie visueller Verarbeitung und visueller Aufmerksamkeit integriert werden.

1.1.2. Willkürliche, verdeckte Aufmerksamkeitslenkung durch Hinweisreize

Nachdem die Organisationsprinzipien des visuellen Systems, in denen visuell-räumliche Aufmerksamkeit operiert, dargestellt wurden, werden nun die Theorien und Befunde zu diesem Konstrukt der visuell-räumlichen Aufmerksamkeit, das sich in Aufmerksamkeitslenkung und attendierte Stimulusverarbeitung aufteilen läßt, präsentiert. Dabei wird mit Befunden zur Aufmerksamkeitslenkung, der tonischen Komponente von Aufmerksamkeit, begonnen:

1.1.2.1. Befunde aus Verhaltensexperimenten

Eine zentrale Theorie der Lenkung von Aufmerksamkeit ohne gleichzeitig erfolgenden Augenbewegungen, oft auch verdeckte Aufmerksamkeitslenkung genannt, beschreibt diesen Lenkungsmechanismus metaphorisch als einen attentionalen "Suchscheinwerfer" (Eriksen & Hoffman, 1972, S.204). Eng verwandt mit dieser Metapher ist die Vorstellung von Aufmerksamkeit als "Zoom-Linse" (Eriksen & Rohrbaugh, 1970; LaBerge, 1983; Eriksen & Yeh, 1985). Die zweite Metapher trägt dem Umstand Rechnung, daß die Größe des attendierten Gebiets schwanken, der Aufmerksamkeitsfokus also einzoomen kann, wobei die Genauigkeit der Diskrimination mit der Größe des attendierten Bereichs variiert.

In diesen Theorien wird davon ausgegangen, daß Aufmerksamkeit durch Hinweisreize beeinflusst ein einziges Raumgebiet selektiert und dieses bevorzugt bearbeitet. Ein Beleg für die Existenz dieses "Scheinwerfers" werden in den Ergebnissen von Verhaltensexperimenten gefunden, in denen ein valider Hinweisreiz - d.h. der Stimulus erscheint an der angezeigten Stelle - zu schnellerer und genauerer Stimulusverarbeitung führt, als ein invalider Hinweisreiz (Shulman et al., 1979; Posner, 1980; Posner et al., 1980, S.188; Posner et al. 1982, S. 172; Tsai, 1983; Hughes et al., 1984; Remington & Pierce, 1984). Weitere Evidenzen dafür liefern Ergebnisse aus Experimenten, die zeigten, daß die Reaktionszeit vom Fokus der Aufmerksamkeit in nichtattendierte Gebiete hinein abnimmt, also ein attentionaler Gradient zu existieren scheint (La Berge, 1983; Yantis, 1988).

Dabei scheinen sich periphere von symbolischen Hinweisreizen in ihren Auswirkungen auf Reaktionszeiten nicht prinzipiell zu unterscheiden, wobei erstere an demselben Ort wie der spätere Stimulus erscheinen, während letztere durch ein Symbol wie z.B. ein Pfeil den Probanden dazu auffordern, die Aufmerksamkeit in die angezeigte Richtung zu lenken, und nur bei peripheren Hinweisreizen eine Hemmung des zu attendierenden Gebiets nach Präsentation des Hinweisreizes einsetzen kann (Posner & Cohen, 1984, Maylor, 1985). Die zugrundeliegenden Mechanismen sind bei peripheren Hinweisreizen zudem eher automatischer Natur, wohingegen kognitive Verarbeitungsmechanismen bei symbolischen Hinweisreizen eine Rolle spielen (Robbins, 1998). Die Verschiebung des Aufmerksamkeitsfokus erfolgt in drei Schritten: Zunächst wird der Fokus von der bisher attendierten Ort abgezogen, dann auf eine neue Stelle "bewegt" und dort "verankert" (Posner et al., 1984). Für diese drei Prozesse brauchen die Hinweisreize eine gewisse Zeit, die bei

symbolischen Hinweisreizen bei einigen hundert Millisekunden zu liegen scheint (Remington & Pierce, 1980; Müller & Rabbit, 1989).

Die Metapher eines wandernden Suchscheinwerfers impliziert zudem bestimmte weitere Mechanismen des Aufmerksamkeitsfokus (Cave & Bichot, 1999): Dazu gehören eine kreisartige Form des Aufmerksamkeitsfokus, eine kontinuierliche Ausleuchtung der Gebiete zwischen neuen und alten attendierten Orten bei Aufmerksamkeitsshifts (Shulman et al., 1979; Tsal, 1983, s. jedoch Sperling & Reeves, 1980 für eine Gegenteiltheorie) sowie die Annahme, daß dieser Aufmerksamkeitsfokus nicht geteilt werden kann. Neuere Befunde scheinen dagegen zu belegen, daß die Form des Aufmerksamkeitsfokus variieren kann (z.B. Juola et al., 1991; Egly et al., 1994; Bichot et al., 1999), daß Aufmerksamkeit nicht die Gebiete zwischen alt und neu attendierten Stimuli beeinflußt (Chastain, 1991, 1992) und daß zumindest unter bestimmten Umständen der Aufmerksamkeitsfokus geteilt werden kann (Driver & Baylis, 1989; Baylis & Driver, 1992; Pylyshyn et al., 1994).

Zudem wird diskutiert, ob neben rein räumlichen Selektionsmechanismen auch objektbezogene eine Rolle spielen können, wofür zahlreiche Befunde sprechen (Duncan, 1984; Tipper et al., 1991; Egly et al., 1994; He & Nakayama, 1995).

Die Vorstellung eines "Suchscheinwerfers" ist deutlich an dem Phänomen der Augenbewegungen orientiert, und überträgt die Mechanismen der Augenbewegungen auf Aufmerksamkeitsbewegungen.

Diese Analogie von Augenbewegungen und Aufmerksamkeitslenkung erscheint prinzipiell bei der Beschreibung von Aufmerksamkeit beliebt (Skelton & Erikson, 1976; Jonides 1980/81/83). Bei genauerer Betrachtung fällt jedoch auf, daß Augenbewegungen und verdeckte räumliche Orientierung unabhängig voneinander zu betrachten sind, da Aufmerksamkeitslenkungen um den Faktor Fünf schneller als Augenbewegungen sein können (Remington, 1980), auch wenn ähnliche kortikale Areale bei beiden Prozessen eine Rolle spielen mögen (s.u.). Eine Gegenteiltheorie von van der Heijden (1992, S.121) geht daher davon aus, daß die Funktion von visueller Aufmerksamkeit im Gegensatz zu Augenbewegungen nicht eine bessere räumliche Auflösung ist, sondern Prioritäten in der zeitlichen Abfolge der als nächstes zu attendierenden Stimuli setzt.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die bisherigen Befunde es nahelegen, daß ein Aufmerksamkeitsfokus existiert, der willkürlich innerhalb des visuellen Feldes ohne gleichzeitige Augenbewegungen verschoben werden kann, wobei der Terminus

"Suchscheinwerfer" aufgrund der in ihm enthaltenen Implikationen verworfen werden sollte. In dieser Arbeit soll statt dessen der Terminus "Aufmerksamkeitsfokus" gewählt werden. Während dieser Aufmerksamkeitsfokus meist rein ortsgebunden interpretiert wird, weisen neuere Befunde darauf hin, daß er auch objektgebunden operieren kann.

Die beschleunigten Reaktionszeiten von Stimuli im Aufmerksamkeitsfokus reflektieren dabei nicht etwa ein verändertes Antwortverhalten, also die Tendenz auf eventuell auftretende Stimuli aufgrund einer veränderten Intention schneller zu reagieren, dabei aber auch mehr Fehler zu machen (Duncan, 1980; Shaw, 1984; Sperling, 1984), sondern eine verbesserte Detektions- bzw. Diskriminationsleistung (Bashinski & Bacharan, 1980; van der Heijden & Eerland, 1983; Egly & Homa, 1984; van der Heijden et al., 1985/87/89).

1.1.2.2. Neuronale Korrelate der Lenkung des Aufmerksamkeitsfokus'

1.1.2.2.1. Anatomische Korrelate

Befunde aus Untersuchungen an Neglekt-Patienten, die eine Aufmerksamkeitsstörung nach einer Hirnläsion zeigten (Paterson & Zangwill, 1944; Mc Fie & Zangwill, 1960), wiesen schon früh darauf hin, daß neben posterior-parietalen Arealen (Bisiach & Vallar, 1988, Marshall & Halligan; 1988/95; Driver & Mattingley, 1998, für eine Gegenmeinung s. Karnath et al., 2001) auch Bereiche des frontalen Kortex (Heilmann & Valenstein, 1972), des Gyrus cinguli (Watson et al., 1973), des Thalamus' (Rafal & Posner, 1987) und der Basalganglien (Hier et al., 1977) an räumlicher Aufmerksamkeitslenkung beteiligt sind (Vallar, 2001). Basierend auf Untersuchungen an Patienten mit Aufmerksamkeitsstörungen und auf Daten aus Tierversuchen postulierte Mesulam (1981/90, Abb.II.2.A) ein Modell der Lenkung visueller Aufmerksamkeit, an dem kortikale und subkortikale anatomische Strukturen beteiligt sind. Dazu gehören das frontale Augenfeld, der Gyrus cinguli, und posterior-parietale Bereiche, die alle durch ausgeprägte Faserverbindungen verknüpft sind (Pandya & Kuypers, 1969; Jones & Powell, 1970; Mesulam et al., 1977; Pandya et al., 1981; Baizer et al., 1991). Zudem sind diese kortikalen Areale mit subkortikalen Strukturen, wie den Colliculi superiores (Fries, 1984; Colby & Olson, 1985; Lynch et al., 1985; Huerta et al., 1986), dem Pulvinar und Striatum (Yeterian & Van Hoesen, 1978; Selemon & Goldman-Racik, 1988; Alexander et al., 1986; Saint-Cyr et al., 1990) reziprok vernetzt. Da die kortikalen Areale dieses Netzwerkes zudem sowohl nichtüberlappende Afferenzen (Morecraft et al., 1993) wie Efferenzen (Selemon &

Goldman-Rakic, 1988) aufweisen, kann dieses Modell sowohl die Integration von Informationen über die Verbindung der Einzelareale als auch eine parallele Verarbeitung in den Einzelarealen erklären.

Während der Schwerpunkt in Mesulams Netzwerk auf der Beschreibung der beteiligten neuronalen Strukturen liegt, unterteilt Posner (Posner, 1990/95; Posner & Petersen, 1990; Posner & Rothbart, 1991) dieses Netzwerk anhand seiner Funktionen in einen anterioren und einen posterioren Bereich (Abb.II.2.B).

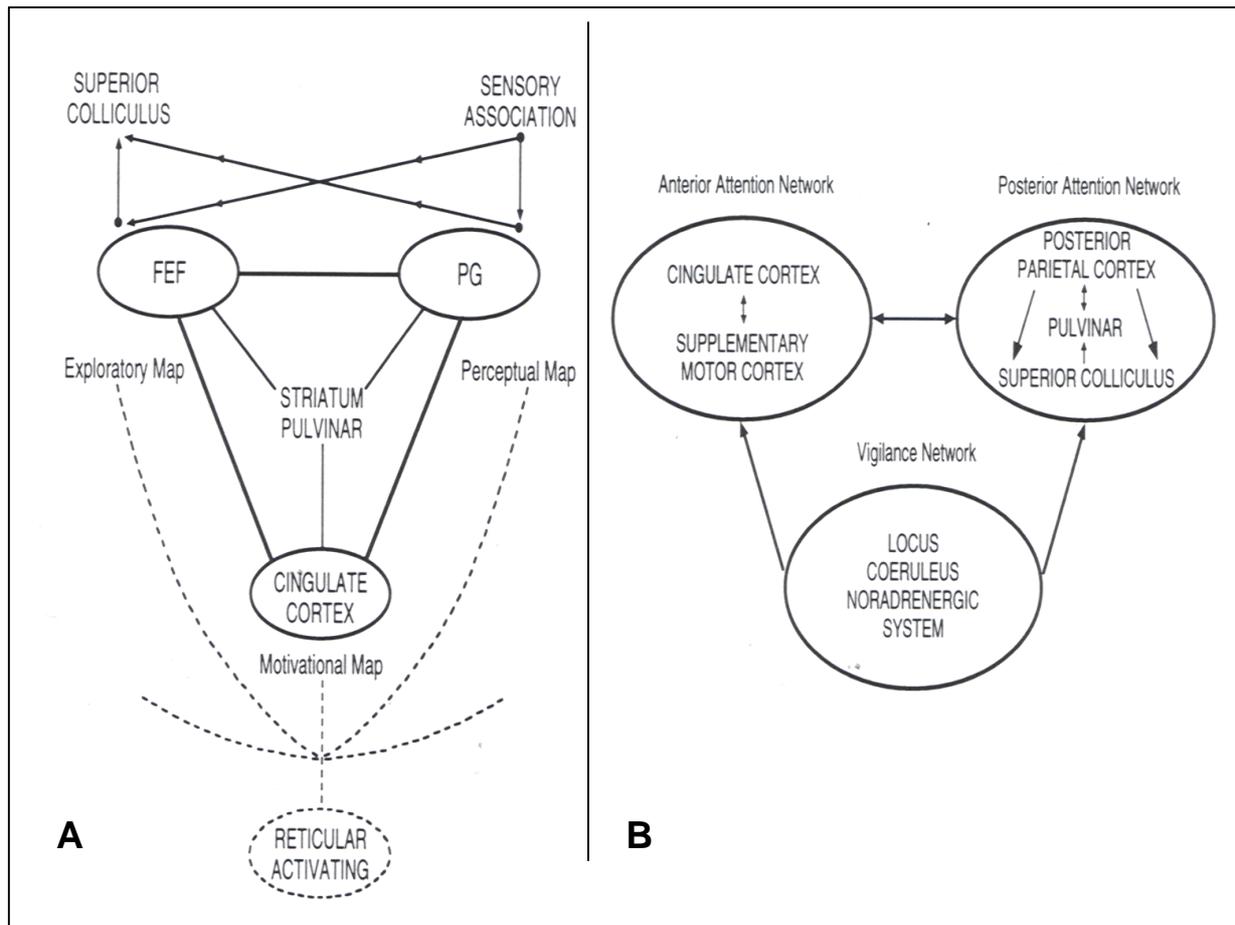


Abb.II.2.: Darstellung zweier neuroanatomisch basierter Modelle zur Aufmerksamkeitslenkung. A: Mesulam (1981); B: Posner (1990).

Der anteriore Bereich mit supplementär motorischem Areal und anteriorem Gyrus cinguli ist als Teil der sogenannten zentralen Exekutive (s.a. Baddeley, 1984; Shallice & Burgess, 1991) für die Detektion relevanter Ereignisse und der Planung geeigneter Verhaltensantworten wichtig. Für die Lenkung der Aufmerksamkeit ist dagegen der posteriore Bereich zuständig (Orientierungssystem). Innerhalb dieses Bereichs ist der posterior-parietale Cortex für das Loslösen der Aufmerksamkeit vom bisher attendierten Ort, die Colliculi superiores für die Verschiebung des

Aufmerksamkeitsfokus und das Pulvinar für das Binden der Aufmerksamkeit am neu attendierten Ort verantwortlich (Posner & Petersen, 1990).

Während diese Modell noch von einer einzelnen Repräsentation des Raums ausgeht, muß dieses Modell inzwischen weiter zwischen mehreren Raumrepräsentationen, die in retinotopen, kopf- bzw. körperzentrierten Koordinatensystemen operieren, differenziert werden (Rizzolatti & Camarda, 1987; Zipser & Anderson, 1988; O'Keefe, 1993; Graziano et al., 1994). Dabei scheint der Aufmerksamkeitsfokus in allen Raumrepräsentationen verschoben werden zu können.

Die Beteiligung obiger Areale wurden auch in fMRI und PET-Experimenten untersucht. Während der gewählte Versuchsaufbau und der damit verbundene Analyseansatz, das "Block-Design", vieler Experimente deren Aussagemöglichkeit beschränken, da zwischen hinweisreizbezogener und zielreizverarbeitungsbezogener Signaländerung nicht unterschieden wird (Nobre et al., 1997; Büchel et al., 1998, Corbetta & Shulman, 1998; Gitelman et al., 1999; Nobre et al., 2000; Vandenberghe et al., 2000), zeigen zwei fMRI-Studien (Hopfinger et al., 2000; Corbetta et al., 2001), welche die Daten ereigniskorreliert analysierten, daß im Vergleich von Hinweisreizen, die auf das rechte vs. das linke visuelle Hemifeld deuten, bei verdeckter Aufmerksamkeitslenkung, insbesondere der Lobus parietalis superior, das frontale Augenfeld im Gyrus frontalis medius und laterale Teile des Gyrus frontalis medius und inferior, sowie der Gyrus praecentralis und der Gyrus occipitalis medius moduliert werden. Außerdem werden auch der Gyrus fusiformis und occipitalis superior moduliert.

Zudem überlappten die kortikal aktivierten Regionen (Corbetta, 1998; Beauchamp et al., 2001) bei Augenbewegungen und verdeckter Aufmerksamkeitslenkung, ein aufgrund der Daten aus Verhaltensexperimenten unerwarteter Befund (s. insbesondere Reuter-Lorenz et al., 1992), der möglicherweise so interpretiert werden kann, daß die gleichen neuronalen Strukturen an kognitiv unterschiedlichen Prozessen beteiligt sind.

1.1.2.2.2. Zeitliche Korrelate der Verarbeitung von Hinweisreizen

Während die bisher dargestellten Befunde die an der Aufmerksamkeitslenkung beteiligten neuronalen Strukturen identifizierten, erhellten Befunde aus Studien, in denen ereigniskorrelierte Potentiale (EKP) analysiert wurden, sowie Studien, die Einzelzelleableitungen bei Affen analysierten, den zeitlichen Verlauf dieser

Verarbeitung. Die Befunde aus EKP-Studien zeigten dabei folgendes Bild: Bei einer Neuorientierung des Aufmerksamkeitsfokus' werden in einer ersten Phase ab 160 ms nach Beginn der Hinweisreizpräsentation EKPs an occipito-parietalen Elektroden kontralateral zum attendierten visuellen Hemifeld moduliert (Early Directing Attention Negativity (EDAN-Komponente); Harter et al., 1989; Eimer, 1993; Yamaguchi, 1994; Hopf & Mangun, 2000; Nobre et al., 2000), auf die bei 300 bis 800 ms eine Modulation an lateral-präfrontalen Elektroden folgte. Als zeitlich späte Komponente von 400 bis 850 ms wird eine Modulation an posterior-temporalen Elektroden beschrieben (Late Directing Attention Positivity (LDAP-Komponente), Hopf & Mangun, 2000). Dabei sind die hinweisreizbezogenen Modulationen der EKP-Komponenten nicht - wie bei visuellen Stimuli üblich - transient, sondern vielmehr langsame und langandauernde, tonische Veränderungen der EKP-Signale.

Das in den EKP-Studien gefundene Muster neuronaler Aktivierung unterstützt also ein Modell der Verarbeitung von Hinweisreizen, das mit einer Loslösung des Aufmerksamkeitsfokus von der bis dahin attendierten Struktur beginnt (EDAN, parietale Aktivierung). Darauf folgt eine Veränderung des Handlungsplans in lateral-präfrontalen Arealen, die wiederum zu einer Modulation in lateral-occipitalen Arealen führen. Bereiche des Occipitallappens werden demnach durch Aufmerksamkeitslenkung "top-down" moduliert, ein Befund der mit den oben dargestellten fMRI-Befunden konsistent ist.

Auch Einzelzelleableitungsbefunde bei Primaten zeigten, daß es in dem Zeitbereich zwischen Hinweisreiz und Verhalten zu Veränderungen neuronaler Antworten in den Colliculi superiores (Wurtz & Mohler, 1976a) in posterior-parietalen Gebieten (Yin & Mountcastle, 1977), in frontalen Gebieten (Goldberg & Bushnell, 1981) und in V4 (Fischer & Boch, 1981) kommt. Hingegen scheinen frühe visuelle Areale wie V1 und V2 nicht durch die Hinweisreize moduliert zu werden (Wurtz & Mohler, 1976b; Baizer et al., 1977). Während in vorigen Untersuchungen der Hinweisreiz auch der Zielreiz war, zu dem das Versuchstier eine Sakkade einleiten sollte, zeigen auch Ergebnisse von Experimenten mit verdeckter Aufmerksamkeitslenkung Modulationen in posterior-parietalen Arealen (Lynch et al., 1977; Robinson et al., 1978; Bushnell et al., 1981; Mountcastle et al., 1984; Colby et al., 1993; Steinmetz et al., 1994; Steinmetz & Constantinidis, 1995; Snyder et al., 1998). Die Modulationen weisen auf eine veränderte der Baseline-Feuerrate der modulierten Neuronen hin, wobei diese

Modulationsart der den im EKP gefundenen langsamen Modulationen zugrundeliegende neuronale Mechanismus sein könnte.

1.1.2.3. Zusammenfassung der Befunde zur Aufmerksamkeitslenkung

Die dargestellten Befunde ergeben folgendes Bild: Der Fokus der Aufmerksamkeit läßt sich willkürlich verschieben, wobei diese Verschiebung in drei Schritten vonstatten geht, die unterschiedliche neuronale Korrelaten haben. Bei der Aufmerksamkeitslenkung werden zunächst Areale des dorsalen Stroms moduliert, die ihrerseits die Aktivität in lateral-präfrontalen Arealen beeinflussen. Erst danach werden auch Areale des ventralen, objektverarbeitenden Stroms, wahrscheinlich durch ein hierarchisch abwärtsgerichtete Feedbacksignal aus frontalen Arealen moduliert.

1.1.3. Attentionale Modulation der Stimulusverarbeitung

1.1.3.1. Verhaltensexperimente

1.1.3.1.1. Attendierte Stimulusverarbeitung

Während Befunde aus Verhaltensexperimenten zur Aufmerksamkeitslenkung dafür sprechen, daß bestimmte ausgewählte Raumpunkte bevorzugt bearbeitet werden, wurde der Einfluß visuell-räumlicher Aufmerksamkeit auf die Stimulusverarbeitung dadurch erforscht, daß entweder die Anzahl und/oder die Eigenschaften irrelevanter Stimuli (Distraktoren) manipuliert wurden, da bei den oben beschriebenen Experimenten zur Aufmerksamkeitslenkung nicht zwischen dem Prozess der Aufmerksamkeitslenkung und attendierter Stimulusverarbeitung unterschieden werden kann. Die zugrundeliegende Vorstellung lautet, daß Stimuli innerhalb des Fokus von Aufmerksamkeit miteinander um begrenzte Verarbeitungsressourcen bzw. Verhaltensantworten "streiten" (response-competition; Eriksen & Eriksen, 1974; Desimone & Duncan, 1995; Duncan et al., 1997), und irrelevante Stimuli, je nach Komplexität der Stimuli und Aufgabe, dabei die Analyse des relevanten Zielreizes verhindern. Dabei gilt es Theorien zu unterscheiden, die eine frühe Unterdrückung irrelevanter Reize auf perzeptueller Ebene postulieren (z.B. Treisman, 1969; Yantis & Johnson, 1990), während andere von einer Selektion in postperzeptuellen Ebenen ausgehen (Duncan, 1980; Tipper & Driver, 1988). Modernere Modelle (Lavie & Tsal, 1994) kombinieren beide Ansätze und postulieren, daß der Selektionsfaktor von der perzeptuellen Belastung (perceptual load) in den Experimentalsituationen abhängt. Bei hoher perzeptueller Belastung wird auf perzeptueller Ebene selektiert, während

bei geringer Belastung erst auf späteren Ebenen selektiert werden muß (Fisher, 1982; Yantis & Jones, 1991; Kahnemann et al., 1992; Pylyshyn et al., 1994). Dabei scheint das visuelle System - zumindest bei räumlicher Überlagerung von Zielreiz und Distraktor - nicht nur relevante Eigenschaften des Zielobjekts, sondern auch dessen irrelevante Eigenschaften zu prozessieren (Blaser et al., 2000).

Auch in Experimenten zur visuellen Suche, die sich hinsichtlich der attentionalen Mechanismen bezüglich der Stimulusverarbeitung nicht von denen bei räumlich-visuellen Aufmerksamkeitsmechanismen unterscheidet (Treisman, 1985; Prinzmetal et al., 1986; Briand & Klein, 1987), wurde die attentional modulierte Stimulusverarbeitung untersucht. Dabei zeigte sich, daß Zielstimuli, die sich hinsichtlich einer Dimension, wie Form, Farbe, Bewegung oder Orientierung (Wolfe, 1999) von den Distraktoren unterscheiden, unmittelbar wahrgenommen werden, das sogenannte "Pop-out-Phänomen" (Treisman, 1985), während komplexere Stimuli, die erst durch Kombinationen einzelner Stimuluseigenschaften diskriminiert werden können, längere Entscheidungszeiten benötigen, wobei die Anzahl der Distraktoren proportional zur Reaktionszeit ansteigt (Feature integration theory, Treisman, 1988; Horowitz & Treisman, 1994).

Diese Befunde führten dazu, zwei getrennte Verarbeitungsarten anzunehmen, wobei eine parallele Verarbeitung, die u.a. Einzelfeatures analysiert, einer zeitlich späteren seriellen Verarbeitung vorausgeht (Neisser, 1967) und den zweiten seriellen Prozeß unterdrücken kann, wenn die parallele Verarbeitung zu einer erfolgreichen Diskrimination ausreicht. Dabei wird angenommen, daß diese erste parallele Verarbeitung Stimuli anhand ihrer Salienz kodiert, und in einer "Mastermap" (Treisman & Gelade, 1980) kodiert. Da diese perzeptuelle Salienz einen Einfluß auf die Stimulusverarbeitung hat, soll sie im folgenden detaillierter betrachtet werden.

1.1.3.1.2. Perzeptuelle Salienz

Was aber ist nun perzeptuelle Salienz genau ? Perzeptuelle Salienz bezeichnet das Phänomen, daß bestimmte Stimuli für den Beobachter leichter als andere wahrzunehmen sind. Ein Stimulus ist z.B. dann besonders salient, wenn er sich von den ihn umgebenden Distraktoren durch eine besondere Eigenschaft (Form, Farbe, Bewegungsrichtung) unterscheidet. Der Grund für diese Salienz könnte in den automatischen Verarbeitungsmechanismen des visuellen Systems, sogenannten "visuellen Verarbeitungsroutinen", liegen. Bei der Entstehung von perzeptueller Salienz können jedoch neben einfachen Stimuluseigenschaften auch komplexere

eine Rolle spielen. Schon in den gestaltpsychologischen Ansätzen (Rubin, 1915; Wertheimer, 1923) werden bestimmte Gestaltgesetze postuliert, die ohne selektive Aufmerksamkeit die aufgenommene visuelle Information segmentieren und gruppieren. Dazu gehören Gesetze der Nähe, der Kontinuität und der guten Gestalt und möglicherweise auch einer rudimentären präattentionalen Objektbildung (Duncan, 1980). In diesen Ansatz ist auch räumlich fokussierte Aufmerksamkeit integrierbar. Diese würde bestimmte Raumpunkte so modulieren, daß für das visuelle System die Salienz des dortigen Stimulus erhöht ist (Nakayama & Mackeben, 1989). Dafür spricht, daß unter den Bedingungen fokussierter Aufmerksamkeit Stimuli, die außerhalb dieses Fokus liegen, nur dann wahrgenommen werden können, wenn diese eine entsprechend hohe Salienz besitzen (Braun & Sagi, 1990). Moderne Theorien von Aufmerksamkeit gehen implizit davon aus (z.B. Tsotsos, 2001), daß Aufmerksamkeit nur dann gebraucht wird, wenn die perzeptuelle Salienz des Stimulus, die durch automatische Verarbeitungsmechanismen generiert wird, für die Verarbeitung nicht ausreichend ist. So könnten visuellen Routinen, die an der Generierung von Salienz beteiligt sind, möglicherweise mit fokussierter Aufmerksamkeit interagieren, z.B. bei einer großen räumlichen Nähe der Zielreize und Distraktoren, welche die erfolgreiche Anwendung automatischer Verarbeitungsroutinen verhindern könnte (Driver & Baylis, 1989; Harms & Bundesen, 1983; Kramer & Jacobsen, 1991; Baylis & Driver, 1992).

1.1.3.2. Anatomische und zeitliche Korrelate attendierter Stimulusverarbeitung

1.1.3.2.1. Zeitliche Korrelate attendierter Stimulusverarbeitung

Da rein an dem Verhalten orientierte Experimente zwar Hinweise bieten können, an welcher Stelle visuell-räumliche Aufmerksamkeit bei der Stimulusverarbeitung einsetzt, zumindest aber bei nur einem präsentierten Stimulus den Einfluß von Aufmerksamkeitslenkung und attentional modulierter Stimulusverarbeitung nicht auseinanderhalten können, boten erst Arbeiten in den 80er Jahren, die psychologische Versuchsdesigns mit der Messung ereigniskorrelierter Potentiale verbanden, die Möglichkeit, Zeitpunkt und ungefähren Ort der attentionalen Modulation zu ermitteln (Hillyard & Münte, 1984; Hillyard & Anllo-Vento, 1998).

Ein gebräuchlicher Versuchsaufbau bestand zunächst darin, daß Probanden nach der Darbietung von Hinweisreizen einfache Stimuli wie Balken an der attendierten Stelle detektieren und an anderen Stellen, meist im gegenüberliegenden Hemifeld

ignorieren mußten (Mangun & Hillyard, 1987). Die Ergebnisse dieser Untersuchungen zeigten für den Vergleich Attendieren vs. Ignorieren in beiden Hemisfeldern, daß die frühen visuellen Komponenten P1 und N1, gemessen über posteriore Elektroden in der Hemisphäre kontralateral zum attendierten Hemifeld, zwar in ihrer Amplitude, nicht aber in ihrer Topographie variieren (s. Abb.II.3.).

So werden die P1-Amplitude (80-120 ms nach Beginn der Stimuluspräsentation) als auch die N1-Amplitude verstärkt (Wijers et al., 1997; Hillyard & Mangun, 1987; Hillyard & Anllo-Vento, 1998). Zudem wurde keine Modulation der frühesten visuellen C1-Komponente festgestellt (Gomez Gonzales et al., 1995; Clark & Hillyard, 1996). Diese Befunde legen nahe, daß räumlich-visuelle Aufmerksamkeit auch bei einfachen Stimuli zu einer Veränderung neuronaler Antworten, dem sogenannten "sensorischen Gewinn", führen kann, deren Quellen im visuellen System zu suchen sind, wobei Ort und Zeitpunkt der Modulation für eine frühe Selektion sprechen. Die identische Feldtopographie für attendierte und ignorierte Bedingungen legen zudem nahe, daß visuelle Aufmerksamkeit die sensorischen Prozesse moduliert, ohne nicht-sensorische, rein attentionale Zusatzprozesse, die in einer veränderten Feldtopographie erkennbar sein müßten, zu benötigen.

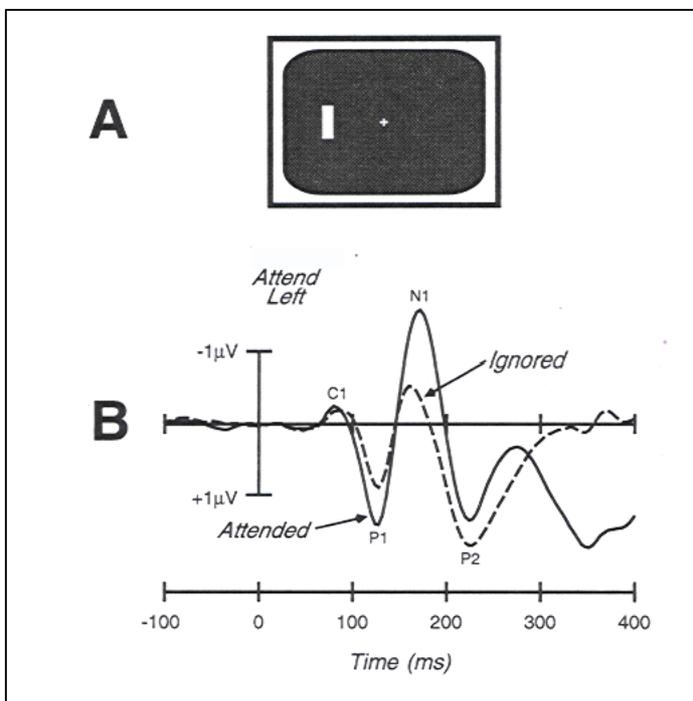


Abb.II.3.A: Stimuluskonfiguration einer Aufmerksamkeitsaufgabe mit Fixationspunkt und attendiertem unilateralem Stimulus.

B: Visuell evoziertes Potential an posteriorer rechtsseitiger Elektrode. Gezeigt werden zwei visuell evozierte Potentiale für Aufmerksamkeit-rechts und Aufmerksamkeit-links-Bedingung. Die attentionalen Effekte zeigen sich in den Amplitudenunterschieden der visuellen Komponenten P1, N1 und P2 (nach Luck & Girelli, 1998).

Die fehlende Modulation der C1-Komponente, deren Generatoren wahrscheinlich im primär visuellen Kortex liegen, scheinen dafür zu sprechen, daß Aufmerksamkeit erst extrastriäre Areale, nicht aber den primär visuellen Kortex (V1) moduliert.

Ein Kritikpunkt an den Arbeiten mit unilateraler Stimuluspräsentation ist jedoch, daß in der Bedingung, in der Stimuli im zu ignorierenden Hemifeld präsentiert werden, automatisch-unwillkürliche Aufmerksamkeitslenkung inhibiert werden muß, die verglichenen Bedingungen also möglicherweise unterschiedliche kognitive Prozesse reflektieren (Jonides, 1981; Posner & Cohen, 1984). Jedoch zeigten Experimente, in denen statt eines unilateralen ein bilaterales Stimulusdisplay benutzt wurde (Heinze et al., 1990; Luck et al., 1990), daß auch hier die P1-Amplitude durch Aufmerksamkeit verstärkt wurde, während die C1-Komponente nicht moduliert war. Lediglich die N1-Komponente wurde in diesen Experimenten im Gegensatz zu denen mit unilateralen Präsentationen nicht moduliert. Eine Reanalyse der P1- und N1-Komponente ergab, daß diese beiden Komponenten unterschiedliche Mechanismen markieren. Während der attentionale P1-Effekt für eine Faszilitation früher sensorischer Prozesse steht, deutet der N1-Effekt auf ein Reorientieren auf aufgabenrelevante Stimuli (Luck et al., 1990) nach irrelevanten Stimuli hin. Diese Reorientierung ist jedoch bei bilateralen Versuchsdesigns unnötig.

1.1.3.2.2. Anatomische Korrelate aufmerksamkeitsmodulierter Stimulusverarbeitung

Ereigniskorrelierte Potentiale in Kombination mit PET/fMRI (Heinze et al., 1994; Clark & Hillyard, 1996; Mangun et al., 1997; Woldorff et al., 1997; Mangun et al., 1998) lokalisierten die frühesten aufmerksamkeitsmodulierten visuellen Potentiale in extrastriären, fusiformen, bzw. lateral-occipitalen Arealen, während der primär visuelle Kortex nicht von dieser Modulation betroffen schien. Grundsätzlich zeigen die Ergebnisse aus PET- und fMRI- sowie Nahinfrarotimagingstudien, daß bei der attentional modulierten Stimulusverarbeitung visuelle Areale des dorsalen und ventralen Stroms beteiligt sind (Corbetta et al., 1993; Beauchamp et al. 1997; Gratton, 1997; Kastner et al., 1998, O'Craven et al., 1997; Rees et al., 1997; Corbetta et al., 2000; Hopfinger et al., 2000), wobei besonders die Areale, die relevante Stimuluseigenschaften kodieren, durch Aufmerksamkeit beeinflusst werden (Treue & Maunsell, 1996; Chawla et al., 1999).

Auch Einzelzelleableitungen an Affen zeigten eine attentionale Modulation in extrastriären Arealen (V4: Moran & Desimone, 1985). Jedoch nur, wenn sowohl Zielreiz wie auch Distraktor innerhalb eines rezeptiven Feldes lagen. Dabei zeigen Einzelzelleableitungen, daß die neuronale Antwort in Bereichen des ventralen Stroms

in den Arealen V2 (Reynolds et al., 1994), V4 (Chelazzi & Desimone, 1994; Luck et al., 1997) und inferotemporalen Arealen (Chelazzi et al., 1993/98) bei Diskrimination eines zu attendierenden Stimulus ansteigt, während sie bei zu ignorierenden Stimuli abfällt. Ein attentional modulierter Signalanstieg wird sowohl bei Orientierungs- (Spitzer et al., 1988; Connor et al., 1996) als auch bei Farb- (Motter et al., 1994a/b) und Bewegungsdiskriminationsaufgaben (Treue & Maunsell, 1996) festgestellt. Weitere Modulationen wurden auch im frontalen Augenfeld (Schall & Hanes, 1993; Schall et al., 1995) und in den Colliculi superiores festgestellt (Goldberg & Wurtz, 1972)

Dabei interagieren im visuellen System attentionale Modulation und sensorische Verarbeitung, wobei die Top-down-Modulationen keineswegs nur räumlicher Natur sein müssen. Diese Effekte einer neuronalen Signalverminderung wurden bei Stimuli, die im inferotemporalen Kortex im identischen rezeptiven Feld repräsentiert sind, in Makaken nachgewiesen (Rolls & Tovee, 1995).

Desimone (Desimone & Duncan, 1995) postulierte aufgrund dieser neurophysiologischen Befunde ein "biased-competition"-Modell, in dem relevante und irrelevante Stimuli um Verarbeitungsressourcen kämpfen (s.o. response-competition). Der die Konkurrenz gewinnende Prozess wird dann weiterverarbeitet, d.h. perzipiert. Diese Theorie der Konkurrenz war dabei ursprünglich auf das ventrale visuelle System begrenzt, und unterschied sich aufgrund ihrer Betonung der Konkurrenz der Verarbeitung von Stimuluseigenschaften von rein räumlich basierten Verarbeitungsmodellen (Desimone, 1998; Duncan, 1998). Neuere Befunde deuten jedoch auch auf eine Beteiligung des dorsalen Strahms hin (Treue & Maunsell, 1996; Colby, 1998).

Ein bisher nicht aufgeklärter Unterschied zwischen den Befunden aus Studien mit menschlichen Versuchspersonen gegenüber Affen existiert jedoch: Während attentionale Effekte bei ersteren mittels EKP, PET und fMRI auch dann nachgewiesen wurden, wenn Zielreize und Distraktoren nicht identische rezeptive Felder stimulierten, wurden diese attentionale Modulationen bei Affen nur bei überlappenden kortikalen Repräsentationen der einzelnen Stimuli festgestellt (Moran & Desimone, 1985; Luck et al., 1997; Desimone, 1998).

1.1.3.3. Zusammenfassung der Befunde zur attendierten Stimulusverarbeitung

Aus den bisherigen Untersuchungen ergibt sich folgendes Bild bei attentional modulierter Stimulusverarbeitung: Extrastriäre Areale des dorsalen und ventralen Stroms können bei visuellen Prozessen attentional moduliert werden. Diese Modulation beginnt ca. 80 ms nach Stimuluspräsentation in den Bereichen, die auch den Stimulus direkt verarbeiten. Dabei moduliert visuelle Aufmerksamkeit also die visuelle Verarbeitung in posterioren Kortexarealen, ohne die neuronalen Antworten in zusätzlichen Hirnregionen anzuregen. Es scheint also kein selbständiges neuronales Substrat von Aufmerksamkeit außerhalb der stimulusverarbeitenden Areale im visuellen System zu existieren. Zudem scheint die früheste visuelle Verarbeitung in V1 von Aufmerksamkeit nicht beeinflusst zu sein. Hier werden lediglich automatische visuelle Routinen prozessiert. Dabei hängt Aufmerksamkeit von der perzeptuellen Salienz bzw. Komplexität der Stimuli ab, und bestimmte saliente Reize können auch ohne Aufmerksamkeit erkannt werden, während weniger saliente der Aufmerksamkeit bedürfen. Nicht geklärt ist bisher, ob attentional modulierte Stimulusverarbeitung Rauminformationen bevorzugt behandelt, oder ob auch nichträumliche Stimuluseigenschaften unabhängig von der Rauminformation selektiv moduliert werden können.

1.1.4. Die Rolle des primär visuellen Kortex bei visuell räumlicher Aufmerksamkeit

Sowohl aus dem Ansatz einer Antwortkompetition innerhalb eines rezeptiven Feldes (Desimone & Duncan, 1995), als auch aus neuroanatomische Annahmen, daß V1 nur die eine Funktion besitzt, nämlich visuelle Informationen weiterzuleiten (Luria, 1973), und aus Befunden aus EKP-Ableitungen (Clark & Hillyard, 1996), mußte die Schlußfolgerung gezogen werden, daß der primär visuelle Kortex nicht attentional moduliert werden kann. Der Antwortkompetitionsansatz kommt dabei zu diesem Schluß aufgrund geringer Größe der rezeptiven Felder in V1, die schon bei unwillkürlich auftretenden Augenbewegungen nicht mehr den gleichen Ausschnitt des visuellen Feldes kodieren. Der neuroanatomische Ansatz hingegen postuliert diesen Umstand, der jedoch durch EKP-Befunde gestützt zu werden scheint. Diese Vorstellung läßt sich zudem in entsprechende Aufmerksamkeitstheorien integrieren, die davon ausgehen, daß erst nach einer automatisch erfolgenden perzeptuellen Analyse kontrollierte attentionale Prozesse beginnen (Neisser, 1967), perzeptuelle

Prozesse dagegen "kognitiv impenetrabel" sind (Fodor, 1983). Implizit in dieser Theorie ist allerdings die Grundidee enthalten, daß das visuelle System Informationen nur von hierarchisch niedrigeren zu höheren Arealen weiterleitet. Die Objekterkennung wird dabei von Neuronenpopulationen im inferotemporalen Kortex geleistet, die komplexe Stimuluseigenschaften kodieren (z.B. Tanaka, 1991) Gegen diese simplen feedforward-Theorien sprechen jedoch die massiven Feedbackprojektionen im visuellen System (Budd, 1998; Salin & Bullier, 1995). Zudem scheint der primär visuelle Kortex ein gut geeigneter Ort für jedwede Art von Selektion, da durch ihn alle visuellen Informationen weitergeleitet werden und er zudem die höchste räumliche Auflösung im visuellen System besitzt (Zilles & Rehkämper, 1998). Neuere Befunde, die im folgenden dargestellt werden, zeigen, daß das neuronale Antwortverhalten des primär visuellen Kortex' durch räumliche Aufmerksamkeit moduliert werden kann, auch wenn die genaue Rolle des primär visuellen Kortex bei räumlicher Aufmerksamkeit immer noch kontrovers diskutiert wird (Posner & Gilbert, 1999; Sengspiel & Huebener, 1999).

1.1.4.1. Methoden zur Untersuchung des primär visuellen Kortex

Bevor jedoch auf die Ergebnisse einzelner Untersuchungen eingegangen wird, sollen zunächst die verschiedenen Meßmethoden neuronaler Signale und ihre Vor- und Nachteile dargestellt werden, um so die darauffolgenden Ergebnisse differenzierter beurteilen zu können. Dabei unterscheiden sich diese Methoden aufgrund ihres zeitlichen und räumlichen Auflösungsvermögen und der Invasivität.

1.1.4.1.1. Einzelzelleableitungen

Dieses Verfahren besitzt die höchste zeitliche und räumliche Auflösung. Mittels intracranialer Elektroden (Durchmesser 1 μ) können selektiv die Feuerraten einzelner Neurone abgeleitet werden (Motter, 1998). Dabei gilt zu beachten, daß das Zeitintervall zwischen zwei Aktionspotentialen nicht absolut festgelegt ist, oder gar einer Art Morsecode folgt, sondern eine hohe Variabilität aufweist (Perkel et al., 1967). Daher wird meist über viele Messungen gemittelt und ein Peristimulushistogramm der Aktionspotentiale pro Sekunde (Abb. I.4.) für jede gemessene Zelle erstellt. Dieses Verfahren hat den Vorteil, daß hier direkt die neuronale Aktivität zeitlich hochaufgelöst an Einzelzellen gemessen werden kann. Die dafür in Kauf genommenen Nachteile sind jedoch, daß dieses Verfahren invasiv, und damit größtenteils auf Tierversuche beschränkt ist.

Zudem wird immer nur ein kleiner Ausschnitt der relevanten Areale betrachtet, da selten mehr als einige Elektroden in den relevanten Arealen plaziert werden können.

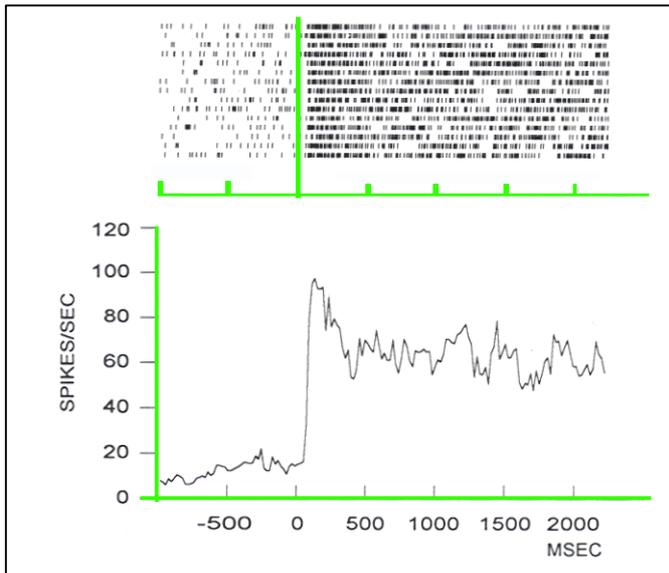


Abb.II.4.: Darstellung einer Einzelzellableitung (Motter, 1998, S.67). Oben: Scatter-Plot. Unten: Peristimulushistogramm.

Somit kann ein solches Verfahren zwar zeitlich und räumlich präzise Auskunft über die Stimulusverarbeitung in einzelnen Neuronen geben, aber über systemische Effekte der Stimulusverarbeitung nur bedingt Aussagen treffen. Zudem sind invasive Studien bei Primaten ethisch zumindest bedenklich.

1.1.4.1.2. Ereigniskorrelierte Potentiale/Magnetfelder (EKP/EKMF)

Diese Methoden können zeitlich hochaufgelöst Spannungsverteilungsveränderungen bzw. Magnetfeldänderungen an der Kopfoberfläche mittels Elektroden bzw. Magnetometern oder Gradiometern detektieren. Werden nun diese kontinuierlich gemessenen Signale im Bezug zu einem auftretenden Stimulus gemittelt, ergibt sich ein typisches evoziertes Potential bzw. Magnetfeld. Während diese Methoden also zeitlich hochaufgelöst (Millisekundenbereich) und nichtinvasiv sind, sind sie gleichzeitig räumlich niedriger aufgelöst. Zudem reflektiert die gemessene Spannungsveränderung bzw. Magnetfeldveränderung im Gegensatz zu Einzelzellableitungen keine Veränderung der Anzahl von Aktionspotentialen, sondern stellt eine Veränderung dendritischer postsynaptischer Potentiale pyramidaler Zellen in den Laminae III-V dar (Silva et al., 1991). Diese Potentiale haben zwar eine geringere Spannungsveränderung, halten dafür jedoch länger an und haben eine räumlich weitere Verteilung als Aktionspotentiale (Gevins, 1998).

Analysemethoden dieser Signale können zunächst in einer statistischen Analyse der ereigniskorrelierten Potentialänderungen an Einzelelektroden bzw. Magnetfeld-

sensoren bestehen. Eine Lokalisation der neuronalen Generatoren dieser Änderungen ist insofern schwierig, als die gemessene Feldverteilung eine zweidimensionale Projektion von im dreidimensionalen Raum befindlichen neuronalen Generatoren darstellt. Dadurch ist eine genaue Quellenlokalisierung aus EKP-Spannungsverteilungen allein nicht möglich, da zu jedem gemessenen Feld nahezu unendlich viele Lösungsmöglichkeiten, die Anzahl, die Lokalisation und die Ausrichtung der neuronalen Generatoren betreffend (Helmholtz, nach Gevins et al., 1994), vorhanden sind.

Um diese Anzahl von Lösungsmöglichkeiten einzuschränken, müssen nun mehrere Modellannahmen getroffen werden, um einzelne neuronale Generatoren zu bestimmen. Die erste Modellannahme besagt, daß die Summe der Einzelneurone, die ein dipolares Feld generieren, zu einem Summendipol aufaddiert werden können. Zudem werden meist auf neurophysiologische Überlegungen gründende Einschränkungen der Lokalisation des Dipols getroffen.

In modernen Quellenanalysen werden meist Modelldipole auf die Feldverteilungen angepaßt, indem eine Anpassungsgüte zwischen einem modellierten Feld mit hypothetischen Dipolen und dem gemessenen Feld berechnet wird, und die Anpassungsgüte dabei mit unterschiedlichen Verfahren (z.B. kleinste Fehlerquadrate) maximiert wird. Dabei wird der Volumenleiter, d.h. der Kopf des Probanden nicht mehr als homogen aufgefaßt, sondern individuell für die Versuchsperson anhand anatomischer Magnetresonanzaufnahmen des Kopfes in unterschiedliche Bereiche (Knochen, Liquor, graue Substanz) mit verschiedener Leitfähigkeit unterteilt (Boundary-element-Modell: Hämäläinen, 1987; Crouzeix et al., 1999).

Die so berechneten Dipollokalisierungen aus EKP-Spannungsverteilungen liegen nach Gevins et al. (1994) in einem Radius von 2 cm um den neuronalen Generator.

Dagegen scheinen ereigniskorrelierte Magnetfelder für die Volumenleiterdifferenzen weniger anfällig zu sein und führen so zu einer präziseren Dipollokalisierung mit einem Fehler von etwa 1 cm (Crouzeix et al., 1999). Zudem bilden die Magnetometer des MEGs bevorzugt die tangentialen Quellen ab (Fuchs et al., 1998), während EEG-Ableitungen sowohl tangentiale wie radiale Quellen abbilden. Durch eine Kombination der Ergebnisse aus EKP-Dipolmodellierungen und EKMF-Dipolmodellierungen kann daher die Güte der Lokalisationsschätzung weiter erhöht werden (Fuchs et al., 1998).

Wie kann nun eine V1-Aktivierung im EKP bzw. EKMF trotz der schlechten räumlichen Auflösung nachgewiesen werden? Eine Möglichkeit entsteht durch die anatomische Form des primär visuellen Areals, das in der calcarinen Fissur lokalisiert ist: Innerhalb des primär visuellen Areals einer Hemisphäre wird der untere visuelle Quadrant des kontralateralen visuellen Hemifelds in der oberen Lippe repräsentiert, während der obere Quadrant in der unteren Lippe retinotop repräsentiert ist. Eine visuelle Stimulation sollte somit zu einer Polaritätsumkehr je nach stimuliertem Quadranten an posterioren Elektroden führen. Zudem sollte eine Modulation innerhalb der ersten 100 ms nach visueller Stimulation zu beobachten sein. Diese frühe Polaritätsumkehr ist in der Tat berichtet worden (z.B. Clark & Hillyard, 1996), wobei diese Komponente entweder "C1" oder "NP80" genannt wird (Abb.II.5.). Dabei steht die C1 für die erste (=1) zentral(=C) beobachtbare Komponente, während NP80 für eine negative bzw. positive Komponente (je nach stimuliertem Quadranten) bei 80 ms nach visueller Stimulation steht. Dabei scheint sich als gebräuchlicher Terminus C1-Komponente durchzusetzen, der auch im folgenden benutzt werden soll.

Prinzipiell scheinen also auch EKP und EKMF trotz ihrer eigentlich groben räumlichen Auflösung in der Lage zu sein, Aktivierungen des primär visuellen Kortex nachzuweisen. Inwieweit sie jedoch in der Lage sind, subtile attentionale Modulationen zu detektieren, ist bisher noch nicht geklärt.

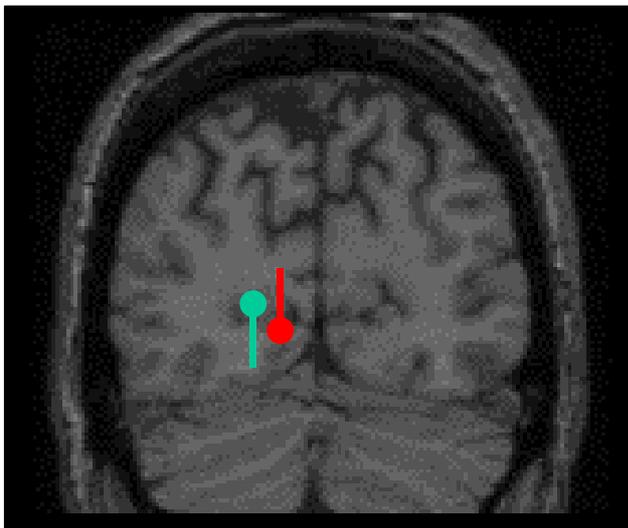


Abb.II.5.: Schematische Darstellung der Dipole, die durch visuelle Stimulation des oberen (rot) und unteren (grün) kontralateralen Quadranten im primär visuellen Kortex evoziert werden.

1.1.4.1.3. Funktionelle Kernspintomographie (fMRI)

Die funktionelle Kernspintomographie ist ein räumlich hochauflösendes (3 mm) aber zeitlich niedrig auflösendes Verfahren, das die neuronale Aktivität nur indirekt messen kann. Bei diesem Verfahren werden die Auswirkungen des Verhältnis von Oxy- bzw. Desoxyhämoglobin in den Kapillaren und Venolen des Gehirns gemessen,

wobei der Signalanstieg den paradoxen Effekt einer höheren Oxyhämoglobinkonzentration in aktivierten Arealen benutzt (z.B. Menon & Kim, 1999). Dabei reflektiert dieses BOLD-Signal (BOLD= blood oxygenation level dependent) höchstwahrscheinlich eher die Aktivierung excitatorischer als inhibitorischer Neurone (Waldvogel et al., 2000). Da dieses Verfahren letztlich Blutflußveränderungen mißt, ist das gemessene Signal relativ träge und variiert im Sekundenbereich. Aufgrund dieser Trägheit konnte lange Zeit keine ereigniskorrelierte Analyseverfahren entwickelt werden, da die Separation der Einzelsignale nicht möglich war. Deshalb wurde in bestimmten Zeitintervallen, sogenannten 'Blöcken', stimuliert, während in anderen Zeitintervallen eine Kontrollbedingung präsentiert wurde. Danach wurden diese Blöcke miteinander verglichen (Blockanalyse, Abb.II.6.), wobei die Einzelereignisse innerhalb dieser Blöcke nicht unabhängig analysiert wurden (Bandettini et al., 1993).

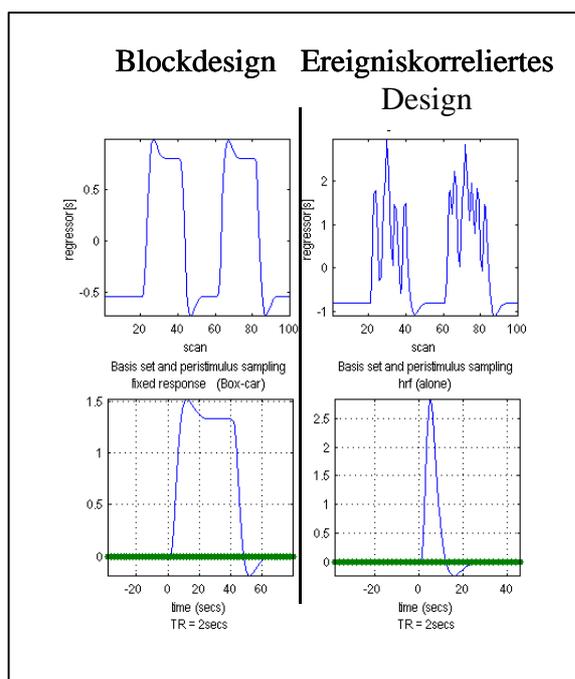


Abb.II.6.: Beispiele unterschiedlicher Analysemethoden: links: Blockanalyse, rechts ereigniskorrelierte Analyse. Oben: Modellregressor, der mit den Signalverläufen in den Daten verglichen wird. Unten: Zugrundeliegende Modellfunktion. Links: Box-car-Funktion, rechts: kanonische hämodynamische Antwortfunktion.

Seit 1997 existieren jedoch auch Analyseverfahren, mit denen die fMRI-Daten ereigniskorreliert ausgewertet werden können (Burock et al., 1998; Friston et al., 1998). Dabei unterscheiden sich diese Verfahren in den modellierten Vorannahmen: Während das Verfahren von Burock et al. keine Vorannahmen über das gemessene Signal trifft, wird in dem Verfahren von Friston et al. (1998) ein kanonisches Modell-Signal angenommen, das mit den gemessenen Daten verglichen wird (Abb.II.6., rechts unten).

Bisher können dabei Experimentaldesign mit einem minimalen Interstimulusintervall von 500 ms (Burock et al., 1998) bzw. 2 Sekunden (Friston et al., 1998) analysiert werden. Zudem können mit der Kernspintomographie die Grenzen früher, retinotop organisierter visueller Areale vermessen werden (Serenio et al., 1995) und so fMRI-Aktivierungen den einzelnen visuellen Arealen zugeordnet werden.

Da die funktionelle Kernspintomographie jedoch ein räumlich hochauflösendes Verfahren ist, besteht hier ein Problem der Gruppenanalysen aufgrund der interindividuellen anatomischen Variabilität, die auch nach Hirnstruktur-normalisierungsverfahren nicht vollständig aufgehoben wird (Rademacher et al., 1995; Hasnain et al., 1998). Daher erscheint eine probandenbasierte Analyse bei eng umschriebenen Arealen wie V1 nötig. Prinzipiell jedoch ist die funktionelle Kernspintomographie aufgrund ihrer hohen räumlichen Auflösung ein geeignetes Verfahren, um mögliche attentionale Modulationen des primär visuellen Kortex beim Menschen nichtinvasiv zu untersuchen.

1.1.4.1.4. Bewertung der einzelnen Meßverfahren und Möglichkeiten ihrer Integration

Grundsätzlich scheint fMRI ein geeignetes Verfahren zu sein, um die Beteiligung von V1 an kognitiven Prozessen räumlich exakt zu bestimmen. MEG scheint dagegen aufgrund einer höheren räumlichen Präzision als EEG besser als letzteres dazu geeignet, die zeitliche Struktur bestimmter kognitiver Prozesse zu analysieren. Welches Meßverfahren jedoch konkret gewählt wird, hängt nicht nur von den technischen, sondern auch von inhaltlichen Faktoren ab. Für die Analyse von Zeitstrukturen kognitiver Prozesse beim Menschen sind EEG und MEG auch heute unverzichtbar.

Aufgrund des unterschiedlichen räumlichen und zeitlichen Auflösungsvermögen von EKP/EKMF und fMRI scheint es somit sinnvoll, nicht nur ein Verfahren bei der Untersuchung aufmerksamkeitsmodulierter Prozesse zu benutzen, sondern diese Verfahren zu kombinieren. Dabei können zwei unterschiedliche Wege eingeschlagen werden. In einem indirekten Verfahren werden die mit den unterschiedlichen Meßverfahren gemessenen Daten unabhängig voneinander analysiert und erst in einem zweiten Schritt auf ihre räumliche Übereinstimmung überprüft (Luck et al., 1997, Luck, 1999). In einem direkten Verfahren werden lokale Aktivierungsmaxima, die in der Analyse von fMRI-Daten generiert wurden, als Lokalisationen für neuronale Quellen in EKP-/EKMF-Analysen vorgegeben (Dale & Halgren, 2001). Welche

Integrationsart ist nun vorzuziehen ? Wie oben dargestellt, reflektieren die Signale der einzelnen Meßverfahren unterschiedliche Aspekte neuronaler Signale. Daher scheint es sinnvoll, zunächst den indirekten Weg zu wählen, und mögliche räumliche Übereinstimmungen von Dipollokalisierungen der EKP- und EKMF-Analyse und lokale Aktivierungsmaxima der fMRI-Analyse erst nach einer von den anderen Verfahren unabhängigen Analyse zu überprüfen.

1.1.4.2. Befunde zur attentionalen Modulation im primär visuellen Kortex

Nachdem nun Vor- und Nachteile der einzelnen Meßverfahren diskutiert wurden, sollen nun Befunde, die mit den oben dargestellten Verfahren eine Beteiligung des primär visuellen Areals an räumlicher Aufmerksamkeit zeigten, vorgestellt werden:

1.1.4.2.1. Einzelzelleableitungsbefunde attentionaler Modulation im primär visuellen Kortex

Eine Studie, die neuronale Signale aufmerksamkeitsmodulierter Stimulusverarbeitung mittels Einzelzelleableitungen bei Makaken (*macaca mulatta*) untersuchte (Motter, 1993), fand eine attentionale Modulation in V1-Neuronen. Dabei schien es eine besondere Rolle zu spielen, wieviele Distraktoren um den Zielreiz herum gezeigt wurden. Nur bei einer schweren Diskrimination aufgrund vieler, dem Zielreiz räumlich naher Distraktoren konnte diese Modulation gezeigt werden.

In den darauffolgenden Jahren bestätigten weitere Tierstudien, daß räumliche Aufmerksamkeit tatsächlich die neuronalen Antworten in V1 modulieren kann, besonders in Diskriminationsaufgaben, in denen ein Zielreiz zwischen Distraktoren zu finden ist (Roelfsema et al., 1998; Vidyasagar, 1998; Ito & Gilbert, 1999; McAdams & Maunsell, 1999). Dabei ist zu beachten, daß diese Modulation in den meisten Studien zu einem relativ späten Zeitpunkt (80-100 ms) beobachtet wurde, was die Vermutung nahelegt, daß diese Modulation durch ein Feedback von höheren visuellen Arealen ausgelöst wird (Vidyasagar, 1999). Weitere Evidenz dafür lieferte eine Studie von Metha et al. (2000a/b), bei der Affen abwechselnd auditorische und visuelle Aufmerksamkeitsaufgaben bearbeiten mußten. Bei den visuellen Aufgaben war festzustellen, daß V4 im Zeitbereich von 100-300 ms attentional moduliert wurde, V1 jedoch erst ab ca. 200-400 ms - ein Befund, der in die oben zitierten EKP-Befunde, die keine Modulation der C1-Komponente fanden, die höchstwahrscheinlich in V1 generiert wird, integrierbar ist.

1.1.4.2.2. Befunde attentional modulierter neuronaler Signale im primär visuellen Kortex beim Menschen

Während seit 1993 Befunde von Einzelzelleableitungen bei Affen publiziert worden sind, die auf eine Beteiligung von V1 an attentionalen Prozessen hinweisen, wurden dazu kongruente Befunde bei Untersuchungen mit menschlichen Probanden erst später in fMRI-Untersuchungen berichtet (Worden et al., 1996). Inzwischen können auch beim Menschen die Grenzen retinotoper Areale mittels funktioneller Kernspintomographie exakt bestimmt werden (z.B. Sereno et al., 1995). Mit diesem Kartierungsverfahren kann nun auch die attentionale Modulation einzelner visueller Gebiete während der Stimulusverarbeitung exakt nachvollzogen werden. Die Beteiligung von V1 und weiterer retinotoper Areale an aufmerksamkeitsbezogenen Prozessen konnte mit dieser Methode nachgewiesen werden (Tootell et al., 1998; Brefczynski & DeYoe, 1999; Gandhi et al., 1999; Martinez et al., 1999; Somers et al., 1999; Martinez et al., 2001). Dabei glichen sich alle Studien dahingehend, daß in ihnen Stimuli an einer Stelle des visuellen Feldes diskriminiert werden mußten, während andere Stellen ignoriert werden sollten. Verglichen wurden in diesen Fällen attendierte mit nichtattendierte Bedingungen bei identischer physikalischer Stimulation. Die V1-Modulationen in den oben erwähnten Studien traten dabei bei unterschiedlichen Diskriminationsaufgaben wie Linienorientierungsbeurteilung (Tootell et al., 1998), Bewegungsdiskrimination (Gandhi et al. 1999), Rotationsrichtungsdiskrimination (Somers et al., 1999), kombinierte Farborientierungsdiskrimination (Brefczynski & DeYoe, 1999) und Form/Buchstabendiskrimination auf (Worden et al., 1996; Martinez et al., 1999; Martinez et al., 2001).

Weitere Studien, die auch eine Modulation in V1 zeigten, erzielten ihre Ergebnisse durch einen einfachen Aufgabe-Baseline-Vergleich (Shulman et al., 1997; Büchel et al., 1998; Watanabe et al., 1998a; Watanabe et al., 1998b; Jäncke et al., 1999). Daher ist bei letzteren Studien nicht auszuschließen, daß die beobachteten Modulationen in V1 durch einen generellen und keinen selektiven Aufmerksamkeits-effekt zustande kamen.

Weiterhin wurde in allen bisherigen fMRI-Studien eine attentionale Modulation in den Bereichen striärer und extrastriärer retinotoper Areale, die auch bei passivem Sehen des identischen Stimulus' aktiviert wurden, berichtet (Kastner et al., 1998; Tootell et al., 1998; Brefczynski & DeYoe, 1999; Martinez et al., 1999; Somers et al., 1999; Martinez et al., 2001). Diese Befunde sprechen im Einklang mit oben dargestellten EKP-Befunden dafür, daß der Mechanismus räumlicher Aufmerksamkeit die

neuronalen Antwort in eben den Bereichen des visuellen Kortex erhöht, in denen der attendierte Stimulus verarbeitet wird. Zusammen mit Studien, die zeigen konnten, daß in Hemisphären, die das nichtattendierte Hemifeld repräsentieren, die stimulusverarbeitenden kortikalen Regionen so unterdrückt werden (Tootell et al., 1998; Smith et al., 2000), daß neurale Antworten noch unter denen von sensorischer Stimulation liegen, unterstützen diese Studien die Sichtweise, daß Aufmerksamkeit über zwei neuronale Mechanismen wirken kann: Faszilitation in attendierten Gebieten und Suppression in nichtattendierten Gebieten.

Nicht erkennbar ist in diesen Kernspinstudien, die mittels Blockanalysen ausgewertet wurden, jedoch, ob die V1-Modulation durch die attentional modulierte Verarbeitung sensorischer Reize zustande kommt, oder ob sie durch stimulusunabhängige tonische Veränderungen in Baseline-Feuerraten aufgrund des Hinweisreizes entsteht.

Dabei wurden bisher in fMRI-Untersuchungen, welche die Modulation von V1 durch Aufmerksamkeitslenkung durch Hinweisreize explizit untersuchten, keine konsistenten Befunde erzielt. Eine fMRI-Studie zeigte keine V1-Modulation bei räumlich-visueller Aufmerksamkeitslenkung (Hopfinger et al., 2000), während eine zweite in einer Subpopulation der Stichprobe V1-Modulationen fand (Kastner et al., 1999). Eine dritte Studie mit einer Stimulusdetektionsaufgabe nahe der Wahrnehmungsschwelle fand dagegen eine V1-Modulation in allen teilnehmenden Probanden (n=3; Ress et al., 1999).

Eine weitere Studie (Martinez et al., 1999) kombinierte Befunde aus einer EKP- und fMRI-Untersuchung, in denen das identische experimentelle Design benutzt wurde. Während die fMRI-Befunde eine deutliche V1-Modulation durch selektive Aufmerksamkeit zeigen konnte, wurde in den EKP-Befunden keine frühe V1-Modulation festgestellt. Ein Grund für das Fehlen einer V1-Modulation bei Martinez et al. könnte allerdings die Art der Stimulation gewesen sein, da die Stimuli auf dem horizontalen Meridian plaziert waren. Diese Plazierung könnte zu einer Verdeckung von V1-Effekten geführt haben, da sich die Repräsentationen des oberen und unteren visuellen Quadranten der kontralateralen Gesichtsfeldhälfte in der unteren und oberen Lippe der calcarinen Fissur gegenüberliegen und sich die entstandenen Feldverteilungen dadurch gegeneinander aufgehoben haben könnten (Abb.II.5.). Eine weitere Möglichkeit wäre, daß das EKP zu unsensitiv ist, um aufmerksamkeitspezifische Modulationen der C1-Komponente zu messen.

1.1.4.3. Visuelle Verarbeitungsroutinen in V1

Um die Rolle des primär visuellen Kortex bei der Erzeugung von Stimulussalienz und die in V1 wirkenden Mechanismen räumlicher Aufmerksamkeit besser zu verstehen, sollen zudem die bisher bekannten Verarbeitungsroutinen in V1 dargestellt werden, um auf eine möglicherweise durch diese Verarbeitungsroutinen entstehende perzeptuelle Salienz, die durch visuelle Aufmerksamkeit möglicherweise moduliert werden kann, zu schließen:

Zunächst ging man von einem Modell des primär visuellen Kortex aus, in dem einzelne Neurone mit unterschiedlichen Orientierungspräferenzen in Kolumnen angeordnet sind, die bestimmte Ausschnitte des visuellen Feldes repräsentieren (z.B. Hubel & Wiesel, 1968). Weitergehende Untersuchungen ergaben jedoch, daß Stimuli, die außerhalb des rezeptiven Felds (RF) einzelner Neurone präsentiert wurden, die neuronalen Antworten in diesen Zellen modulieren (Hubel & Wiesel, 1965; Jones, 1970; Bishop et al., 1971; Nelson & Frost, 1978). Dabei kann die Größe der integrativen Felder (IF), der Bereich des visuellen Feldes außerhalb des klassischen RF, der zu einer Veränderung des Antwortverhaltens des vermessenen Neurons führt, das Zwei- bis Fünffache der rezeptiven Feldgröße betragen (Li & Li, 1994). Diese sogenannten Kontexteffekte können je nach Stimuluskonfiguration zu einer Verstärkung oder einer Abschwächung der Feuerrate führen (z.B. Nelson & Frost, 1978). So konnte gezeigt werden, daß eine identische Linienorientierung von Stimuli innerhalb und außerhalb des RFs eines Neurons zu einer Verminderung seiner Feuerrate führt (Knierim & vanEssen, 1992; Kastner et al., 1997/99b; Nothdurft et al., 1999), während eine orthogonale Orientierung der Stimuli außerhalb des RFs zu einer Erhöhung der Feuerrate des vermessenen Neurons führte (Kastner et al., 1997/99b). Was aber verbindet diese neuronalen Feuerraten mit perzeptueller Salienz? Verhaltensexperimente zeigten, daß, bei Linienorientierungsdiskriminationsaufgaben mit einem von weiteren Linien umgebenden Zielreiz, dieser schneller bearbeitet wird, wenn umgebenden Linien orthogonal orientiert waren als wenn die Linien parallel zum Zielreiz orientiert waren (Knierim & van Essen, 1992; Zenger et al., 2000). Prinzipiell werden diese Zielreiz-Distraktor-Konfigurationen als Orientierungskontrast beschrieben, wobei diese Befunde im Rahmen des "Pop-out-Phänomens" erklärt werden. Dies erklärt auch Befunde, die berichteten, daß eine Linienorientierungsdiskrimination nur im orthogonalen Kontext sogar außerhalb des Aufmerksamkeitsfokus erfolgreich durchgeführt wird (Braun & Sagi, 1990). Diese

Befunde sprechen dafür, daß diese integrativen Verarbeitungsroutinen in V1 perzeptueller Saliens zugrunde liegen. Die Grundlage dieser Routinen könnten dabei sowohl laterale Verknüpfungen innerhalb von V1 als auch Feedbacksignale aus höheren Arealen sein (Gilbert et al., 2000).

Neben diesen kontextuellen Verarbeitungsroutinen scheinen auch weitere Top-Down-Modulationen in V1 bei Figur-Hintergrund-Segregationen eine Rolle zu spielen (Lamme, 1995, Lee et al., 1998). Bei den in Einzelzelleitungen beobachteten späten Modulationen in V1 scheint es sich um einen Gruppierungsmechanismus zu handeln, durch den zwischen einer Figur und einem irrelevanten Hintergrund unterschieden wird. Dieser Feedbackmechanismus scheint auch eine Rolle bei Arbeitsgedächtnisaufgaben (Super et al., 2001) und bei attentionalen Kurvenverfolgungsaufgaben eine Rolle zu spielen (Roelfsema et al., 1998).

So wurde also das klassische Konzept unabhängiger rezeptiver Felder mit bestimmten Orientierungspräferenzen in V1 zugunsten eines Ansatzes erweitert, der davon ausgeht, daß das Antwortverhalten einzelner RFs durch das Verhalten benachbarter RFs kontextuell moduliert werden. Inwieweit diese Modulation mit attentionalen Prozessen interagiert, die über bestimmte Verarbeitungsroutinen die perzeptuelle Saliens so erhöhen könnte, daß Stimuli diskriminierbar werden, ist jedoch neurophysiologisch beim Menschen noch nicht untersucht (Kapadia et al. 1995).

1.2. Fragestellungen

Aus der Vielzahl offener Fragen zur attentionalen Modulation des primär visuellen Kortex, die sich aus den oben diskutierten Befunden ergeben, werden die drei wesentlichsten in Kapitel 1.2.1. dargestellt. Ihrer Erklärung widmet sich die vorgelegte Arbeit. Kapitel 1.2.2. erklärt die Versuchsaufbauten, die gewählt wurden, um diese Fragen zu beantworten:

1.2.1. Offene Fragen

Frage 1: Zwar kann die Frage, ob der primär visuelle Kortex beim Menschen durch räumlich visuelle Aufmerksamkeit moduliert wird, aufgrund oben dargestellter fMRI-Befunde bejaht werden. Ob dieser Modulation eine Veränderung der tonischen Aufmerksamkeitskomponente, also eine Veränderung durch die stimulus-unabhängige Lenkung des Aufmerksamkeitsfokus, oder eine Veränderung der phasischen Komponente, also einer veränderten Stimulusverarbeitung unterliegt, ist

dabei aber bislang noch weitgehend ungeklärt. Der Grund liegt darin, daß alle bisherigen fMRI-Studien, die die Beteiligung von V1 an attendierter Stimulusverarbeitung untersuchten, ein Block-Design benutzten und daher nicht zwischen hinweisreizbezogener und stimulusbezogener attentionaler Modulation unterschieden. Daraus ergibt sich Frage 1: **Wird der primär visuelle Kortex während der Hinweisreiz- oder der Stimulusverarbeitung attentional moduliert ?**

Frage 2: Neben den genauen attentionalen Mechanismen, die eine Modulation des primär visuellen Kortex hervorrufen, sind der genaue Zeitverlauf der attentionalen Modulation und damit das Zusammenspiel der Areale innerhalb der beteiligten neuronalen Netzwerke, die für diese Modulation verantwortlich sind, unbekannt. Gerade beim Menschen gibt es bislang noch keine überzeugenden Befunde, die belegen, in welchem Zeitbereich V1 attentional moduliert wird. Frage 2 lautet also: **In welchem Zeitbereich wird der primär visuelle Kortex attentional moduliert ?**

Frage 3: Auch die Frage, ob und inwieweit automatische visuelle Verarbeitungsroutinen mit selektiver Aufmerksamkeit interagieren, ist bislang noch unbeantwortet. Befunde aus Verhaltensexperimenten sprechen dafür, daß saliente Reize auch außerhalb des Aufmerksamkeitsfokus diskriminiert werden können. Ob diese Befunde beim Menschen neurophysiologisch einer Modulation des primär visuellen Kortex gleichkommen, ist jedoch unbekannt. Daraus ergibt sich die Frage: **Wie interagieren Stimulussalienz und visuelle Aufmerksamkeit im primär visuellen Kortex ?**

Aufgrund dieser offenen Fragen wurden drei Experimente konzipiert, um diese Aspekte attentionaler Modulation im primär visuellen Kortex zu untersuchen:

1.3. Versuchsaufbau der Experimente 1 bis 3

1.3.1. Experiment 1: Unterscheidung zwischen hinweisreizbasierten und stimulusverarbeitungsmodulierenden Aufmerksamkeitseffekten in V1

In Experiment 1 sollen, ausgehend von den oben dargestellten Untersuchungsergebnissen mehrerer fMRI-Studien (Tootell et al., 1998; Brefczynski & DeYoe, 1999; Gandhi et al., 1999; Martinez et al., 1999; Somers et al., 1999; Martinez et al., 1999), die eine Aufmerksamkeitsmodulation im primär visuellen Kortex zeigten, dabei aber nicht zwischen tonischen und phasischen Komponenten von Aufmerksamkeit unterschieden, bzw. zu unterschiedlichen Ergebnissen

bezüglich der Beteiligung von V1 an tonischen Prozessen kamen (Kastner et al., 1999; Hopfinger et al., 2000; Ress et al., 2001), **die anatomischen Korrelate tonischer (Aufmerksamkeitslenkung) und phasischer (attendierte Stimulusverarbeitung) Aufmerksamkeitskomponenten unter besonderer Berücksichtigung des primär visuellen Kortex mittels einer fMRI-Untersuchung differenziert werden.** fMRI wurde deshalb als Meßmethode zur Untersuchung dieser Fragestellung gewählt, da dieses Verfahren derzeit die höchste räumliche Auflösung besitzt und der primär visuelle Kortex mittels retinotoper Kartierung präzise lokalisierbar ist.

Es werden folgende Hypothesen (H) aufgestellt:

(H1): Tonische Aufmerksamkeit (Aufmerksamkeitslenkung) moduliert den primär visuellen Kortex konsistent bei allen Versuchspersonen.

(H2): Die phasische Komponente visuell-räumlicher Aufmerksamkeit (attendierte Stimulusverarbeitung) moduliert den primär visuellen Kortex konsistent bei allen Versuchspersonen.

(H3): Die Areale innerhalb von V1, die durch Aufmerksamkeit moduliert werden, werden auch durch die sensorische Verarbeitung der visuellen Stimuli aktiviert.

Um diese Hypothesen zu überprüfen, werden in Experiment 1 Stimuli präsentiert, die in dem oben beschriebenen Experiment von Martinez et al. (1999) attentionale Modulationen in V1 hervorriefen. Diese Stimuli genügen auch theoretischen Überlegungen, die eine Notwendigkeit einer attentionaler Modulation nur bei einer räumlich nah beieinanderliegenden Präsentation von Zielreiz und Distraktoren postulieren (Desimone & Duncan, 1995).

Diese Stimuli sollen, da das Experiment auch mittels zeitlich hochauflösender Verfahren durchgeführt werden soll (s. Experiment 2), bilateral in den oberen visuellen Quadranten dargeboten werden. Die experimentellen Bedingungen bestehen aus einer Lenkung des Aufmerksamkeitsfokus ohne Augenbewegung nach rechts oder links und eine darauffolgende Formdiskrimination für jeden Stimulus im attendierten Hemifeld, sowie einer Neutralbedingung, in der bilaterale Stimuli nur detektiert werden müssen, um verglichen mit einer Fixationsbedingung die sensorische Verarbeitung ohne selektive Aufmerksamkeit analysieren zu können.

Dabei folgt auf einen symbolischen Hinweisreiz eine Sequenz von 10 bilateralen Stimuli. Dieser experimentelle Aufbau wurde gewählt, um die Daten sowohl in einem

Blockdesign auswerten zu können, und so die Ergebnisse bisheriger fMRI-Studien zur visuell-räumlicher Aufmerksamkeit zu replizieren, als auch zusätzlich in einer ereigniskorrelierten Analyse die BOLD-Antworten (BOLD=Blood Oxygenation Level Dependent) der Aufmerksamkeitslenkung (tonische Komponente) und der attentional modulierten Stimulusverarbeitung (phasische Komponente) zu trennen. Um zudem eventuellen Konfundierungen von Aufmerksamkeitslenkung und Augenbewegungen auszuschließen, sollen diese bei allen Versuchspersonen während des Experiments im Kernspintomographen aufgezeichnet werden.

Zunächst werden die fMRI-Befunde mittels eines Blockdesigns ausgewertet, um bisherige Befunde attentionaler Modulation zu replizieren (z.B. Tootell et al., 1998).

Die relevanten Vergleiche kontrastieren dabei die selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen miteinander. Der Vergleich der Neutralbedingung (Bedingung 3) gegen Fixationsbedingung soll hingegen stimulusbezogene sensorische Aktivierungen aufzeigen. Zudem werden die selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen (Bedingung 1 und 2) mit der Neutralbedingung verglichen und auf eventuelle Differenzen der attentionalen Modulationen in V1 im Bezug zu dem Vergleich der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen untersucht (s. Experiment 2).

Danach werden die hinweisreizbezogenen und stimulusbezogenen BOLD-Signale mittels datenbasierter (WBA, Hinrichs et al., 2001) und modellbasierter Verfahren (SPM99, Wellcome Department of Cognitive Neurology, London) getrennt ausgewertet, um schätzverfahrenübergreifend attentionale Modulationen hinweisreiz- bzw. stimulusbezogen zu analysieren.

Um Hypothese 1 zu testen, wird dabei mit beiden Verfahren die Bedingung Hinweisreiz rechts mit der Bedingung Hinweisreiz links, sowie Hinweisreiz rechts mit Hinweisreiz neutral und Hinweisreiz links mit Hinweisreiz neutral verglichen. Für die Überprüfung von Hypothese 2 werden die attendierte Stimulusverarbeitung im rechten Hemifeld mit der attendierten Stimulusverarbeitung im linken Hemifeld, sowie die attendierte Stimulusverarbeitung im rechten Hemifeld mit der neutralen Stimulusverarbeitung und die attendierte Stimulusverarbeitung im linken Hemifeld mit der neutralen Stimulusverarbeitung verglichen. Hypothese 3 wurde dadurch überprüft, daß die in Hypothese 2 berechneten Vergleiche mit dem neuronalen Aktivierungsmuster der neutralen Stimulusverarbeitung verglichen wurden.

Wegen der interindividuellen Variabilität früher visueller Areale und insbesondere des primär visuellen Kortex (Rademacher et al., 1995; Hasnain et al., 1998) sollen die

frühen Areale des visuellen Kortex jeder Versuchsperson kartiert werden, um V1 eindeutig zu identifizieren, und um eine zu erwartende attentionale Modulationen der Einzelprobanden den einzelnen visuellen Arealen zuordnen zu können.

1.3.2. Experiment 2: Zeitliche Korrelate der Aufmerksamkeitsmodulation im primär visuellen Kortex

Während durch Experiment 1 festgestellt werden soll, welche attentionalen Mechanismen die neuronale Antwort in V1 modulieren, soll in diesem Experiment mit Hilfe von kombinierten EKP- und EKMF-Messungen, die zeitlich hochaufgelöst neuronale Antworten messen, untersucht werden, welche neuronalen Strukturen in welchen Zeitbereichen attentional moduliert werden.

Bisherige Ergebnisse aus fMRI-Studien legen nahe, daß der primär visuelle Kortex durch Aufmerksamkeit moduliert werden kann, während Befunde aus EKP-Studien keine Modulation der C1-Komponente, die im primär visuellen Cortex generiert wird, bei selektiven Aufmerksamkeitsprozessen berichten (Gomez et al., 1995; Clark & Hillyard, 1996; Martinez et al., 1999). Aus diesen Befunden ergeben sich unterschiedliche, mehr oder weniger plausible Möglichkeiten, wann der primär visuelle Kortex moduliert wird. Durch die Kombination von EKP- und EKMF-Ableitung, die eine höhere Auflösung und geringere Feldverzerrung als das EKP aufweist, kann zudem eine präzisere Lokalisationen der neuronalen Generatoren erwartet werden, als in reinen EKP-Studien, wohingegen in den EKPs neuronale Generatoren erfaßt werden können, die in magnetometerbasierten EKMFs undetektierbar sind.

Abhängig von den Ergebnissen aus Experiment 1 sind drei Hypothesen aufstellbar:

(H1): Im Falle einer bei allen Probanden auftretenden Modulation von V1 durch tonische Aufmerksamkeitskomponenten in Experiment 1: Der primär visuelle Kortex wird durch Aufmerksamkeitslenkung vor der Stimuluspräsentation attentional moduliert. In diesem Fall sollte seine Modulation zeitlich einer Modulation parietaler und präfrontaler Areale folgen (s. II.1.1.2.).

(H2): Im Falle einer bei allen Probanden auftretenden Modulation von V1 durch phasische Aufmerksamkeitskomponenten in Experiment 1: Der primär visuelle Kortex wird unmittelbar durch die attendierte Stimuluspräsentation moduliert (Modulation der C1-Komponente).

(H3): Im Falle einer konsistenten Modulation von V1 durch phasische Aufmerksamkeitskomponenten in Experiment 1: Der primär visuelle Kortex wird mittelbar durch die attendierte Stimuluspräsentation moduliert, während die frühe Aktivierung in V1 attentional unmoduliert bleibt. In diesem Fall steuern bestimmte kortikale Areale, z.B. extrastriäre visuelle Gebiete, diese Feedbackmodulation.

Der Versuchsaufbau in Experiment 2 wird dabei inklusiv aller Bedingungen analog zu Experiment 1 gewählt. Die Präsentation der Stimuli in den oberen Quadranten sollte dazu beitragen, daß eventuelle Quellen attentionaler Modulation in V1 entdeckt werden können und sich nicht durch Präsentation auf dem horizontalen Meridian wie im Fall von Martinez (1999) gegeneinander aufheben.

Die Auswertung folgt dabei der Strategie, zunächst die selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen miteinander zu vergleichen, und die resultierenden Differenzfelder einer statistischen Analyse in relevanten Zeitbereichen zu unterziehen. Falls in Experiment 1 eine hinweisreizbezogene Modulation in V1 gefunden werden kann, sollen die Zeitverläufe der phasischen Aufmerksamkeitskomponente (Hinweisreiz rechts gegen Hinweisreiz links, Hinweisreiz rechts gegen Hinweisreiz neutral und Hinweisreiz links gegen Hinweisreiz neutral) miteinander verglichen werden, um Hypothese 1 zu überprüfen. Im Falle eines statistisch signifikanten Unterschieds der verschiedenen Experimentalbedingungen untereinander in bestimmten Zeitbereichen werden an die gemessenen Daten Dipolmodelle angepaßt und die Lokalisationen der Dipole mit den Regionen der attentionalen fMRI-Modulationen aus Experiment 1 verglichen.

Im Falle einer stimulusbezogenen attentionalen Modulation in V1 in Experiment 1 werden die Zeitverläufe der attendierten Stimulusverarbeitungsbedingungen (attendierte Stimulusverarbeitung im rechten Hemifeld vs. attendierte Stimulusverarbeitung im linken Hemifeld) miteinander verglichen, um Hypothesen 2 und 3 zu testen.

Da die primär visuellen Areale beider Hemisphären aneinander grenzen und daher mögliche attentionale Modulationen des linken bzw. rechten primär visuellen Kortex zu ähnlichen Feldverteilungen führen können und dann kaum detektierbar sind, sollen im Rahmen einer weitergehenden Überprüfung von Hypothese 2 und 3 die selektiven Aufmerksamkeitsbedingung mit der Neutralbedingung verglichen werden (attendierte Stimulusverarbeitung im rechten Hemifeld gegen neutrale Stimulus-

verarbeitung sowie attendierte Stimulusverarbeitung im linken Hemifeld gegen neutrale Stimulusverarbeitung), um so mögliche attentionale Modulationen besser erfassen zu können. Bezüglich statistischer Analyse und Dipolmodellierung folgen diese Auswertungen der Auswertung des Vergleichs der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen.

1.3.3. Experiment 3: Zusammenhang von visuell-räumlicher Aufmerksamkeit und Stimulussalienz im primär visuellen Kortex

In Experiment 3 soll der Zusammenhang von visuell-räumlicher Aufmerksamkeit und Stimulussalienz in der fMRI-Studie untersucht werden, wobei die Stimulussalienz durch einen unterschiedlichen Orientierungs- kontrasts in den einzelnen Stimulustypen variiert wurde. Zudem können mit ihm die Ergebnisse aus Experiment 1 repliziert werden. Die Meßmethode fMRI wurde analog zu Experiment 1 deshalb gewählt, da mit ihr am präzisesten von allen nicht-invasiven Meßmethoden der primär visuelle Kortex und die in ihm vorhandenen attentionalen Modulationen identifiziert werden kann.

Dabei werden folgende Hypothesen aufgestellt:

(H1): Die phasische Komponente visuell-räumlicher Aufmerksamkeit (attendierte Stimulusverarbeitung) moduliert V1 gemittelt über alle Stimulustypen bei allen Probanden (s. Experiment 1).

(H2): Innerhalb attentional modulierter Areale sollte sich die Modulation in Abhängigkeit des Orientierungskontrasts unterscheiden. Dabei sollte ein geringerer Orientierungskontrast zu stärkerer attentionaler Modulation führen.

(H3): Im Gegensatz zu den attentionalen Modulationen sollte die sensorische Aktivierung in primär visuellen Arealen bei dem Vergleich der Stimulustypen umso stärker sein, je größer der Orientierungskontrast ist.

(H4): Die tonische Aufmerksamkeitskomponente (Aufmerksamkeitslenkung) moduliert V1 bei allen Probanden (s. Experiment 1).

Hierzu werden Stimuli konzipiert, die kontextuelle Modulationen in V1 hervorrufen (z.B. Knierim & van Essen, 1992). Gruppen von Gaborgittern, die sich hinsichtlich ihres Orientierungskontrasts und damit in ihrer perzeptuellen Salienz unterscheiden, werden dabei bilateral in den unteren Quadranten präsentiert. Gaborgitter werden deshalb benutzt, weil diese stärkere sensorische Aktivierungen in V1 als einfache Balken erzeugen (De Valois & De Valois, 1978).

In dem Experiment wechseln sich Hinweisreize und Stimuli ab. Die experimentellen Bedingungen in diesem ereigniskorrelierten Design sind dabei Lenkung des Aufmerksamkeitsfokus nach rechts (Bedingung 1) bzw. links (Bedingung 2) und eine Orientierungsdiskrimination auf der attendierten Seite. Dabei können drei Stimuluskonfigurationen, die sich hinsichtlich ihres Orientierungskontrasts unterscheiden, auf der jeweils attendierten Seite auftreten (Bedingung 3 bis 8). Um mögliche Unterschiede in der rein sensorischen Verarbeitung detektieren zu können, wurden alle drei Stimuluskonfigurationen auch ohne Hinweisreiz dargeboten (Bedingung 9 bis 11, s. Tab.II.1.).

Bedingung	Attendiertes Hemifeld	Stimulusart
Bedingung 1	Hinweisreiz rechts	Hinweisreiz
Bedingung 2	Hinweisreiz links	Hinweisreiz
Bedingung 3	attendierte Verarbeitung rechts	Stimuli (orientierungskontrastreich)
Bedingung 4	attendierte Verarbeitung rechts	Stimuli (orientierungskontrastarm 1)
Bedingung 5	attendierte Verarbeitung rechts	Stimuli (orientierungskontrastarm 2)
Bedingung 6	attendierte Verarbeitung links	Stimuli (orientierungskontrastreich)
Bedingung 7	attendierte Verarbeitung links	Stimuli (orientierungskontrastarm 1)
Bedingung 8	attendierte Verarbeitung links	Stimuli (orientierungskontrastarm 2)
Bedingung 9	sensorische Stimulation	Stimuli (orientierungskontrastreich)
Bedingung 10	sensorische Stimulation	Stimuli (orientierungskontrastarm 1)
Bedingung 11	sensorische Stimulation	Stimuli (orientierungskontrastarm 2)

Tab.II.1.: Darstellung der einzelnen Versuchsbedingungen aus Experiment 3.

Hypothese 1 wird durch den Vergleich der attendierten Stimulusverarbeitung im rechten visuellen Hemifeld mit der attendierten Stimulusverarbeitung im linken visuellen Hemifeld überprüft ([Bedingung 3 + 4+ 5] minus [Bedingung 6 + 7+ 8]). Um Hypothese 2 zu testen, werden die Bedingungen 3, 4, 5 sowie die Bedingungen 6, 7 und 8 miteinander verglichen. Zudem werden Bedingung 9 bis 11 miteinander verglichen, um die in Hypothese 3 postulierten unterschiedlichen sensorischen Verarbeitungsmechanismen aufzuzeigen. Um Hypothese 4 zu überprüfen, werden Bedingung 1 und 2 miteinander verglichen. Die Befunde dieses Vergleichs sollen die aus Experiment 1 replizieren.

Um die Aktivierungen dem primär visuellen Kortex zuordnen zu können, sollen wie in Experiment 1 für alle Probanden die Grenzen der retinotopischen Areale V1 bis V3a vermessen werden, auf die dann die statistischen Analyseergebnisse aus Experiment 3 projiziert werden können.

III. Untersuchungen

1. 1. Experiment - Attentionale Modulation der Hinweisreiz- und Stimulusverarbeitung in V1

Dieses fMRI-Experiment wurde konzipiert, um zwischen der Beteiligung früher visueller Areale (V1-V4v) bei willkürlicher Aufmerksamkeitslenkung ohne Augenbewegungen ausgelöst durch einen symbolischen Hinweisreiz und nachfolgender attendierter Stimulusverarbeitung unterscheiden zu können (s.II.1.2.1., Frage 1). Dazu wurden Hypothesen bezüglich der Beteiligung des primär visuellen Kortex bei der Aufmerksamkeitslenkung und der nachfolgenden Stimulusverarbeitung aufgestellt (II.1.3.1). Wie in Teil II bereits dargestellt, wurden in den meisten bisherigen fMRI-Untersuchungen zur visuell-räumlichen Aufmerksamkeit mit dem Schwerpunkt auf Aktivierungen in V1 hinweisreiz- und stimulusbezogene Modulation nicht voneinander getrennt (Tootell et al., 1998; Brefczynski & DeYoe, 1999; Gandhi et al., 1999; Martinez et al., 1999; Somers et al., 1999; Martinez et al., 2001), während Untersuchungen zur Modulation von V1 aufgrund von Hinweisreizen zu unterschiedlichen Ergebnissen kamen (Hopfinger et al., 2000; Kastner et al., 1999; Ress et al., 2000). Dieses Experiment untersucht also die Ursache der attentionalen Modulation des primär visuellen Kortex, die sowohl in der Aufmerksamkeitslenkung wie auch in der attendierten Stimulusverarbeitung liegen könnte.

1.1. Methodik

1.1.1. Probanden

An diesem Experiment, das auf einem Vorexperiment basierte (s.Anhang), nahmen sechs Probanden (4 männlich, Durchschnittsalter: 26.4 Jahre, Range: 19-31 Jahre) ohne psychiatrische oder neurologische Störungen teil, nachdem sie über den Zweck der Untersuchung aufgeklärt worden waren und schriftlich ihr Einverständnis, an der Untersuchung teilzunehmen, gegeben hatten.

1.1.2. Stimuli und Aufgabe

Die Stimuli bestanden aus einem quadratisch angeordneten Muster von 3x3 Kreuzsymbolen die einem sinusoidal modulierten Schachbrettmuster (2 Zyklen pro Grad) überlagert waren. In der zentralen Position dieses komplexen Stimulus' befand

sich anstelle eines Kreuzes ein "T", das in 50% der Stimuluspräsentationen aufrecht stand und in den anderen 50% invertiert war. Stimuli wurden immer bilateral im rechten und linken oberen visuellen Quadranten 6° rechts und links und 3° über einem zentralen Fixationspunkt präsentiert (Fixationspunkt zu Stimulusmitte). Die Stimuli selbst hatten eine Ausdehnung von 5° Sehwinkel, und der Abstand von Fixationspunkt zum inneren Stimulusrand betrug 3.2° (Abb.III.1.1.).

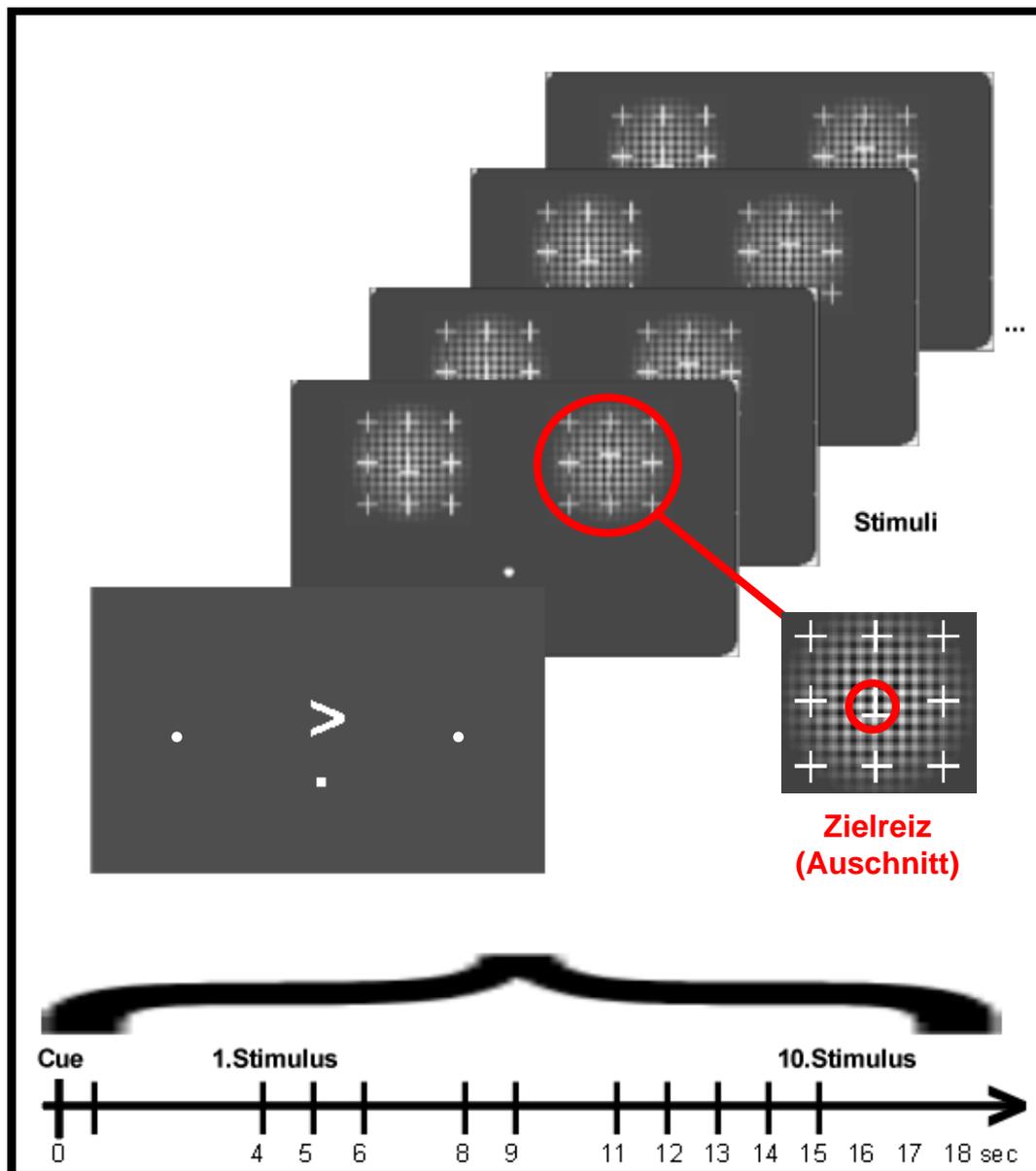


Abb.III.1.1.: Schematische Darstellung des Versuchsdesigns von Experiment 1. Nach Präsentation des Hinweisreizes wurde die Aufmerksamkeit in die angezeigte Richtung ohne Augenbewegungen gelenkt. Die Neutralbedingung wurde durch ein Diamant als Hinweisreiz angezeigt. Nach einem Interstimulusintervall von 1-4 s wurden 10 bilaterale Stimuli präsentiert, von denen Abb.III.1.1. die ersten vier zeigt.

Die Aufgabe der Versuchspersonen war folgende: Während der gesamten Messung den Fixationspunkt zu fixieren, und im Falle eines nach rechts oder links zeigenden

Pfeils (symbolischer Hinweisreiz) den Aufmerksamkeitsfokus auf den Ort zu richten, der durch einen Punkt markiert war und an dem die zu diskriminierenden Stimuli auftreten würden, ohne dabei die Augen zu bewegen. Nach jeder Stimuluspräsentation sollte der Proband eine akkurate und schnelle Formdiskrimination, die Orientierung des zentralen "T"s betreffend, durchführen und die jeweilige Antworttaste mit dem Zeige- bzw. Mittelfinger der rechten Hand zu drücken. Im Falle eines neutralen Hinweisreizes (diamantartige Form) war die Aufgabe, die Aufmerksamkeit nicht vom Fixationspunkt weg zu lenken, sondern lediglich das Erscheinen des Stimulus durch einen Tastendruck anzuzeigen (Detektionsaufgabe, Kontrolle 1). Eine weitere Kontrolle war eine einfache Fixationsaufgabe (baseline), in der keine Stimuli präsentiert wurden.

Bevor die Probanden an der eigentlichen fMRI-Messung teilnahmen, nahmen sie an einer Trainingssitzung außerhalb der Kernspintomographen teil, wobei das Experiment geübt wurde, bis die Anzahl der korrekten Antworten in jeder der selektiven Aufmerksamkeitsbedingung mindestens 75% betrug.

Die Präsentationsdauer jeder Bedingung (Aufmerksamkeit rechts(B1)/links(B2)/Neutral(B3)/Fixation(B4)) betrug 18 Sekunden, wobei in den zwei Aufmerksamkeitsbedingungen (B1 und B2) sowie in der Neutralbedingung ein Hinweisreiz für 500 ms präsentiert wurde. Nach weiteren 500 ms (20% der Fälle) bzw. 3500 ms (80% der Fälle) wurde eine Sequenz von 10 bilateralen Stimuli präsentiert (durchschnittliches Interstimulusintervall: 1 s, Range: 0.8-4 s, poissonverteilt). Die Poissonverteilung der Interstimulusintervalle ähnelt dem Einfügen von sogenannten "Null-events" und verbessert die Genauigkeit der Rekonstruktion des fMRI-Signals, der sogenannten BOLD-Antwort (Dale, 1999). Diese BOLD-Antworten überlappen stark bei einer schnellen Präsentation von Stimuli, und kann besser geschätzt werden, wenn das Interstimulusintervall schwankt (z.B. Hinrichs et al., 2001).

Relevante Vergleiche waren zum ersten $B1 > B2$, $B2 > B1$, $B1 > B3$, $B2 > B3$ sowie $B3 > B4$ (s.II.1.3.1.). Dieser erste und zweite Vergleich sollte die Hirnareale nachweisen, die selektiv durch Aufmerksamkeit moduliert werden, weil in dieser Art von experimentellem Design sämtliche physikalischen Stimulationsbedingungen gleichgehalten wurden und nur zwei aufgabenbezogene Zustände verglichen werden. Der dritte und vierte Vergleich sollte zeigen, ob zusätzlich neben den durch selektive Aufmerksamkeit modulierten Arealen frühe visuelle Areale auch unspezifisch durch generelle Aufmerksamkeit (arousal) moduliert werden,

wohingegen der letzte Vergleich aufmerksamkeitsunabhängig die sensorischen Verarbeitungsareale darstellen sollte.

1.1.3. FMRI-Messungen

Die Versuchspersonen wurden in einem neuro-optimiertem GE Signa LX 1.5 T System vermessen (General Electric, Milwaukee, USA). In einer separaten strukturellen Sitzung wurden Ganzkopf-T1-gewichtete Bilder (räumliche Auflösung: 1mm x 1mm x 1.5 mm, in-plane resolution: 256 x 256, 124 Schichten, no gap) mit einer Quadrature-Kopfspule aufgenommen (3D spoiled gradient echo sequence (SPRG), TR/TE/flip angle = 24 ms/8 ms/24°).

Zur Aufnahme der funktionellen Bilder wurde eine Oberflächenspule (Durchmesser 5 inch, General Electric, Milwaukee, USA) unter dem Hinterkopf der Versuchsperson plaziert. Nach einer Überblicksaufnahme, um den Ort und Verlauf des Sulcus calcarinus zu bestimmen, wurden während der Bearbeitung der Aufmerksamkeitsaufgabe funktionelle Datensätze von 14 Schichten, die den Occipitallappen vollständig erfassten, aufgenommen (Abb.III.1.2.; Matrix: 64 x 64, field of view: 18 cm, Schichtdicke 3 mm, kein Schichtzwischenraum, Schichtorientierung senkrecht zur calcarinen Fissur), wobei eine EPI-Gradient-Echo-Sequenz benutzt wurde (TR/TE/flip angle = 2000 msec/ 40 msec/ 80°, ramp sampling on).

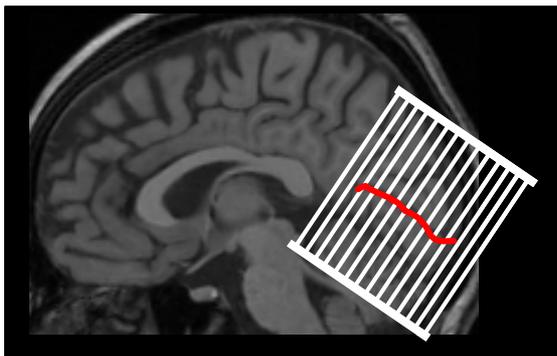


Abb.III.1.2.: Schichtführung im Occipitallappen (schematische Darstellung). Schichten wurden senkrecht zur calcarinen Fissur (rote Linie) ausgerichtet.

Das funktionelle Experiment bestand aus 8 Untersuchungseinheiten, von denen jede 580 s dauerte (=290 Teilkopfvolumina). Während jeder Untersuchungseinheit wurden 8 18-Sekunden-Blöcke jeder Aufmerksamkeitsbedingung (links, rechts, neutral) und 6 Blöcke einer passiven Fixationsbedingung in einer pseudo-randomisierten, balancierten Reihenfolge präsentiert.

Während aller funktionellen Aufnahmen wurden Augenbewegungen des linken Auges mit einem Infrarotlichtaufnahmegerät aufgezeichnet. Dieses optische Aufnahmesystem besteht aus einer Linse, die ungefähr 2,5 cm vom Auge entfernt platziert wird, und durch ein Glasfaserkabel mit einer Infrarotvideokamera außerhalb des Scanners verbunden ist. Die Auflösung des Systems entspricht einer Detektierbarkeit von Augenbewegungen, die größer als $0,5^\circ$ sind. In einer dritten separaten Messung wurden funktionelle Volumen aufgenommen, um individuelle retinotopie 'Field sign maps' gemäß Sereno et al. (1995) modifiziert nach Tootell et al. (1997) zu bestimmen.

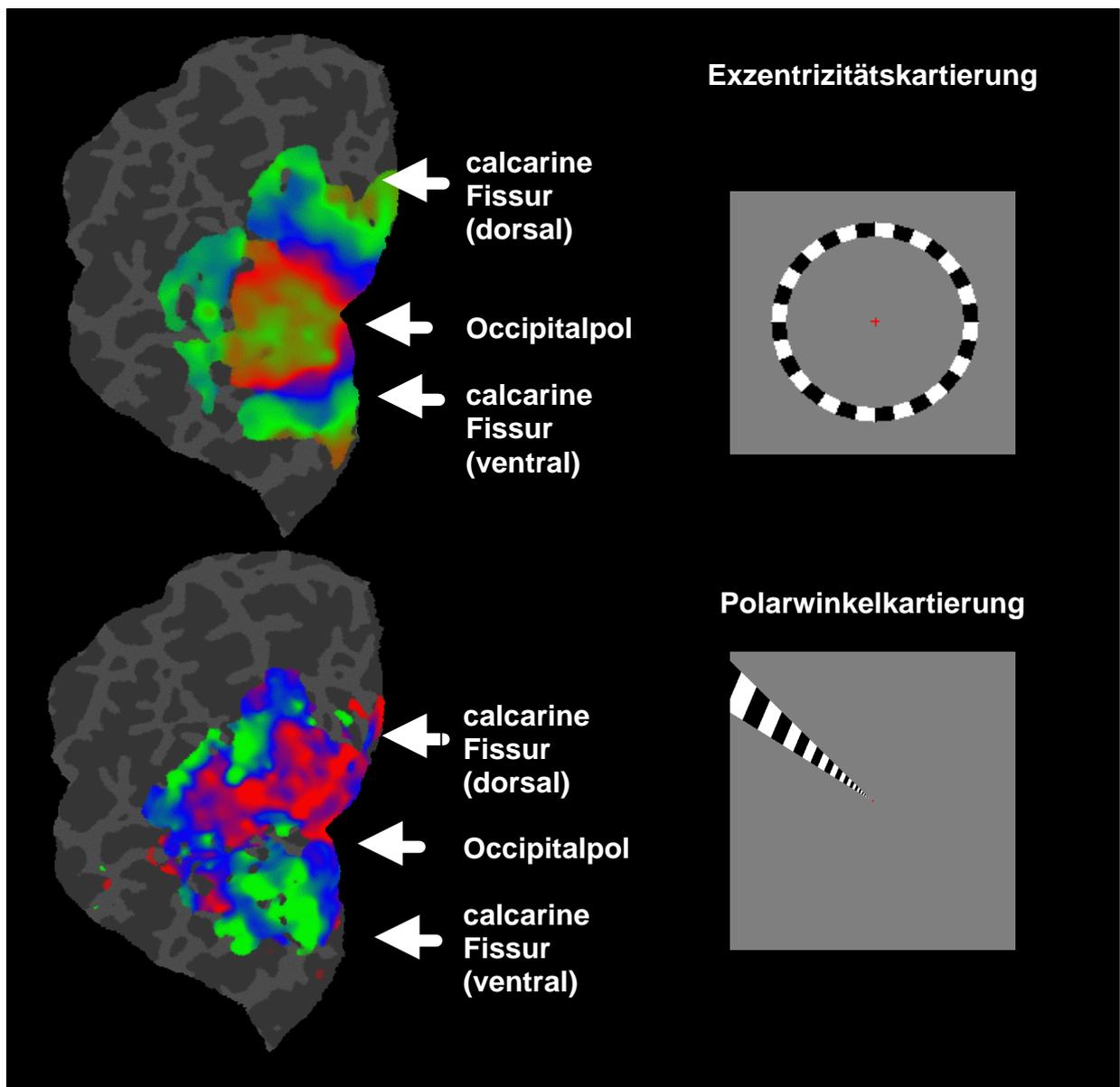


Abb.III.1.3.: Darstellung der Exzentrizitäts- und Polarwinkelkarte der linken Hemisphäre eines Probanden. Ergebnisse wurden auf die entfaltete, zweidimensionale Oberfläche des Occipitallappens der linken Hemisphäre projiziert. Der rechte Teil der Abbildung zeigt die Stimulation, die das entsprechende kortikale Aktivierungsmuster (links) hervorrief.

Das funktionelle Experiment bestand aus 4 Untersuchungseinheiten, von denen jede 480 sec dauerte (240 Volumen). Während jeder Untersuchungseinheit wurden 8 60-Sekunden-Blöcke von zwei Bedingungen (Polarwinkel und Exzentrizitätsstimulation, Frequenz: 15s/90°, bzw. 15 s pro Ringextension) abwechselnd präsentiert (s. Abb.III.1.3.).

Daraufhin wurden mittels Fouriertransformationen stimulationskorrelierte Aktivierungsverläufe über die Voxel einer entfalteten, zweidimensionalen Projektion des Occipitallappens analysiert (Serenio et al., 1995). Dabei verläuft die kortikale Repräsentation der Exzentrizität von posterior nach anterior (rot zu grün kodierten Gebieten) und die kortikale Repräsentation des Polarwinkels und seine Umschlagpunkte zwischen horizontalen und vertikalen Meridianen zeigt die Grenzen einzelner visueller Areale.

Da beide Karten für sich genommen jedoch komplementäre Informationen enthalten und einzeln aufgrund ihrer geringen Signal-Rausch-Verhältnisse oft nur eine begrenzte Möglichkeit für eine genaue Bestimmung der Grenzen der einzelnen retinotopen Areale bieten, werden beide Methoden integriert (Abb.III.1.4.).

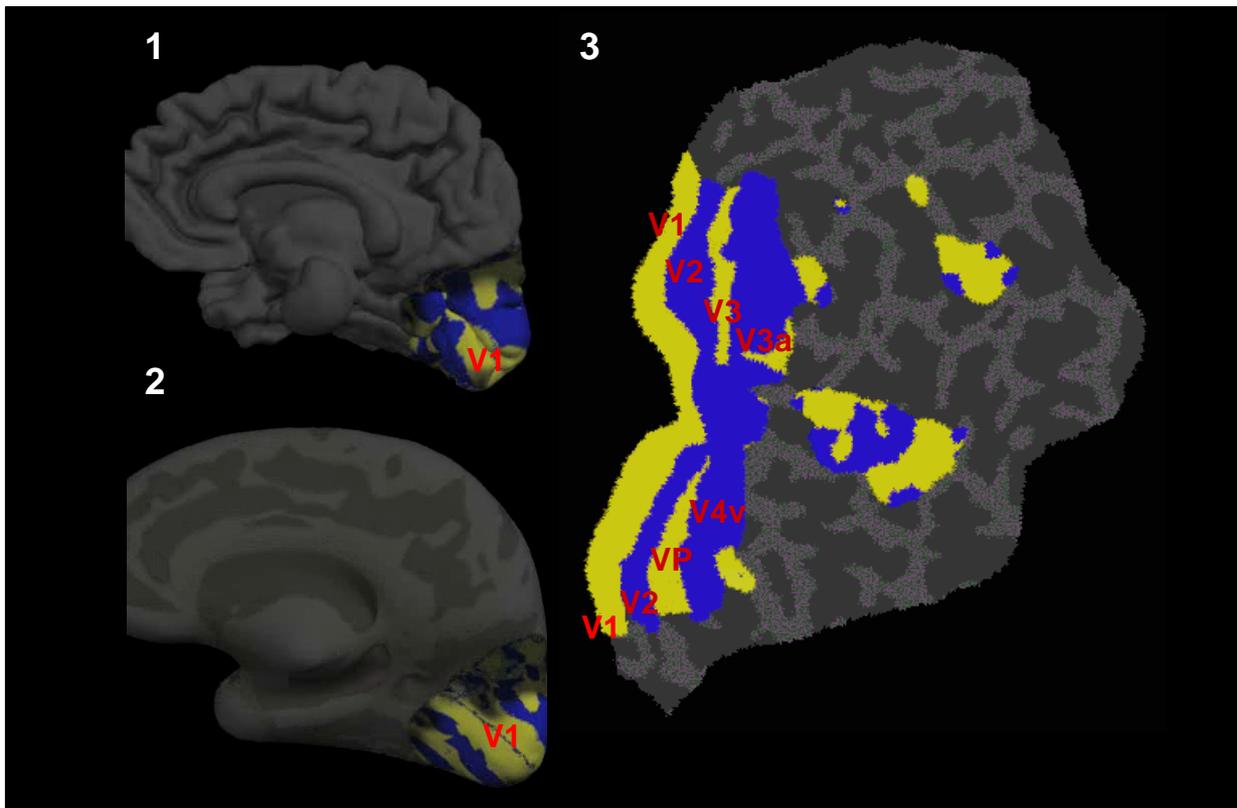


Abb.III.1.4: Darstellung der Retinotopie der rechten Hemisphäre eines Probanden. 1: Mediale Ansicht auf segmentierte Hemisphäre. 2: Mediale Ansicht auf entfaltete Hemisphäre 3: Zweidimensionale Ansicht des Occipitallappens der rechten Hemisphäre ("flat map"). Für die zweidimensionale Ansicht wurde der Occipitallappen entlang des Fundus der calcarinen Fissur aufgetrennt.

Aktivierungen aus anderen visuellen Experimenten können auf die entstandenen "field sign maps" überlagert und damit in Bezug auf die für jede Versuchsperson identifizierten visuellen Areale bestimmt werden.

1.1.4. Datenauswertung

Die funktionellen Datensätze wurden zunächst vorverarbeitet (SPM99, Wellcome Department for Cognitive Neurology, London, UK). Dafür wurde ein Algorithmus benutzt, um die unterschiedlichen Aufnahmezeiten der einzelnen Schichten innerhalb der funktionellen Volumen zu korrigieren. Danach wurden die funktionellen Volumen mit einer affinen RIGID-BODY-Transformation bewegungskorrigiert, bevor sie in den Quasi-Talairach-Raum (MNI-Raum, SPM99, Cocosco et al., 1997) überführt wurden, wobei sie interpolativ in 2 mm^3 große kubische Voxel umgewandelt wurden. Dazu wurde ein iterativer, nicht-linearer Algorithmus verwendet. Als letzter Schritt der Vorverarbeitung wurden die Daten räumlich geglättet (Dreidimensionaler Gaussfilter, Filtercharakteristikum "Full Width Half Maximum": 6mm). Zusätzlich wurde das normalisierte strukturelle T1-gewichtete Hirnvolumen auf die funktionellen Volumen koregistriert, um später fMRI-Ergebnisse der Einzelprobanden auf dem jeweiligen neuroanatomischen Substrat abbilden zu können.

1.1.4.1. Blockanalyse

Die statistische Auswertung erfolgte in drei Schritten: In einem ersten wurde probandenbezogen im Rahmen des allgemeinen linearen Modells eine Blockanalyse durchgeführt. Dazu wurden die Daten voxelweise auf ihren globalen Mittelwert normiert sowie hoch- und tiefpassgefiltert und für alle Bedingungen (B1-4, s.o.) je zwei Vektoren definiert (box-car-Funktion, Onset mit Hinweisreizbeginn, Dauer 18 Sekunden, konvolviert mit der hämodynamischen Referenzfunktion sowie die zeitliche Ableitung der box-car-Funktion, Abb.III.1.5.A).

Nach der Schätzung der Übereinstimmung von Daten mit Referenzfunktionen wurden die relevanten Kontraste berechnet (T-Test): Aufmerksamkeit rechts vs. Aufmerksamkeit links sowie Neutralbedingung vs. Fixation. Zusätzlich wurden noch die Bedingungen Aufmerksamkeit rechts vs. Neutral und Aufmerksamkeit links vs. Neutral kalkuliert.

Die aktivierten Voxel der Differenz Aufmerksamkeit-links-vs.-rechts der Blockanalyse dienten zusätzlich als ROI (region of interest) für die nachfolgende Auswertung, d.h. nur Voxel, die in dieser Analyse mit $p < 0.01$ (unkorrigiert für multiple Vergleiche) aktiviert waren, wurden in der zweiten Auswertung beachtet.

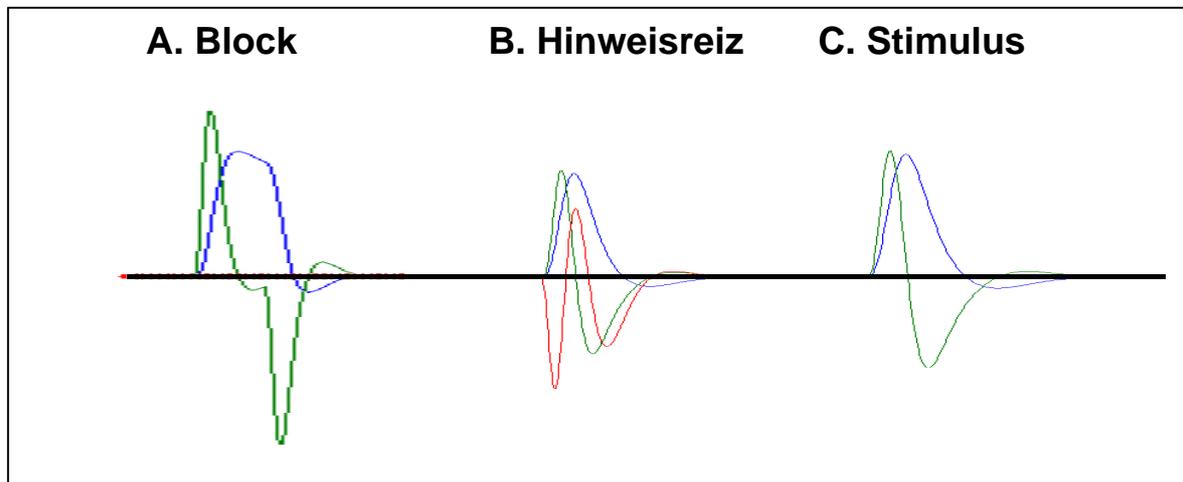


Abb.III.1.5.: Modellparameter der SPM-Analyse: blau = BOLD-Antwort; grün = zeitliche Ableitung; rot = Dispersionsableitung.

1.1.4.2. Ereigniskorrelierte Analyse

In der zweiten Auswertung wurden hinweisreiz- und stimulusbezogene BOLD-Antworten dekonvolviert. Denn das generelle Problem bei modellbezogenen Ansätzen wie SPM99 liegt darin, daß die Qualität der Schätzung der BOLD-Antwort von den im Modell angenommenen Basisfunktionen abhängt. Weicht das gemessene BOLD-Signal stark von der im Modell angenommenen Basisfunktion ab, so kann das real existierende Signal nicht mehr gut geschätzt werden. Dies spielt besonders eine Rolle bei ereignisbezogenen Designs (event-related fMRI), in denen die einzelnen BOLD-Antworten stark überlappen. Um diese Überlappung herauszurechnen und die hinweisreizbezogene BOLD-Antwort genauer zu schätzen, wurde ein datenbasiertes Verfahren benutzt, in dem die einzige Einschränkung die mögliche Länge der BOLD-Antwort war (Weighted Bold Analysis (WBA), Scholz, 2000, publiziert in Hinrichs et al., 2001, Abb.III.1.6.).

Die geschätzten Antworten für die hinweisreiz- und stimulusbezogenen Bedingungen wurden benutzt, um aus dem zwischen Hinweisreiz und Stimulus konfundierten funktionellen Daten die geschätzten hinweisreiz- bzw. stimuluskorrelierten Signale subtraktiv zu entfernen. Die so um hinweisreiz- bzw. stimuluskorrelierten BOLD-Antworten bereinigten funktionellen Datensätze wurden ein weiteres Mal obiger Blockanalyse in SPM99 unterzogen, um den Einfluß von Hinweisreiz und Stimulus

auf eventuelle V1-Modulationen getrennt zu betrachten. Kontraste von Interesse waren Aufmerksamkeit rechts vs. links, Aufmerksamkeit rechts-neutral, links-neutral und Neutral-Fixation (letzter Vergleich nur für stimulusbezogene Antworten).

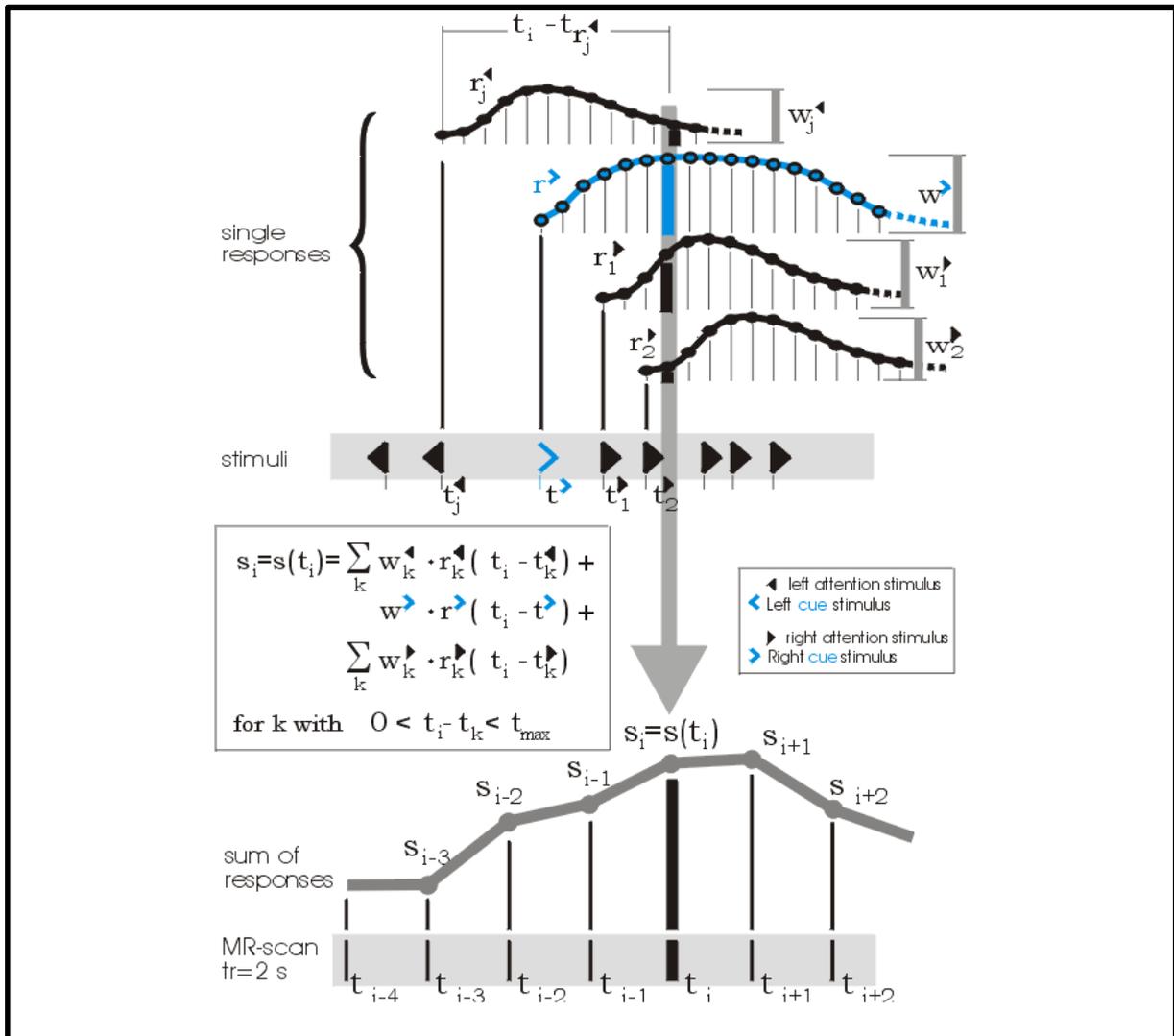


Abb.III.1.6.: (entnommen aus Hinrichs et al., 2001): Dekonvolution der Einzelantworten aus überlappenden BOLD-Signalen. Die Überlagerung des Einzelerignis mit vorausgehenden und nachfolgenden Signalen wird dabei als Linearkombination derselben angenommen und die Einzelergebnisse werden mit Hilfe obiger Algorithmen aus den Daten geschätzt.

1.1.4.3. Modellbasierte ereigniskorrelierte Analyse

Simultan dazu wurden die Daten mittels eines event-related Designs (implementiert in SPM99) ausgewertet. Hierbei wird im Gegensatz zu obigen Ansatz eine kanonische Modellfunktion der BOLD-Antwort angenommen. Für die Analyse wurden die Daten voxelweise auf ihren globalen Mittelwert normiert sowie hoch- und tiefpassgefiltert und für die drei Hinweisreizbedingungen (rechts, links, neutral) je drei Parameter definiert (kanonische hämodynamische Antwortfunktion sowie deren Zeit- und Streuungsableitung; Abb.III.1.5.B.), wohingegen die 6 Stimulus-

bedingungen über je 2 Parameter definiert wurden (kanonische hämodynamische Antwortfunktion sowie deren Zeitableitung; Abb.III.1.5.C.). Die unterschiedliche Parameteranzahl folgte dabei der Hypothese, daß die hinweisreizbezogenen Antworten einer langsamen Änderung der neuronalen Feuerraten entsprechen (s. Teil II) und daher nicht mit der kanonischen hämodynamischen Antwort abzubilden sind, wohingegen die stimulusbezogenen Antworten hypothetisch der kanonischen Antwortfunktion folgen sollten.

Nach der Schätzung der Übereinstimmung von Daten mit Referenzfunktionen wurden die relevanten Kontraste berechnet (T-Test): Aufmerksamkeit rechts vs. Aufmerksamkeit links sowie Aufmerksamkeit rechts vs. neutral und Aufmerksamkeit links vs. neutral. Zusätzlich wurden noch die Bedingungen Neutral vs. Fixation für stimulusbezogene BOLD-Antworten kalkuliert.

1.1.4.4. Gruppenanalyse

Im letzten Schritt wurde eine random-effects-Analyse für die relevanten Kontraste aus Block-, Hinweisreiz- und Stimulusanalysen berechnet. Dazu wurden die jeweiligen Kontrastergebnisse der Einzelprobanden in einem T-Test auf ihre Populationssignifikanz überprüft.

1.2. Ergebnisse des 1. Experiments

In der vorliegenden Arbeit werden die anatomischen Areale durch die von Talairach und Tournoux (1988) definierten Bezeichnungen benannt und abgekürzt werden. Lediglich Areale, die in der Taxonomie von Talairach und Tournoux nicht enthalten sind, werden konsistent zu den in der Literatur allgemein üblichen Bezeichnungen benannt.

1.2.1. Verhaltensdaten

Die mittleren Reaktionszeiten lagen bei 567 (+/- 17 ms)¹ bzw. 577 ms (+/- 11ms) für die Bedingung Aufmerksamkeit rechts bzw. links, während die mittlere Reaktionszeit für die Neutralbedingung bei 333 ms (+/- 12 ms) lag. Eine einfaktorielle Repeated-Measures-ANOVA (SPSS 10.0, SPSS Inc., USA) mit dem 3-gestuften within-subject-Faktor "attendierter Quadrant" (Faktorstufen Aufmerksamkeit rechts, links und neutral) zeigte, daß sich die Aufmerksamkeitsbedingungen signifikant unterschieden

¹ In dieser Arbeit wird, soweit nicht anders vermerkt, der Standardfehler als Abweichungsmaß angegeben.

($F(2,4)=64,669$; $p=0,001$), wobei zwischen Aufmerksamkeit-rechts- und Aufmerksamkeit-links-Bedingung keine signifikanten Unterschiede auftraten (Paarweiser Post-hoc-Vergleich (bonferroni-korrigiert): $p=0,83$), während sich die Neutralbedingung signifikant von beiden Bedingungen selektiver Aufmerksamkeit unterschied (Paarweiser Post-hoc-Vergleich(bonferroni-korrigiert): $p<0,001$).

Der Prozentsatz korrekter Antworten betrug 89,5% (+/- 1,6%), 88,0 % (+/- 1,5%) und 93,9 % (+/- 0,9%) für die Bedingungen Aufmerksamkeit rechts, links und neutral. Eine einfaktorielle Repeated-Measures-ANOVA mit dem 3-gestuftem within-subject-Faktor "attendierter Quadrant" zeigte, daß sich auch hier die Bedingungen signifikant unterschieden ($F(2,4)= 7,157$, $p=0,048$), wobei bonferroni-korrigierte paarweise Post-hoc-Tests der mittleren Differenzen der Einzelbedingung zeigten, daß sich die selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen hinsichtlich des Prozentsatzes korrekter Antworten nicht unterschieden ($p=1,0$), während Aufmerksamkeit-rechts vs. neutral einen schwachen Trend zu einem höheren Prozentsatz korrekter Antworten bei der Neutralbedingung zeigte ($p=0,13$, unkorrigiert $p=0,043$), der jedoch nur im Aufmerksamkeit-links vs. -neutral-Vergleich signifikant wurde ($p=0,026$).

Die Effekte der Stimulusposition auf die Reaktionszeit innerhalb der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen wurden zusätzlich mit einer zweifaktoriellen Repeated-Measures-ANOVA (SPSS 10.0) mit dem within-Subject-Faktor Aufmerksamkeit (Faktorstufen Aufmerksamkeit rechts und links) und dem within-Subject-Faktor Stimulusposition (Faktorstufen 1. Stimulus bis 10. Stimulus) analysiert. Auch hier zeigte sich kein Effekt der Aufmerksamkeitsrichtung rechts vs. links auf die Reaktionszeit ($F(1,5)= 2,206$; $p=0,198$). Da die multivariaten Tests für den Positionseffekt und die Interaktion zwischen Position und Aufmerksamkeitsbedingung aufgrund unzureichender Freiheitsgrade nicht berechnet werden konnten, wurden für diese der Greenhouse-Geiser-Test angewandt. Hier zeigte sich ein klarer Positionseffekt ($F(df=1,887)=14,432$; $p=0,001$), während die Interaktion zwischen attendierter Seite und Stimulusposition nicht signifikant wurde ($F(df=2,902)=1,194$; $p=0,346$).

Der Post-hoc-Test (unkorrigiert) zeigte als generelles Muster, daß nur der erste Stimulus sich signifikant von Stimulus 2-10 unterschied ($p<0,042$), während sich später auftretende Stimuli 2,7,9 sich nur von Stimulus 4 und 5 signifikant unterschieden ($p<0,025$). Außerdem unterscheidet sich Stimulus 9 von den Stimuli 6 und 8 signifikant ($p<0,012$).

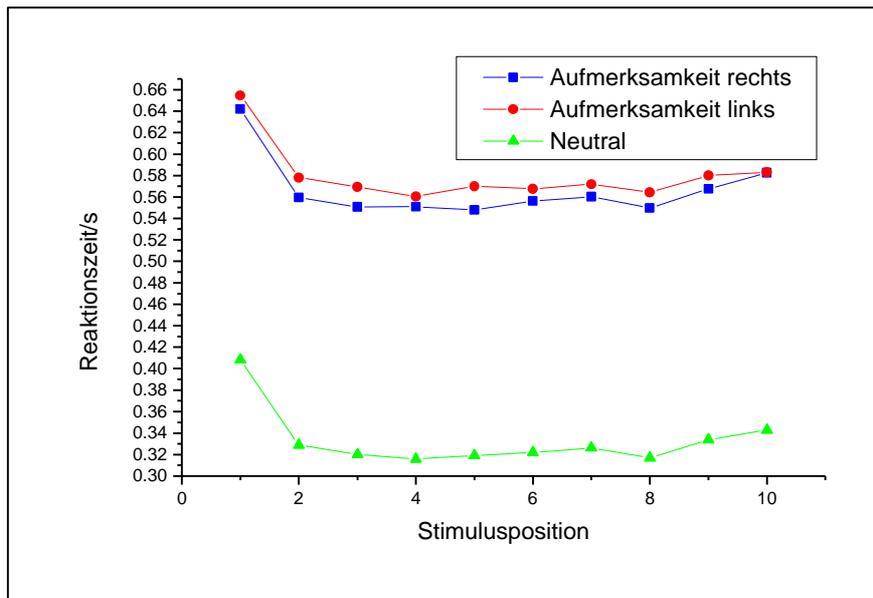


Abb.III.1.7.: Mittlere Reaktionszeiten der Aufmerksamkeitsbedingungen (rechts, links) sowie der Neutralbedingung in Abhängigkeit der Stimulusposition

Die Auswirkung der Position auf den Prozentsatz korrekter Antworten wurde in einer zweifaktoriellen Repeated-Measures-ANOVA (SPSS 10.0) mit dem Faktor Aufmerksamkeit (Faktorstufen Aufmerksamkeit rechts und links) und dem Faktor Stimulusposition (Faktorstufen 1. Stimulus bis 10. Stimulus) analysiert. Wie bei der Analyse der Reaktionszeiten zeigte sich kein Effekt der selektiven Aufmerksamkeit (rechts vs. links) auf die Diskriminationsleistung ($F(1,5)=1,155$; $p=0,332$). Im Gegensatz zur Reaktionszeit zeigte auch der Faktor Position, der von der ersten zur 2. und 3. Stimuluspräsentation zunahm, von der 4. zur 7. Stimuluspräsentation stabil blieb, bei der 8. einbrach, und bei 9. und 10. Präsentation wieder etwas anstieg, keinen signifikanten Effekt (Greenhouse-Geisser: $F(df=3,306)=2,038$; $p=0,144$). Ebenso war die Interaktion beider Faktoren nicht signifikant (Greenhouse-Geisser: $F(df=3,344)=1,924$; $p=0,161$).

Die Augenbewegungen wurden während des Experiments über einen Monitor beobachtet und bei 4 der 6 Probanden aufgezeichnet. Eine Analyse dieser Videoaufnahmen ergab, daß sich die Augenbewegungen bei diesen Probanden in den selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen bei $\pm 2^\circ$ bewegten, während sie in der nichtselektiven Aufmerksamkeitsbedingung bei $\pm 0,8^\circ$ lagen. Generell fixierten alle Probanden gewissenhaft.

1.2.2. Ergebnisse der Kernspinuntersuchung

1.2.2.1. Retinotopie und Lokalisation von V1

Die Ergebnisse der Retinotopien zeigten, daß in allen 12 Hemisphären der 6 Probanden der ventrale Bereich von V1 gut von V2 abgrenzbar war. In 9 Hemisphären war zudem V2 von V3 abgrenzbar und in weiteren 7 Hemisphären waren auch die Grenzen zwischen V3 und V4 und V4 und V7 deutlich sichtbar (Abb. III.1.8.; s. Anhang).

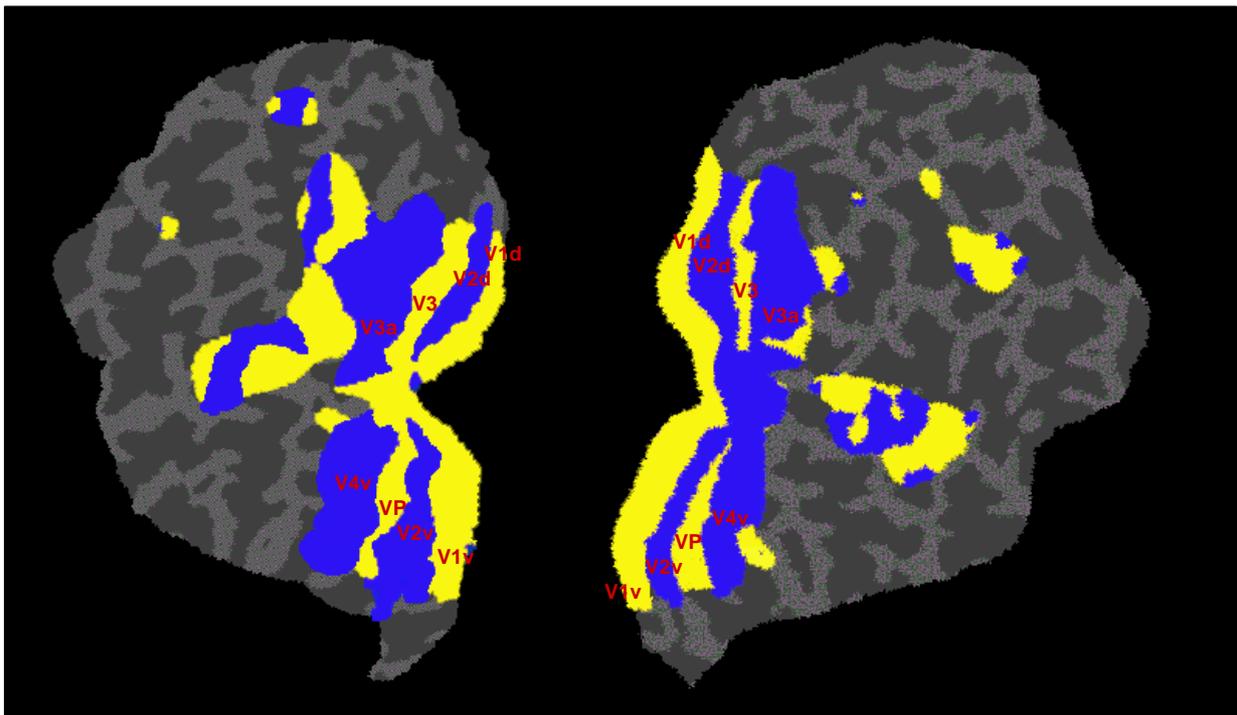


Abb.III.1.8.: Retinotope Kartierung eines Einzelprobanden auf den entfaltenen zweidimensionalen Occipitallappen der linken und rechten Hemisphäre. Areale V1 bis V4 bzw. V3A sind erkennbar.

Da jedoch die Ergebnisse auch im Gruppenmittel betrachtet werden sollen, und der Schwerpunkt dieser Arbeit auf dem primär visuellen Cortex liegt, mußte zusätzlich die anatomische Variabilität der calcarinen Fissur in den in den Talairachraum überführten Gehirne überprüft werden, da bei zu hoher anatomischer Variabilität voxelbasierte Gruppenanalysen allein eine V1-Modulation nicht mehr belegen können. Zur Quantifizierung wurden zwei Punkte in allen Hemisphären aller Probanden in der calcarinen Fissur vermessen, deren MNI-Koordinaten bei $x=+/-4$ und $y=-70$ bzw. -80 lagen. Dabei lagen Mittelwerte in z-Richtung für die anterioren Punkte bei 11 ($+/- 4,5$ mm, Range: 13 mm) für die linke und bei 12,8 ($+/- 4,3$ mm, Range: 11 mm) für die rechte Hemisphäre. Die posterioren Punkte wiesen eine noch größere Varianz auf ($z=6,8 +/-6,2$, Range:17 mm (linke Hemisphäre) und $z=0,5 +/- 6,6$, Range:17 mm (rechte Hemisphäre, Abb.III.1.9.)). Aufgrund dieser Befunde

werden bei allen statistischen Analysen nicht nur die Gruppenmittel, sondern auch die Ergebnisse der Einzelprobanden für V1 berichtet.

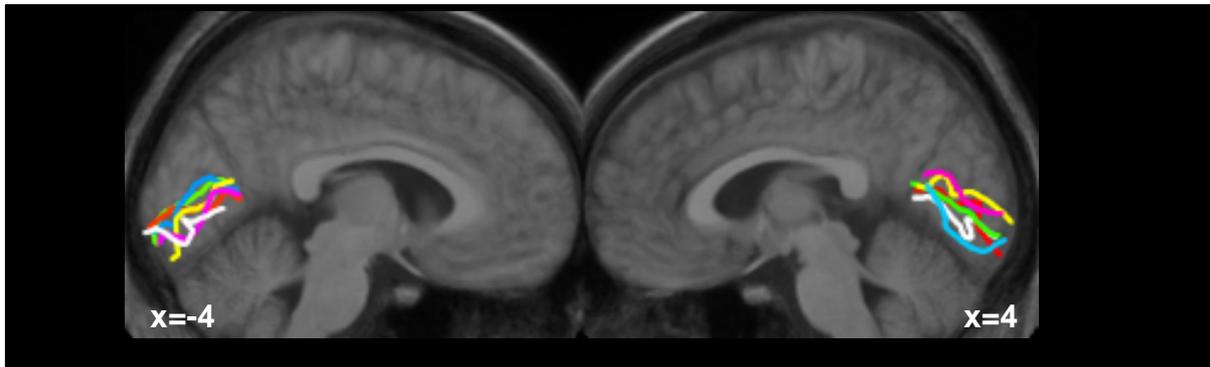


Abb.III.1.9.: Verlauf der calcarinen Fissur der Einzelprobanden projiziert auf das über alle Probanden gemittelte anatomische Gehirn.

1.2.2.2. Auswertung mittels Blockdesign

1.2.2.2.1. Sensorische Aktivierung

Der Kontrast zwischen nicht-selektiver Aufmerksamkeitsbedingung und Fixationsbedingung wurde berechnet, um die visuellen Verarbeitungspfade der physikalischen Stimuli zu identifizieren. Grundsätzlich zeigte sich dabei eine Aktivierung des ventralen Verarbeitungsstroms (V1-V4, Lateral-occipitale und inferior-temporale Areale) sowie eine schwächere Signifikanz im dorsalen Verarbeitungsstrom (Transversaler occipitaler und intraparietaler Sulcus, s. Tab.III.1.1.). Alle Probanden zeigten eine bilaterale sensorische Aktivierung in V1 (Abb.III.1.10.).

Lokale Maxima der sensorischen Aktivierung (Blockanalyse)

A.) Neutralbedingung > Fixation (Gruppenmittel der rechten Hemisphäre)

<u>Z-Wert</u>	<u>p</u>	<u>MNI-Koordinaten</u>	<u>Areal</u>
3.68	0.000	2 -72 0	GL
3.37	0.000	40 -60 -24	GF
3.18	0.001	30 -68 -16	GF
2.49	0.006	10 -76 4	CF/IT
2.27	0.012	24 -82 28	TOs/IPs
2.27	0.012	52 -76 2	LO/MT

B.) Neutralbedingung > Fixation (Gruppenmittel der linken Hemisphäre)

<u>Z-Wert</u>	<u>p</u>	<u>MNI-Koordinaten</u>	<u>Areal</u>
3.25	0.001	-28 -74 -14	GF
2.76	0.003	-10 -76 -10	GL
2.59	0.005	-42 -60 -18	GF
2.5	0.006	-16 -76 -12	GL/GF
2.48	0.007	-28 -70 -6	GL/GF
2.45	0.007	-6 -80 12	CF
2.28	0.012	-24 -86 36	TOs/IPs
2.89	0.002	-54 -74 14	LO/MT

Tab.III.1.1.: Lokale Maxima für den Vergleich Neutralbedingung > Fixation in der rechten und linken Hemisphäre im Gruppenmittel (n=6). Pro anatomischer Region ist das lokale Maximum angegeben. Abkürzungen: TOs= Transversaler occipitaler Sulcus; IPs=intraparietaler Sulcus; LO=Lateral-occipitaler Komplex; MT= Gyrus temporalis medius.

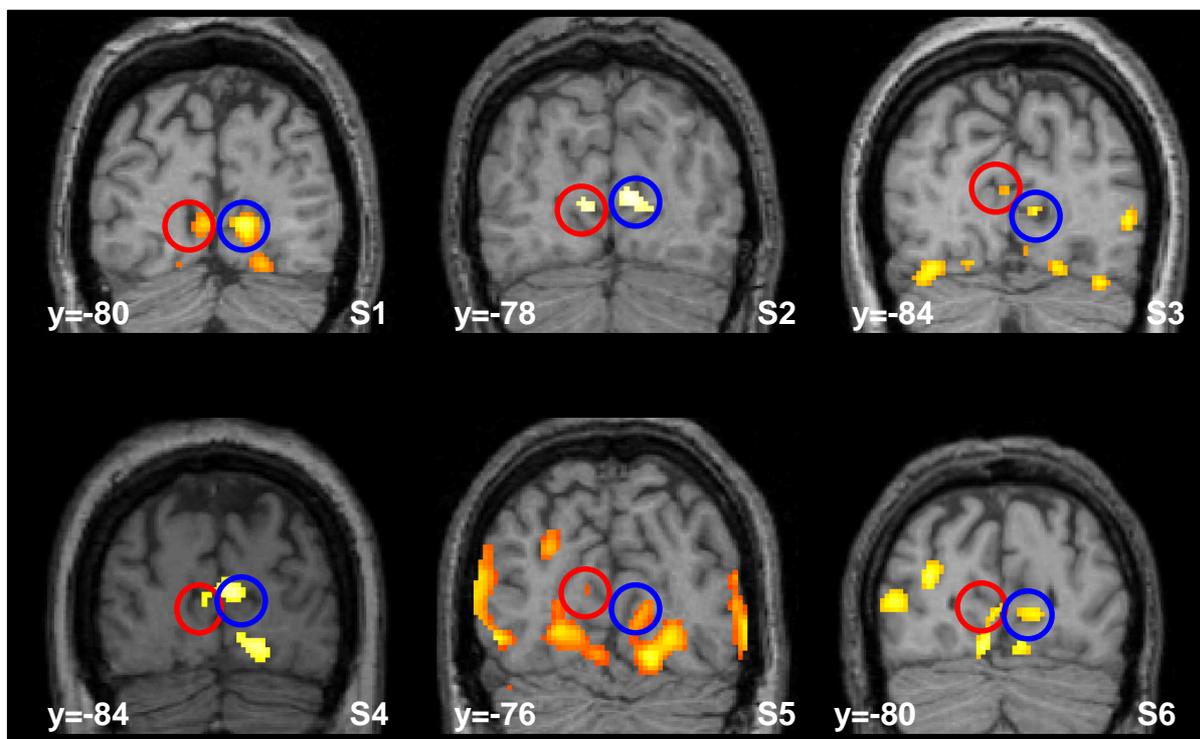


Abb.III.1.10.: Sensorische Aktivierung (Neutralbedingung > Fixation) der Einzelprobanden (S1-6) in der calcarinen Fissur ($p < 0,05$, korrigiert für Mehrfachvergleiche) projiziert auf die Coronarschnitte anatomischer Aufnahmen der Einzelprobanden. Roter Kreis enthält sensorische Aktivierungen der calcarinen Fissur der linken, blauer Kreis der rechten Hemisphäre.

1.2.2.2.2. Aufmerksamkeitsbedingte Modulation

1.2.2.2.2.1. Selektive Aufmerksamkeit

In dem Vergleich der Bedingungen Aufmerksamkeit rechts vs. Aufmerksamkeit links wurden generell Modulationen des BOLD-Signals gefunden, die kontralateral zum attendierten Stimulus lagen und sowohl den ventralen Strom als auch den dorsalen Strom umfassten. Dabei waren die modulierten Areale, die durch selektive

Aufmerksamkeit beeinflusst wurden, mit den in der sensorischen Stimulation aktivierten nahezu identisch (Tab.III.1.2.; Abb.III.1.11.).

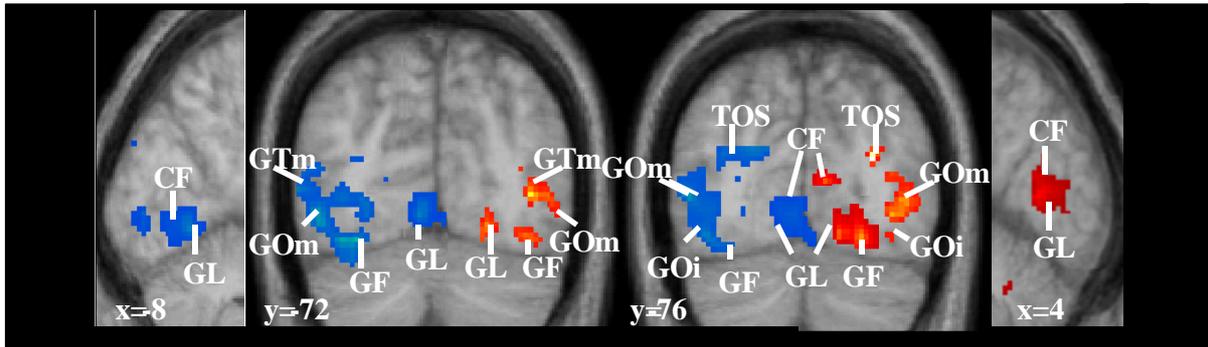


Abb.III.1.11.: Gruppenanalyse(n=6) der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen (Aufmerksamkeit rechts > links ist blau , Aufmerksamkeit links > rechts ist rot skaliert). Die Gruppenstatistik ($p < 0.05$, korrigiert für Clustergröße) wurde auf das anatomische Mittelwertsbild projiziert. Abkürzungen: CF= Calcarine Fissur; GL= Gyrus lingualis; GF= Gyrus fusiformis; GOi= Gyrus occipitalis inferior; GOm= Gyrus occipitalis medius; GTm= Gyrus temporalis medius.

Lokale Maxima des Vergleichs der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen

A.) Aufmerksamkeit rechts > links (Gruppenmittel)

<u>Anatomisches Gebiet</u>	<u>MNI-Koordinaten</u>			<u>z-Wert</u>	<u>Einzelprobanden</u>
	<u>x</u>	<u>y</u>	<u>z</u>		
CF	-8	-76	6	2.01(*)	6
GL	-8	-70	0	3.24(**)	6
GF	-32	-70	-14	4.06(**)	6
GOm	-48	-74	9	3.69(**)	5
GOi/GTi	-46	-68	-8	4.47(**)	5
GOm/GTm	-56	-74	9	3.35(**)	5
TOs/GOs	-26	-76	28	4.10(**)	6

B.) Aufmerksamkeit links > rechts (Gruppenmittel)

<u>Anatomisches Gebiet</u>	<u>MNI-Koordinaten</u>			<u>z-Wert</u>	<u>Einzelprobanden</u>
	<u>x</u>	<u>y</u>	<u>z</u>		
CF	8	-73	15	3.61(**)	6
GL	14	-74	-3	3.66(**)	5
GF	20	-78	-5	4.45(**)	5
GOi	40	-78	2	4.67(**)	5
GOi/GTi	40	-68	-8	4.04(**)	6
GOm/GTm	40	-68	7	4.70(**)	5
TOs/GOs	28	-75	22	4.69(**)	6

Tab.III.1.2.: Lokale Maxima der Gruppenanalyse für den Vergleich der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen. Pro anatomischer Region ist das lokale Maximum angegeben. (*) entspricht $p < 0.02$, (**) entspricht $p < 0.001$. Alle lokalen Maxima lagen in Clustern mit $p < 0.05$. Die letzte Spalte zeigt die Anzahl der Probanden, die in den in Spalte 1 genannten Arealen eine signifikante Modulation zeigten ($p < 0.05$, korrigiert für multiple Vergleiche, bzw. $p < 0.05$ unkorrigiert für das Areal CF) zeigten. Abkürzungen s. Abb.III.1.11..

Am wesentlichsten an diesen Befunden war, daß alle Probanden aufmerksamskorrelierte Aktivierungen in der calcarinen Fissur zeigten (Abb.III.1.12.).

Die p-Werte der attentionalen Modulation im calcarinen Sulcus lagen dabei bei 6 Hemisphären bei $p < 0.05$ (korrigiert für Mehrfachvergleiche), in 3 weiteren bei $p < 0.001$ unkorrigiert und in weiteren 3 bei $p < 0.05$. Der durchschnittliche T-Wert von 4,27 (+/- 2,2) entspricht einem unkorrigierten p-Wert $< 0,00001$.

Zudem sind in Abb.III.1.12 auch Aktivierungen im transversalen occipitalen Sulcus (11 Hemisphären), Gyrus occipitalis medius (11 Hemisphären), Gyrus fusiformis (8 Hemisphären) und lingualis (8 Hemisphären) zu erkennen.

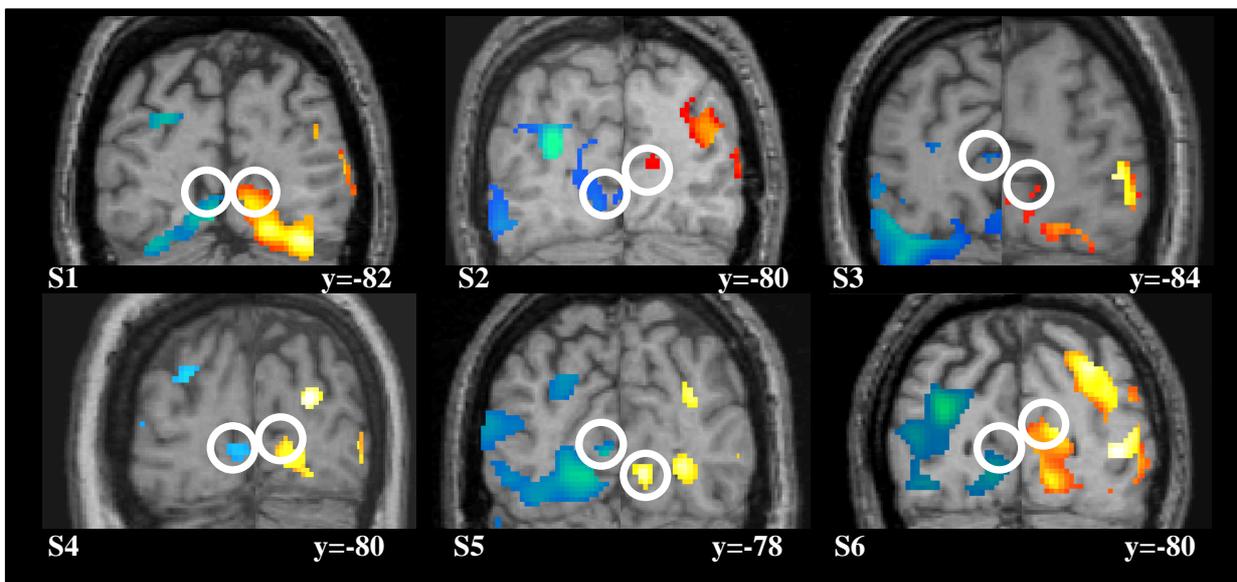


Abb.III.1.12.: Modulation visueller Areale durch selektive Aufmerksamkeit bei Einzelprobanden (S1-6) innerhalb sensorisch aktivierter Areale (Aufmerksamkeit rechts > links ist blau, Aufmerksamkeit links > rechts ist rot skaliert, $p < 0,05$, und inklusiv maskiert mit den sensorischen Aktivierungen mit der Schwelle von $p < 0.05$) überlagert auf Coranarschnitte der individuellen anatomischen Aufnahmen. Weiße Kreise umfassen die Modulationen in der calcarinen Fissur (V1).

1.2.2.2.2. Selektive Aufmerksamkeitsbedingungen vs. Neutralbedingung

In den Vergleichen zwischen selektiver Aufmerksamkeitsbedingung mit der Neutralbedingung ergab sich im Gruppenmittel folgendes Bild: Selektive Aufmerksamkeit erhöht die BOLD-Antworten im Gegensatz zu nichtselektiver Aufmerksamkeit in den visuellen Arealen kontralateral zur attendierten Gesichtsfeldhälfte (Tab.III.1.3.). Modulierte Gebiete sind dabei die calcarine Fissur (V1), die Gyri lingualis, fusiformis und occipitalis medius sowie der transversalen occipitalen Sulcus (Tab.III.1.3.).

A.) Aufmerksamkeit rechts > neutral (Gruppenmittel)

Anatomisches Gebiet	MNI-Koordinaten			z-Wert	Einzelprobanden
	x	y	z		
CF	-12	-82	14	7,79	6
GL	-14	-78	-10	9,22	6
GF	-28	-72	-16	6,10	6
GOm	-42	-76	6	8,72	6
TOs/GOs	-24	-84	22	10,75	6

B.) Aufmerksamkeit links > neutral (Gruppenmittel)

Anatomisches Gebiet	MNI-Koordinaten			z-Wert	Einzelprobanden
	x	y	z		
CF	14	-76	14	6,95	6
GL	10	-76	-10	14,61	6
GF	28	-72	-6	7,78	6
GOm	44	-74	14	10,49	5
TOs/GOs	28	-76	22	6,14	6

Tab.III.1.3.: Lokale Maxima der Gruppenanalyse für den Vergleich der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen > Neutralbedingung ($p < 0.005$, unkorrigiert). Die letzte Spalte zeigt die Anzahl der Probanden, die in den in Spalte 1 genannten Arealen eine signifikante Modulation zeigten ($p < 0.05$, korrigiert für multiple Vergleiche, bzw. $p < 0.05$ unkorrigiert für das Areal CF) zeigten. Abkürzungen s. Abb.III.1.11..

Auch in den Vergleichen selektiver Aufmerksamkeitsbedingung gegen die Neutralbedingung zeigen alle Probanden eine signifikante Signalmodulation in V1 (Abb.III.1.13., Tab.III.1.3.).

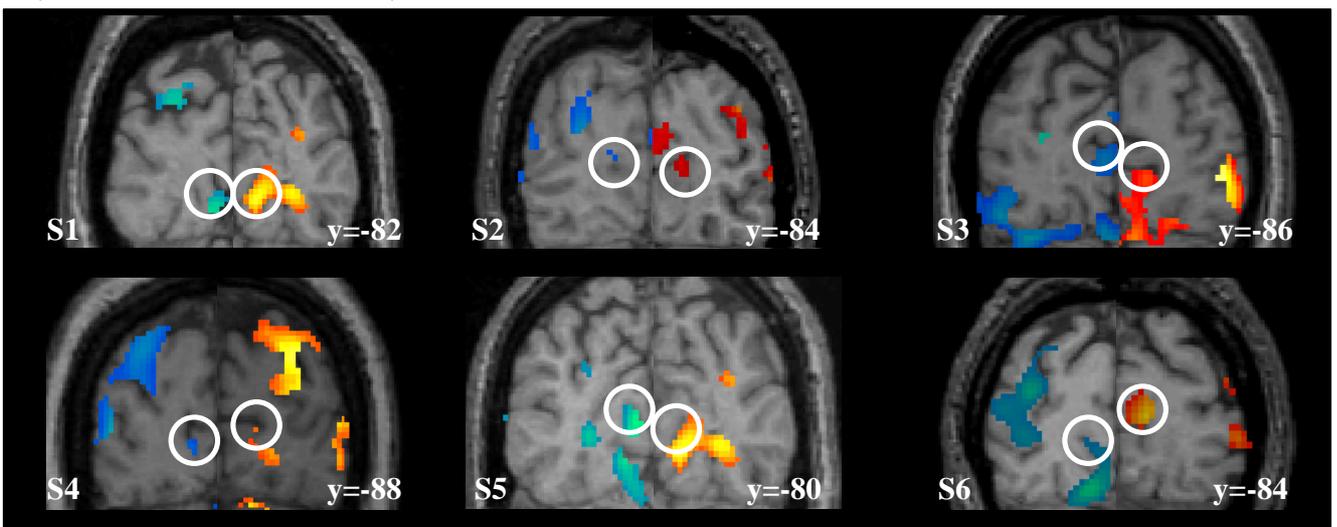


Abb.III.1.13.: Modulation visueller Areale im Vergleich selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen > Neutralbedingung bei Einzelprobanden (S1-6) innerhalb sensorisch aktivierter Areale (Aufmerksamkeit rechts > neutral ist blau, Aufmerksamkeit links > neutral ist rot skaliert, $p < 0,05$, und inklusiv maskiert mit den sensorischen Aktivierungen mit der Schwelle von $p < 0.05$) überlagert auf Coronarschnitte individueller anatomischer Aufnahmen. Weiße Kreise umfassen die Modulationen in der calcarinen Fissur.

Die p-Werte der Maxima der attentionalen Modulation im calcarinen Sulcus lagen dabei bei 5 Hemisphären bei $p < 0.05$ korrigiert, in 2 weiteren bei $p < 0.0001$ unkorrigiert und in weiteren 5 bei $p < 0.05$.

Bei genauer Analyse der Maxima der Einzelprobanden in V1 - $T = 4,57 \pm 2,8$ bei selektiver Aufmerksamkeit vs. Neutralbedingung gegenüber $4,27 \pm 2,2$ der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen miteinander - ergab sich jedoch kein signifikanter Unterschied (Repeated-Measurements-ANOVA: $F(1,5) = 0,85$; $p = 0,78$).

1.2.2.3. Ereigniskorrelierte fMRI-Analyse

Während in der obigen Analyse hinweisreiz- und stimulusbezogene BOLD-Signale nicht dekonvolviert wurden, werden im weiteren Antworten auf diese unterschiedlichen Stimulustypen separat analysiert, um den Einfluß beider Faktoren auf das BOLD-Antwort im primär visuellen Cortex genauer zu untersuchen. Dabei werden immer zuerst Ergebnisse aus der WBA dargestellt, wonach die Ergebnisse einer modellbasierten, ereigniskorrelierten Analyse der Daten (SPM99) damit verglichen werden.

1.2.2.3.1. Hinweisreizbezogene BOLD-Antworten

1.2.2.3.1.1. Selektive Aufmerksamkeitsbedingungen

Hier zeigte sich in der Gruppenanalyse, daß in der Differenzbedingung der selektiven Hinweisreize Gebiete der kontralateralen Hemisphäre im dorsalen Strom (GOs/TOS) wie auch im ventralen Strom (Gyrus fusiformis, Gyrus lingualis) sowie der Gyrus occipitalis medius aktiviert waren (Abb.III.1.14.).

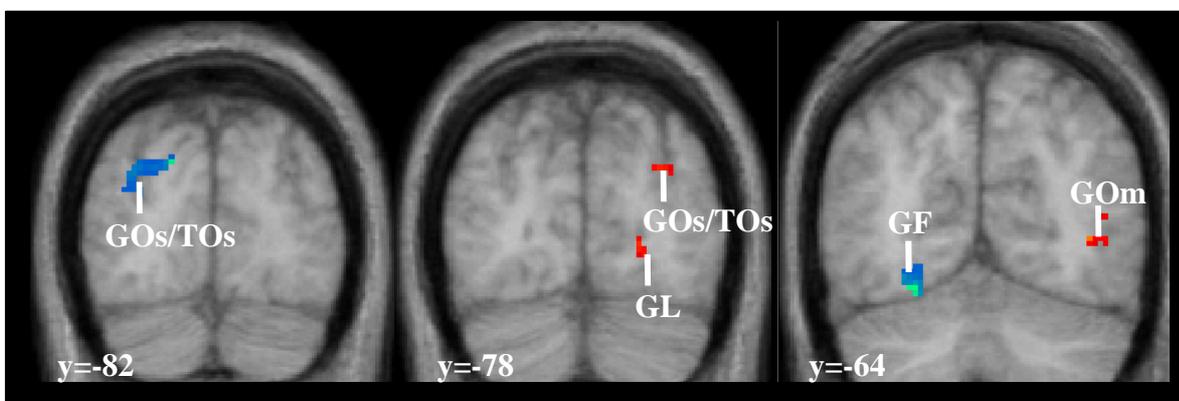


Abb.III.1.14.: Gruppenanalyse ($n=6$) der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen bei Hinweisreizen (Hinweisreiz rechts > links ist blau, Hinweisreiz links > rechts ist rot skaliert). Die Gruppenstatistik ($p < 0.05$, korrigiert für Clustergröße) wurde auf das anatomische Mittelwertsbild überlagert. Abkürzungen: s. Abb.III.1.11..

Die durch den Hinweisreiz rechts > links modulierten Areale ($p < 0.05$, korrigiert für Clustergröße) lagen dabei im transversalen occipitalen Sulcus (-30, -86, 28; $t = 4,01$), im Gyrus occipitalis medius (-46, -72, 14; $t = 2,61$) und dem Gyrus fusiformis (-26, -66, -14; $t = 9,11$), während sich die durch den Hinweisreiz links > rechts modulierten Areale im Gyrus occipitalis medius (44, -68, 10; $t = 11,8$), transversalen occipitalen Sulcus (28, -80, 30; $t = 3,39$) und im Gyrus lingualis (20, -82, 4; $t = 4,19$) befanden.

Auch die SPM-basierte Analyse ($p < 0.05$, $k > 20$) zeigte für die Differenz Hinweisreiz rechts > links modulierte Areale in der linken Hemisphäre im transversalen occipitalen Sulcus (-38, -82, 30; $t = 5,92$), sowie im Gyrus occipitalis medius (-48, -74, 8; $t = 3,98$) und im Gyrus occipitalis inferior (-50, -70, -10; $t = 7,13$).

Die Auswertung der Differenz des Hinweisreizes links > rechts ($p < 0.05$, $k > 3$) ergab zwei modulierte Areale im transversalen occipitalen Sulcus (24, -78, 26; $t = 2,73$) sowie im anterioren Gyrus fusiformis (22, -66, -6; $t = 2,78$).

Die individuelle Auswertung pro Proband ergab, daß sich die individuellen Aktivierungsmuster dahingehend unterschieden, inwieweit frühe visuelle Areale durch die Aktivierung moduliert waren. Zwei, bzw. drei Probanden zeigten eine aufmerksamkeitskorrelierte Modulation bis in V1, während alle übrigen Probanden nur in höheren visuellen Arealen hinweisreizbezogene Effekte zeigten (Tab.III.1.4.).

<u>Anatomisches Gebiet</u>	<u>WBA</u>		<u>SPM</u>	
	<u>Hinweisreiz rechts > links</u>	<u>Hinweisreiz links > rechts</u>	<u>Hinweisreiz rechts > links</u>	<u>Hinweisreiz links > rechts</u>
CF	3	2	1	1
GL	5(3)	3(3)	1	0
GF	4(6)	4(6)	0	0
GOM	6	2(4)	0	1
TOs/GOs	3(6)	3(5)	1	1

Tab.III.1.4.: Anzahl der Probanden, die in der Hemisphäre kontralateral zur Aufmerksamkeitsrichtung eine signifikante Modulation aufwiesen ($p < 0,05$ korrigiert für multiple Vergleiche bzw. $p < 0.05$ unkorrigiert für Areal CF(=V1)). Spalte 1 benennt das anatomische Areal, Spalten 2-3 Ergebnisse der WBA-Analyse (Zahlen in Klammern: $p < 0.001$, unkorrigiert für multiple Vergleiche) und Spalte 4-5 Ergebnisse der SPM-Analyse.

1.2.2.3.1.2. Selektive Aufmerksamkeitsbedingungen vs. Neutralbedingung

In den Vergleichen selektiver Aufmerksamkeit gegen Neutralbedingung ergaben sich für den Vergleich Hinweisreiz links > neutral (Gruppenstatistik, $p < 0.05$, $k > 4$) nur drei signifikant modulierte Areale im rechten Gyrus lingualis (16, -78, 6), Gyrus fusiformis (34, -82, -12) und transversalen occipitalen Sulcus (24, -74, 26), während beim Vergleich Hinweisreiz links > neutral in der linken Hemisphäre ($p < 0.05$, $k > 4$) der Gyrus fusiformis (-26, -70, -14), der transversale occipitale Sulcus (-32, -84, 28) sowie der Gyrus occipitalis medius (-50, -72, 8) und der anteriore Gyrus fusiformis (-24, -66, -19) aktiviert waren .

Dabei zeigten die Einzelprobanden auch hier nur in höheren visuellen Arealen einen Trend zu einem einheitlichen Aktivierungsmuster (Tab.III.1.5.).

<u>Anatomisches Gebiet</u>	<u>WBA</u>		<u>SPM</u>	
	<u>Hinweisreiz rechts > neutral</u>	<u>Hinweisreiz links > neutral</u>	<u>Hinweisreiz rechts > neutral</u>	<u>Hinweisreiz links > neutral</u>
CF	5	2	3	3
GL	4	2	1	0
GF	3	4	0	0
GOM	5	5	0	0
TOs/GOs	5	4	1	1

Tab.III.1.5.: Anzahl der Probanden, die in der Hemisphäre kontralateral zur Aufmerksamkeitsrichtung eine signifikante Modulation aufwiesen ($p < 0,05$ korrigiert für multiple Vergleiche bzw. $p < 0.05$ unkorrigiert für Areal CF). Spalte 1 benennt das anatomische Areal, Spalten 2-3 Ergebnisse der WBA-Analyse und Spalte 4-5 Ergebnisse der SPM-Analyse.

Bei allen Analysen zeigte sich, daß weder durch selektive noch durch nicht-selektive Aufmerksamkeitslenkung eine konsistente Modulation in V1 hervorgerufen wurde. Eine Analyse der Einzelprobanden ergab eine leichte Modulation von V1 in 5 der 12 Hemisphären beim Vergleich der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen, bzw. von 7 Hemisphären in den Vergleichen der selektiven Aufmerksamkeit mit neutral. Zudem zeigten die Ergebnisse der WBA, daß diese Methode sensitiver bei der Analyse hinweisreizbezogener Reize zu sein scheint.

Zusammenfassend waren in allen Vergleichen höhere visuelle Areale im Gyrus fusiformis, dem Gyrus occipitalis medius und dem transversalen occipitalen Sulcus relativ konsistent für alle Versuchspersonen aktiviert, ein Ergebnis, das sich auch in den Gruppenanalysen widerspiegelte.

1.2.2.3.2. Attendierte stimulusverarbeitungsbezogene BOLD-Antworten

1.2.2.3.2.1. Sensorische Aktivierung

Der Kontrast Neutralbedingung > Fixationsbedingung wurde berechnet, um die visuellen Verarbeitungspfade der physikalischen Stimuli zu identifizieren. Grundsätzlich zeigte sich dabei eine Aktivierung des ventralen Verarbeitungsstroms (V1-V4, Lateral-occipitale und inferior-temporale Areale) sowie eine schwächere Signifikanz im dorsalen Verarbeitungsstrom (Transversaler occipitaler und intraparietaler Sulcus, s. Tab.III.1.6.). Alle Probanden zeigten eine bilaterale sensorische Aktivierung in V1. Damit sind diese Ergebnisse der ereigniskorrelierten Analysen - sowohl mit SPM99 als auch mit WBA - mit denen aus der Blockanalyse nahezu identisch.

A.) Sensorische Aktivierung (linke Hemisphäre)						
<u>Anatomisches Gebiet</u>	<u>MNI-Koordinaten</u>			<u>z-Wert</u>	<u>WBA</u>	<u>SPM</u>
	<u>x</u>	<u>y</u>	<u>z</u>			
CF	-6	-78	10	3,11	6	6
GL	-12	-76	-8	4,61	5	3
GF	-28	-72	-14	6,65	6	4
GOM	-52	-70	10	4,46	6	5
TOs/GOs	-26	-86	36	3,23	4	5

B.) Sensorische Aktivierung (rechte Hemisphäre)						
<u>Anatomisches Gebiet</u>	<u>MNI-Koordinaten</u>			<u>z-Wert</u>	<u>WBA</u>	<u>SPM</u>
	<u>x</u>	<u>y</u>	<u>z</u>			
CF	8	-76	4	2,45	6	6
GL	10	-84	-4	3,78	5	4
GF	30	-84	-14	4,95	4	6
GOM	46	-80	6	6,41	5	4
TOs/GOs	28	-84	24	3,21	3	3

Tab.III.1.6.: Lokale Maxima für den Vergleich Neutralbedingung > Fixation in der linken (a) und rechten (b) Hemisphäre im Gruppenmittel (n=6). Pro anatomischer Region ist das lokale Maximum angegeben. Abkürzungen: s.Abb.III.1.11..

1.2.2.3.2.2. Selektive Aufmerksamkeitsbedingungen

Auch in dem Vergleich der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen wurden wie in der Blockanalyse sowohl der ventrale wie auch der dorsale Strom aktiviert. Hier umfassten die durch selektive Aufmerksamkeit modulierten Areale die calcarine

Fissur, den Gyrus lingualis, fusiformis, occipitalis medius, sowie den transversalen occipitalen Sulcus (Abb.III.1.15.; Tab.III.1.7.).

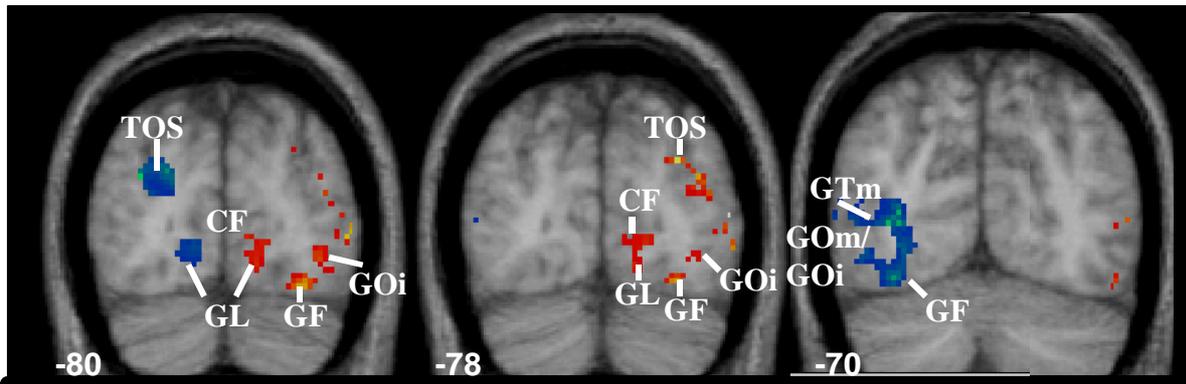


Abb.III.1.15.: Gruppenanalyse(n=6) der attendierten Stimuli rechts vs. links (Aufmerksamkeit rechts > links ist blau , Aufmerksamkeit links > rechts ist rot skaliert). Die Gruppenstatistik ($p < 0.05$, korrigiert für Clustergröße) wurde auf das anatomische Mittelwertsbild überlagert. Abkürzungen: s. Abb.III.1.11..

Eine Analyse der Einzelprobanden mit der WBA zeigte, daß alle Probanden in beiden Hemisphären eine V1-Modulation aufwiesen (Abb.III.1.16.; in 9 Hemisphären $p < 0.05$, korrigiert für multiple Vergleiche, in 2 Hemisphären $p < 0.001$ und in einer $p < 0.05$ unkorrigiert).

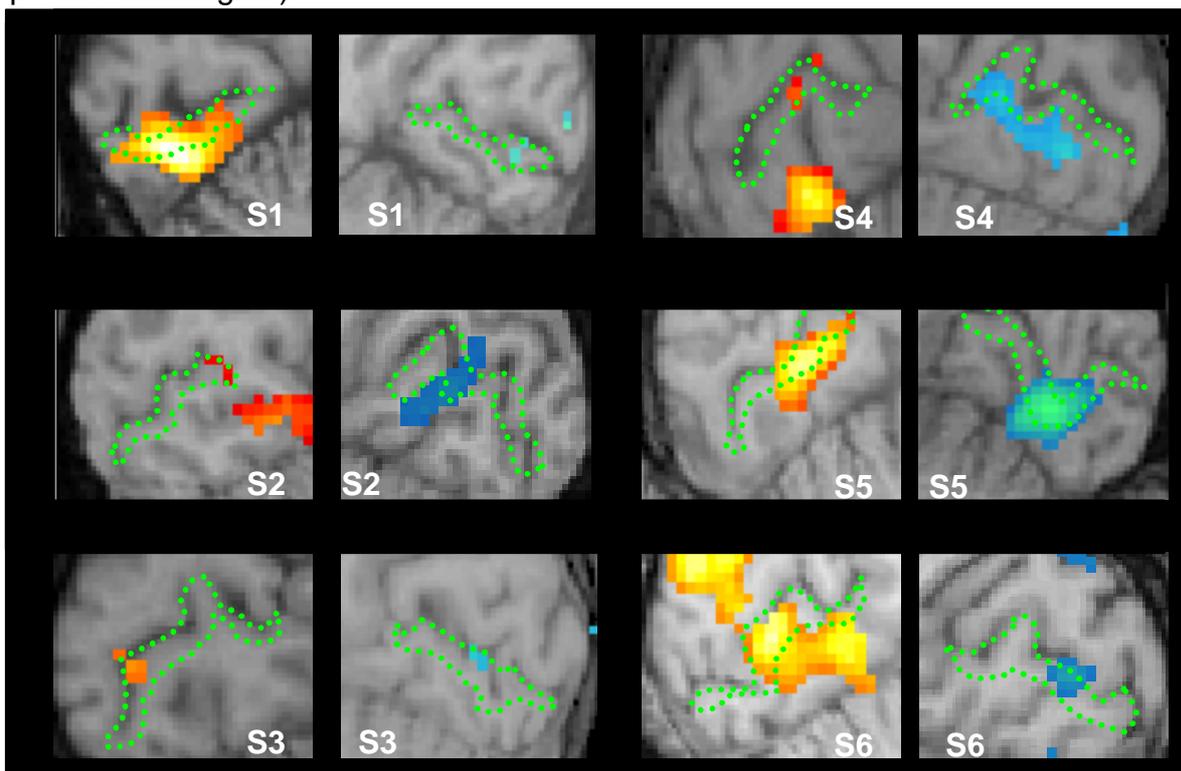


Abb.III.1.16.: Modulation visueller Areale durch selektive Aufmerksamkeit bei Einzelprobanden (S1-6) innerhalb sensorisch aktivierter Areale (Aufmerksamkeit rechts > links ist blau , Aufmerksamkeit links > rechts ist rot skaliert, $p < 0,05$, und inklusiv maskiert mit den sensorischen Aktivierungen mit der Schwelle von $p < 0.05$) überlagert auf die sagittalen Hirnschnitte der individuellen anatomischen Aufnahmen. Grüne gepunktete Linien fassen die untere Lippe der calcarinen Fissur.

Diese Bild ergab auch die SPM-Analyse, in der auch alle Probanden einen Effekt in der calcarinen Fissur zeigten (in 5 Hemisphären $p < 0.05$, korrigiert für multiple Vergleiche, in 2 Hemisphären $p < 0.001$, unkorrigiert und in 5 weiteren $p < 0.05$, unkorrigiert.). Durch Projektion aller Aktivierungen der Einzelprobanden auf individuelle retinotopen Karten konnte außerdem gezeigt werden, daß die attentionale Modulation als Isoexzentrizitätsband von V1 bis V4/V8 durch den visuellen Cortex dargestellt werden konnte und weiterhin den LO/MT-Komplex sowie die Area V3a/V7 in der Hemisphäre kontralateral zum attendierten Hemifeld umfaßte (Abb.III.1.18.).

<u>A.) Aufmerksamkeit rechts > links</u>						
<u>Anatomisches</u>	<u>MNI-Koordinaten</u>			<u>z-Wert</u>	<u>WBA</u>	<u>SPM</u>
<u>Gebiet</u>	<u>x</u>	<u>y</u>	<u>z</u>			
CF	-12	-84	0	4,02	6	6
GL	-14	-82	-8	2,10	5	4
GF	-34	-72	-14	6,99	3	5
GOM	-46	-70	4	3,16	5	5
TOs/GOs	-24	-82	26	8,01	5	4

<u>B.) Aufmerksamkeit links > rechts</u>						
<u>Anatomisches</u>	<u>MNI-Koordinaten</u>			<u>z-Wert</u>	<u>WBA</u>	<u>SPM</u>
<u>Gebiet</u>	<u>x</u>	<u>y</u>	<u>z</u>			
CF	8	-80	2	2,42	6	6
GL	10	-84	-6	3,25	6	3
GF	30	-84	-16	4,89	6	4
GOM	48	-80	10	6,41	5	3
TOs/GOs	28	-80	30	5,43	6	5

Tab.III.1.7.: Lokale Maxima der Gruppenanalyse für den Vergleich der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen ($p < 0.05$, unkorrigiert). Die Spalten 6 und 7 zeigen die Anzahl der Probanden, die in den in Spalte 1 genannten Arealen eine signifikante Modulation in der WBA- bzw. SPM-Analyse zeigten ($p < 0.05$, korrigiert für multiple Vergleiche, bzw. $p < 0.05$ unkorrigiert für das Areal CF) zeigten. Abkürzungen s. Abb.III.1.11.

1.2.2.3.2.3. Selektive Aufmerksamkeitsbedingungen vs. Neutralbedingung

In den Differenzen der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen mit der Neutralbedingung ergab sich ein ähnliches Bild wie in der Blockanalyse. Dies bedeutet, daß nahezu gleiche Areale wie in dem Vergleich der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen miteinander moduliert waren, und die in diesen

Vergleichen (Aufmerksamkeit rechts > neutral bzw. Aufmerksamkeit links > neutral) beeinflussten Gebiete auch in dem Vergleich Neutralbedingung vs. Fixation (sensorischen Aktivierung) moduliert waren (s.Tab.III.1.8.). Modulierte Areale waren dabei die calcarine Fissur, die Gyri lingualis, fusiformis, occipitalis medius, sowie der transversalen occipitalen Sulcus kontralateral zur attendierten Seite.

<u>A.) Aufmerksamkeit rechts > neutral</u>						
<u>Anatomisches</u> <u>Gebiet</u>	<u>MNI-Koordinaten</u>			<u>z-Wert</u>	<u>WBA</u>	<u>SPM</u>
	<u>x</u>	<u>y</u>	<u>z</u>			
CF	-12	-84	0	3,55	6	6
GL	-16	-80	-8	2,41	5	4
GF	-28	-76	-14	5,98	3	5
GOM	-48	-72	6	3,12	5	5
TOs/GOs	-24	-80	28	8,12	5	4

<u>B.) Aufmerksamkeit links > neutral</u>						
<u>Anatomisches</u> <u>Gebiet</u>	<u>MNI-Koordinaten</u>			<u>z-Wert</u>	<u>WBA</u>	<u>SPM</u>
	<u>x</u>	<u>y</u>	<u>z</u>			
CF	8	-84	6	3,73	6	6
GL	6	-82	-14	4,43	6	4
GF	26	-68	-16	3,11	5	3
GOM	42	-74	2	6,34	3	6
TOs/GOs	30	-76	20	6,04	5	5

Tab.III.1.8.: Lokale Maxima der Gruppenanalyse für den Vergleich der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen > Neutral ($p < 0.05$, unkorrigiert). Die Spalten 6 und 7 zeigen die Anzahl der Probanden, die in den in Spalte 1 genannten Arealen eine signifikante Modulation in der WBA- bzw. SPM-Analyse zeigten ($p < 0.05$, korrigiert für multiple Vergleiche, bzw. $p < 0.05$ unkorrigiert für das Areal CF) zeigten. Abkürzungen s. Abb.III.1.11..

Auch hier zeigten alle Einzelprobanden sowohl in der WBA- als auch der SPM-basierten Analyse eine Modulation in V1 kontralateral zur attendierten Seite (Tab.III.1.8.; Abb.III.1.17.). Zudem unterschieden sich die Modulationen in V1 im Vergleich zwischen Aufmerksamkeit rechts vs. links mit Aufmerksamkeit rechts/links vs. neutral weder in der (Repeated-Measures-ANOVA mit den within-Subject-Faktoren Subtraktionsart (Stufen selektive Aufmerksamkeitsbedingungen gegeneinander und selektive Aufmerksamkeitsbedingungen gegen Neutralbedingung) und Hemisphäre ergaben keine signifikanten Effekte für die Subtraktionsart (WBA-Analyse: $F(1,5)=1,936$; $p=0,22$; SPM-Analyse: $F(1,5)=0,42$; $p=0,55$).

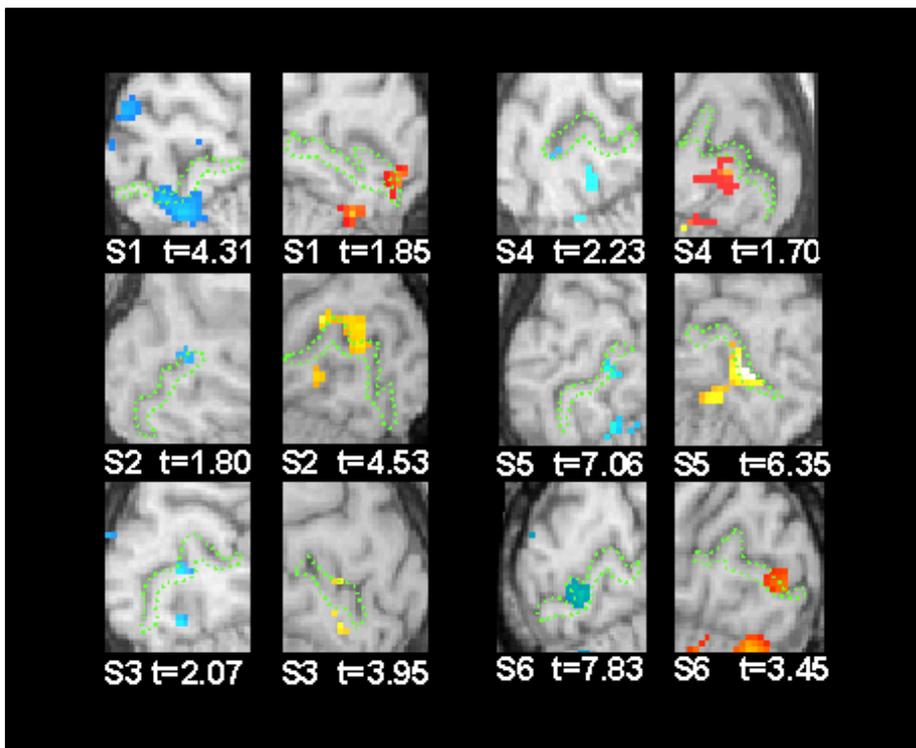


Abb.III.1.17.: Modulation visueller Areale durch selektive Aufmerksamkeit bei Einzelprobanden (S1-6) innerhalb sensorisch aktivierter Areale (Aufmerksamkeit rechts > neutral ist blau, Aufmerksamkeit links > neutral ist rot skaliert, $p < 0,05$, und inklusiv maskiert mit den sensorischen Aktivierungen mit der Schwelle von $p < 0,05$); überlagert auf die coronaren Hirnschnitte der individuellen anatomischen Aufnahmen. Grüne gepunktete Linien fassen die untere Lippe der calcarinen Fissur.

1.2.3. Zusammenfassung

Die Ergebnisse dieses Experiments zeigen, daß frühe visuelle Areale nur während der Stimulusverarbeitung attentional moduliert werden, während die Ausrichtung des attentionalen Fokus höhere Areale moduliert (Abb.III.1.18.).

Dabei spielt es keine Rolle für die Modulation des primär visuellen Cortex, ob die selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen gegeneinander getestet oder mit einer Neutralbedingung verglichen werden, wobei die hohe Übereinstimmung zweier Analysemethoden ein weiteres Indiz für die Robustheit dieses attentionalen V1-Effekts ist. Die Modulation visueller Areale gestaltet sich demnach folgendermaßen: Während der Ausrichtung der visuellen Aufmerksamkeit werden höhere visuelle Areale wie V4/ V8, V3A, und V7 sowie der MT/LO-Komplex kontralateral zur attendierten Seite beeinflusst, während erst durch die Präsentation des visuellen Stimulus und die damit verbundene Stimulusverarbeitung die Areale V1 bis VP aktiviert werden. In höheren visuellen Arealen überlappt die durch Aufmerksamkeitslenkung und attentional modulierter Stimulusverarbeitung hervorgerufene Modulation (Abb.III.1.18.).

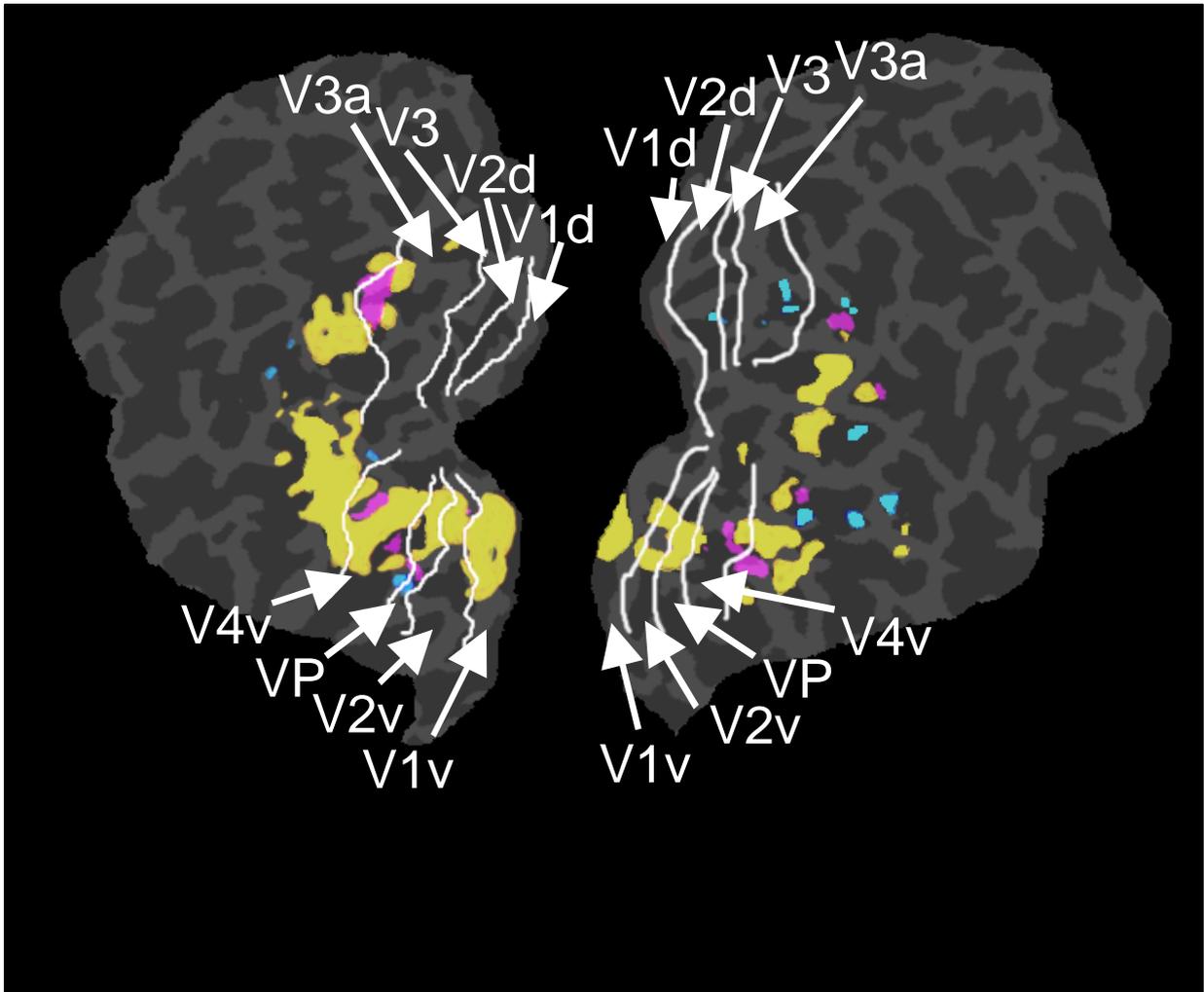


Abb.III.1.18.: Attentionale Modulationen eines Einzelprobanden beim Vergleich Aufmerksamkeit links > rechts und umgekehrt in der jeweils kontralateralen Hemisphäre. Hinweisreizbezogene Modulationen sind blau, stimulusbezogene Modulationen sind gelb, überlappende hinweisreiz- und stimulusbezogene Modulationen sind pink skaliert ($p < 0.05$, korrigiert für multiple Vergleiche). Aktivierungen wurden auf den entfalteten Occipitallappen des Probanden projiziert. Aus der Retinotopie gewonnene Grenzen visueller Areale sind in weiß dargestellt.

2. Experiment 2 - Zeitliche Korrelate visuell-räumlicher Aufmerksamkeit

In einem Folgeexperiment sollte nun der genaue Zeitverlauf aufmerksamkeitsmodulierter Stimulusverarbeitung untersucht werden (s. II.1.3.2.). Dazu wurden die aufmerksamkeitsmodulierten stimulusbezogenen neuronalen Antworten mittels ereigniskorrelierten Potentialen (EKP) und Magnetfeldern (EKMF) in einem vergleichbaren experimentellen Design wie in Experiment 1 mit denselben sowie drei zusätzlichen Probanden aufgezeichnet.

2.1. Methodik

Neun Probanden (6 männlich, Durchschnittsalter: 27,3 Jahre, Range: 19-31 Jahre) ohne psychiatrische oder neurologische Störungen nahmen an dem Experiment teil, nachdem sie über den Zweck der Untersuchung aufgeklärt worden waren und schriftlich ihr Einverständnis, an der Untersuchung teilzunehmen, gegeben hatten.

Die Stimuli bestanden wie in Experiment 1 aus 3x3 Kreuzsymbolen die einem sinusoidal modulierten Schachbrettmuster (2 Zyklen pro Grad) überlagert waren. In der zentralen Position dieses Stimulus' befand sich ein "T", das in 50% der Stimuluspräsentationen aufrecht stand und in den anderen 50% invertiert war. Stimuli wurden immer bilateral im rechten und linken oberen visuellen Quadranten 6° rechts und links und 3° über einem zentralen Fixationspunkt präsentiert. Die Stimuli selbst hatten eine Ausdehnung von 5° und der Abstand von Fixationspunkt zum inneren Stimulusrand betrug 3.5° (Abb.III.1.1.). Jede Aufmerksamkeitsbedingung wurde durch einen Hinweisreiz eingeleitet, auf den eine Sequenz von 10 bilateralen Stimuli folgte.

Die Aufgabe der Versuchspersonen in diesem Experiment war identisch mit der Aufgabe aus Experiment 1. Während der gesamten Messung den Fixationspunkt zu fixieren, und im Falle eines nach rechts oder links zeigenden Pfeils (symbolischer Hinweisreiz) den Aufmerksamkeitsfokus auf den Ort zu richten, der durch einen Punkt markiert war und an dem die zu diskriminierenden Stimuli auftreten würden, ohne dabei die Augen zu bewegen.

Im Falle eines neutralen Hinweisreizes war die Aufgabe, die Aufmerksamkeit am Fixationspunkt zu halten, und lediglich das Erscheinen der bilateralen Stimuli durch

einen Tastendruck anzuzeigen (Neutralbedingung, Kontrolle 1). Die Antworten wurden mit Zeige- und Mittelfinger einer Hand gegeben, die nach der Hälfte des Experiments gewechselt wurde. Im Gegensatz zu fMRI-Experimenten, in denen eine Kontrollbedingung (wie Fixation, s. Experiment), gegen die getestet wird, nötig ist, braucht das EKP/EKMF keine Kontrollbedingung, da die Potentiale absolut interpretiert werden können. Daher wurde diese Fixationsbedingung nicht im EKP/EKMF-Experiment dargeboten.

Die Präsentationsdauer jeder Bedingung (Aufmerksamkeit rechts(B1)/links(B2)/neutral(B3)) betrug 18 Sekunden, wobei in den drei Aufmerksamkeitsbedingungen (B1-3) der Hinweisreiz für 500 ms präsentiert wurde und nach weiteren 500 ms (20%) bzw. 3500 ms (80%) wurde eine Sequenz von 10 bilateralen Stimuli präsentiert (Stimuluspräsentationsdauer 200 ms, durchschnittlicher Interstimulus-interval: 1 s, Range: 0.8-4 s, poissonverteilt). Die Poissonverteilung wurde beibehalten, um Experiment 1 so genau wie möglich ins EKMF/EKP zu übertragen.

Bevor die Probanden an der eigentlichen EKMF/EKP-Messung teilnahmen, nahmen sie an einer Trainingssitzung außerhalb der MEG-Kammer teil, wobei das Experiment geübt wurde, bis die Anzahl der korrekten Antworten in jeder der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen mindestens 75% betrug.

Relevante Vergleiche waren zum ersten die Bedingungen Aufmerksamkeit rechts vs. links, sowie Aufmerksamkeit rechts/links vs. neutral (getrennt für hinweisreiz- und auch für stimulousevozierte Signale). Der erste Vergleich sollte die Hirnareale zeigen, die selektiv durch Aufmerksamkeit moduliert werden, weil in dieser Art von experimentellem Design sämtliche physikalischen Stimulationsbedingungen gleichgehalten wurden und nur zwei aufgabenbezogene Zustände verglichen werden. Da jedoch bestimmte Quellen, wie z.B. solche im primär visuellen Cortex der rechten und linken Hemisphäre, aufgrund ihrer anatomischen Nähe im EKP/EKMF sonst schwer zu unterscheiden wären, könnte ein Vergleich der selektiven mit der neutralen Aufmerksamkeitsbedingung eine Modulation in primär visuellen Arealen deutlicher zeigen, da in der Neutralbedingung die Modulation im primär visuellen Cortex nicht vorhanden sein sollte. Diese Vergleiche zwischen selektiven Aufmerksamkeits- und der Neutralbedingung schien aufgrund der Ergebnisse aus Experiment 1, die eine weitgehende Übereinstimmung aktivierter Regionen in den Vergleichen der Bedingungen Aufmerksamkeit rechts vs. links sowie Aufmerksamkeit rechts vs. neutral und Aufmerksamkeit links vs. neutral feststellten, gerechtfertigt.

Die Übereinstimmung spricht dafür, daß die Modulation in den gefundenen Arealen spezifisch für selektive Aufmerksamkeit und kein allgemeines Aktivierungsphänomen ist.

2.1.1. Datenaufzeichnung

MEG-Daten wurden mit einer Aufzeichnungsrate von 255 Hz und einer Bandbreite von 0 Hz bis 50 Hz aufgenommen. Dazu wurde ein MEG-Ganzkopfsystem benutzt (Magnes 2500 WH, 4-D-Neuroimaging), das mit 148 Magnetometern als supraleitende Sensoren (Squids) ausgestattet war. EEG-Daten wurden simultan von 32 Elektroden aufgezeichnet (Fp1, Fp2, F7, F3, Fz, F4, F8, FC1, FC2, T7, C3, Cz, C4, T8, CP1, CP2, P7, P3, Pz, P4, P8, PO7, PO3, PO4, PO8, Oz, O9, Iz, und O10, linker Mastoid, rechtes horizontales and vertikales EOG gemäß des erweiterten 10-20 Systems der American Electroencephalographic Society (1994)). Die Elektroden waren dabei an einer Elektrocap-EEG-Haube angebracht und wurden über einen Synamps-Verstärker weitergeleitet. Die EEG-Aufzeichnung erfolgte mit derselben Aufzeichnungsrate und Bandbreite wie die MEG-Aufzeichnung. Die Koordinaten der MEG-Sensoren wurden in Bezug zum Kopf des Probanden mit einem räumlichen Digitalisierungsapparat (Polhemus Fastrack) lokalisiert: Die Lokalisationen von fünf Spulen, die auf dem Kopf des Probanden plaziert waren, wurden zusammen mit vier anatomischen Landmarken digitalisiert (Nasion, Inion, linker und rechter preaurikulärer Punkt). Die Koordinaten der EEG-Elektroden wurden mit derselben Apparatur kolokalisiert. Nachdem der Proband im MEG plaziert worden war, wurde ein sinusförmiger Gleichstrom durch alle Spulen geleitet. Die so entstehenden Magnetfelder wurden mit dem MEG aufgenommen und ermöglichten so eine Kopflokalisation bezüglich des MEG-basierten Koordinatensystems. Kopfbewegungen während der Messung wurden durch stabilisierende Schaumkissen minimiert. Zusätzlich wurde die Kopfposition zu Beginn des Experiments mittels einer Infrarotkamera, die auch zur Augenüberwachung diente, und deren Ausgabe im Aufzeichnungsraum auf einem Monitor präsentiert wurde, aufgezeichnet und bei starken Abweichungen während der Messung korrigiert. Ebenso wurden Probanden nach Beendigung jedes Experimentalblocks auf eventuelle Augenbewegungen aufmerksam gemacht. Die Koregistrierung der MEG-Sensoren und EEG-Elektroden mit den individuellen strukturellen MR-Bildern (Ganzkopf-T1-gewichtete Bilder (räumliche Auflösung: 1 mm x 1 mm x 1.5 mm, in-plane resolution: 256 x 256, 124

Schichten, no gap, aufgenommen mit einer Quadrature-Kopfspule (3D spoiled gradient echo sequence (SPRG), TR/TE/flip angle = 24 ms/8 ms/24°) wurde mittels einer interaktiven Identifizierung der anatomischen Landmarken in der strukturellen MR-Bildern durchgeführt.

2.1.2. EKMF/EKP Datenverarbeitung

2.1.2.1. EKP-Datenverarbeitung

Nach der Artefaktentfernung (Peak-zu-Peak-Amplitudenkriterium von 100 μ V) wurden die EKP-Epochen von 1 Sekunde für jede Aufmerksamkeitsbedingung selektiv gemittelt (Aufmerksamkeit rechts, links, und neutral), wonach die EKP-Komponenten als mittlere Amplituden in bestimmten Latenzabschnitten bezüglich einer 200-ms Prästimulusbaseline quantifiziert wurden. Aus den gemittelten EKPs der einzelnen Versuchspersonen wurden danach kanal- und bedingungsweise Gruppenmittel gebildet.

2.1.2.2. EKMF-Datenverarbeitung

Da die MEG-Aufzeichnungen sehr sensitiv und daher anfällig für Störeinflüsse der Umgebung sind, wurden für jeden Probanden diese Störeinflüsse vor der Artefakterkennung in einem ersten Schritt aus den MEG-Daten entfernt, indem eine gewichtete Summe von MEG-Referenzsignalen - gemessen mit 8 zusätzlichen Sensoren, die 20 cm von der Innenoberfläche des MEG-Helms plaziert waren - von jedem Kanal der MEG-Aufzeichnungen subtrahiert wurde (s. Robinson, 1989). In einem zweiten Schritt wurden die artefaktbehafteten Epochen aus den Daten entfernt (Peak-zu-Peak-Amplitudenkriterium von 5 pT). EKMFs wurden aus den Einzelepochen für jede Aufmerksamkeitsbedingung selektiv gemittelt (Aufmerksamkeit rechts, links, und neutral), wobei jede Einzelepoch eine Länge von 1,2 s besaß und eine 200 ms Prästimulusbaseline einschloß, die später als Referenzintervall für Amplitudenmessungen benutzt wurde.

Für die Gruppenmittel wurden die ERMFs der Einzelprobanden auf eine standardisiertes Gitter von 164 virtuellen Sensorpositionen gemäß einer Methode nach Ilmoniemi (1993) repositioniert, die in dem Programm ASA implementiert ist (A.N.T. Software, Enschede/Holland). Von diesen "normalisierten" Datensätzen wurden die Feldverteilungen der Gruppenmittel berechnet.

2.1.3. Statistik

In der relevanten occipitalen Region wurden die aufmerksamkeitsmodulierten EKP/EKMF-Komponenten des Gruppenmittels untersucht. Die korrespondierenden, baseline-korrigierten EKP-Amplitudenwerte wurden dazu für jede Versuchsperson in den relevanten Latenzbereichen kalkuliert, wobei für die EKP-Analyse nur posteriore Elektroden aus dem Gebiet, in dem die Aufmerksamkeit-rechts- vs. -links-Differenz des Gruppenmittels die höchste Feldstärke zeigte, genutzt wurden.

Für die ereigniskorrelierten magnetischen Felder wurden die baseline-korrigierten Amplitudenwerte pro Proband als Mittelwert für die relevanten Latenzbereiche über die vier Sensoren berechnet, die die Region mit der höchsten Feldstärke in der Differenzverteilung Aufmerksamkeit-rechts vs. links des Gruppenmittels bedeckten. Diese Amplitudenmittelwerte von Sensorengruppen, die symmetrisch zur Kopfmittellinie angeordnet waren, wurden in einer Repeated-Measures-ANOVA (SPSS, 10.0; SPSS Inc.) mit den within-subject-Faktoren Hemisphäre and Aufmerksamkeitsseite analysiert. Die korrespondierenden Analysen wurden separat für alle signifikanten Zeitbereiche durchgeführt.

Zusätzlich wurden die Verhaltensdaten (Reaktionszeit und Antwortgenauigkeit) mittels einer Repeated-Measures-ANOVA mit den within-subject-Faktoren Aufmerksamkeitsrichtung (rechts, links, neutral) und Position (1-10) ausgewertet.

Da die Aufgabe in Experiment 2 identisch mit der in Experiment 1 ist, wurden zudem die Verhaltensdaten (Reaktionszeit und Antwortgenauigkeit) aus beiden Experimenten für die Probanden, die an beiden Experimenten teilnahmen, miteinander verglichen (within-subject-Faktoren Aufmerksamkeitsrichtung (rechts, links, neutral) und Experiment (1,2)).

2.1.4. Dipolmodellierung

Für individuelle und Gruppenmittel-EKPs in den Latenzbereichen, die für das Gruppenmittel im Vergleich Aufmerksamkeit-rechts vs. links signifikant waren, wurden "equivalent current dipoles" (ECD) für die Feldverteilungen der spezifischen occipitalen Komponenten modelliert, indem der durchschnittliche Fehler der kleinsten Quadrate zwischen Modellösung und gemessenen Daten minimiert wurde (Curry4.0, Neurosoft Inc., USA).

Die individuellen Modelldipole wurden dabei in realistischen Kopfmodellen sogenannten "boundary element models" (BEM) berechnet. Die BEMs wurden dadurch gebildet, daß die einzelnen Kopfbereiche (Liquor, Knochen, graue Substanz) der Einzelprobanden interaktiv segmentiert wurden. Da magnetische Felder anders als elektrische durch die unterschiedlichen Leitfähigkeits- und Absorptionseigenschaften verschiedener interkranialer Strukturen kaum beeinflußt werden, wurde für die Dipolmodellierung gemäß Croizoux et al. (1999) aus EKMFs ein Einkompartiment-BEM (Liquor) benutzt, während für die EKP-Dipolmodellierung ein Dreikompartiment-Modell benutzt wurden (bestehend aus Liquor, Knochen, graue Substanz). Für die Modellierung der Gruppenmitteldaten wurde das BEM eines repräsentativen Probanden, das eine mittlere Hirngröße innerhalb der Stichprobe aufwies, genutzt.

Separate Dipolmodelle wurden in denselben Zeitintervallen wie für die EKPs für die Vergleiche zwischen den drei Aufmerksamkeitsbedingungen berechnet (Aufmerksamkeit rechts vs. links, Aufmerksamkeit rechts vs. Neutral, Aufmerksamkeit links vs. Neutral). Zusätzlich wurde die sensorisch evozierte C1/M1-Komponente mit einem einzigen ECD sowohl für EKP- als auch EKMF-Verteilungen modelliert. Bei der Modellanpassung wurden Ort und Orientierung des Modelldipoles prinzipiell dahingehend iterativ adjustiert, daß der Fehler zwischen gemessenen und modellierten Lösungen minimiert wurde. Da der Fokus dieser Studie auf attentionalen Modulationen in occipitalen Hirnregionen lag, wurde im Rahmen der Modellierungslogik besonderer Wert darauf gelegt, den Fehler in posterioren Hirnregionen während dieses iterativen Prozesses der besten Anpassung zu minimieren.

Manche aufmerksamkeitsmodulierten Feldverteilungen benötigten mehrere Dipole, um eine adäquate Modellanpassung zu gewährleisten. Ein einzelner Dipol im medialen Occipitallappen ergab dabei generell die beste Lösung im Latenzbereich der Effekte. Um jedoch das minimale Kriterium einer akzeptablen Anpassungsgüte zu erreichen (für Gruppenmittelfeldverteilungen: 90% goodness of fit (GOF) über alle benutzten Kanäle), wurden bis zu zwei weitere Dipole ins Modell inkorporiert, die in zentralen und parietalen Regionen lokalisiert waren (3-ECD-Modell), bis das minimale Akzeptanzkriterium erreicht war. Die Strategie bei der Dipolmodellierung für Einzelprobanden folgte dabei obiger Logik. Dabei wurde das minimale GOF-Kriterium

für Einzelprobanden auf 80% gesetzt, um dem geringeren Signal- Rausch-Verhältnis Rechnung zu tragen.

2.2. Ergebnisse aus Experiment 2:

2.2.1. Verhaltensdaten

Die Reaktionszeiten lagen bei 514 ms(+/- 17 ms) bzw. 516 ms (+/- 16 ms) für die Aufmerksamkeit-rechts- und -links-Bedingungen, während die Reaktionszeit für die Neutralbedingung bei 344 ms (+/- 10 ms) lag. Eine zweifaktorielle Repeated-Measures-ANOVA (SPSS 10.0, SPSS Inc.) zeigte für den within-subject-Faktor Aufmerksamkeit mit den 3 Faktorstufen Aufmerksamkeit rechts, links und neutral, daß sich die Aufmerksamkeitsbedingungen signifikant unterschieden ($F(2,7)=27,452$; $p=0,001$), wobei zwischen den Bedingungen Aufmerksamkeit rechts und links keine signifikanten Unterschiede auftraten (Post-hoc-Vergleich (bonferroni-korrigiert): $p=1,00$ (unkorrigiert, $p>0,861$)), während sich die Neutralbedingung signifikant von beiden Bedingungen selektiver Aufmerksamkeit unterschied (Post-hoc-Vergleich (bonferroni-korrigiert): $p<0,001$).

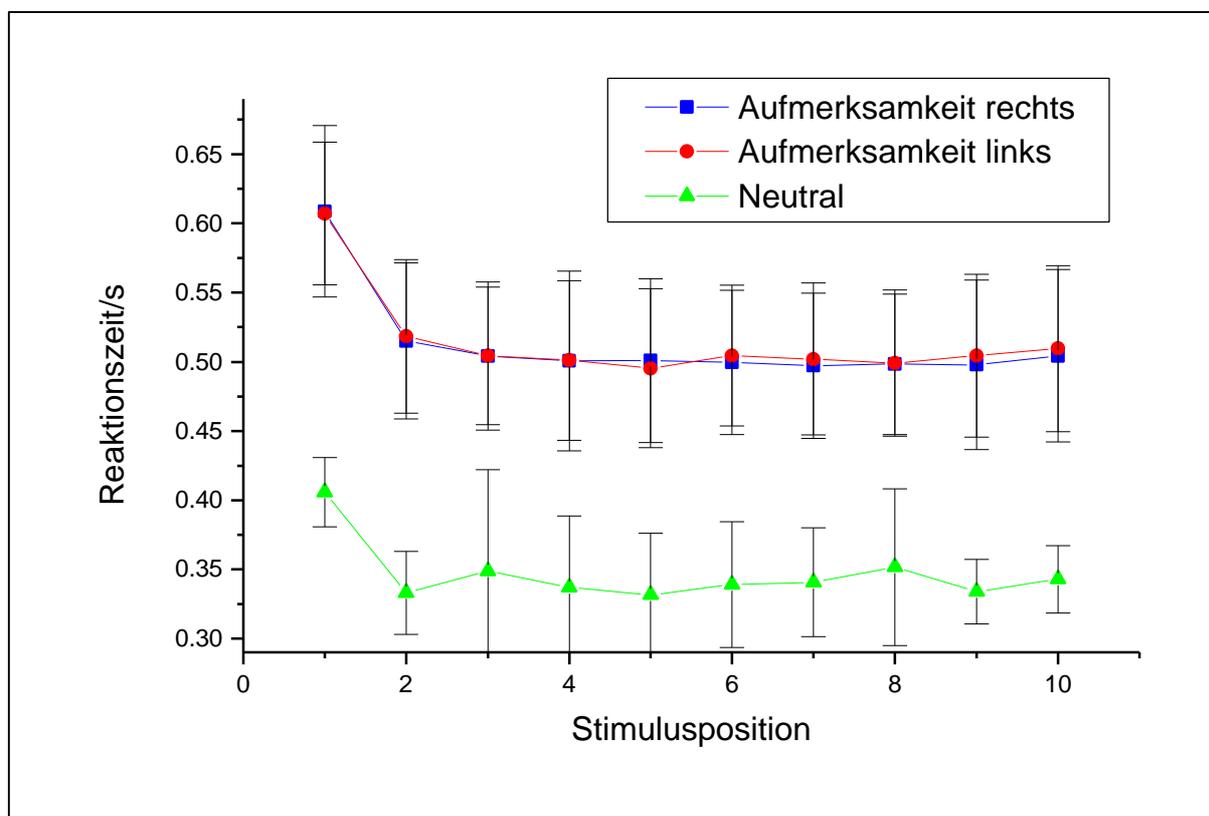


Abb. III.2.1.: Mittlere Reaktionszeiten (und Standardabweichungen) in Sekunden in Abhängigkeit der Stimulusposition im Gruppenmittel ($n=9$). Der blaue Graph steht für die über alle Bedingungen gepoolte Reaktionszeit, der rote Graph für die über die selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen gepoolte Reaktionszeit und der grüne Graph für die Reaktionszeiten der Neutralbedingung.

Der zweite Faktor Stimulusposition (Position 1 -10) zeigte ebenso einen signifikanten Effekt (Greenhouse-Geisser: $F(df\ 1,310) = 49,378$; $p < 0,001$), während die zweifaktorielle Interaktion keinen Effekt aufwies (Greenhouse-Geisser: $F(df\ 3,556) = 1,143$; $p < 0,356$). Die Post-hoc-Vergleiche der Reaktionszeiten aller Positionen gegeneinander ergaben, daß sich nur die Reaktionszeit der ersten Position von denen aller anderen unterschied ((Bonferroni-korrigiert) $p < 0,02$).

Wie aus Abbildung III.2.1. ersichtlich, unterschieden sich die Reaktionszeiten in Abhängigkeit der Stimulusposition über die verschiedenen Aufmerksamkeitsbedingungen nicht signifikant (s.o. Interaktionswahrscheinlichkeiten).

Die Verhaltensmaße der Antwortgenauigkeit waren 82,0% (+/- 10%), 84,6% (+/- 9%) und 86,2% (+/- 6%) für die Bedingungen Aufmerksamkeit rechts, links und neutral. Eine zweifaktorielle Repeated-Measures-ANOVA (SPSS 10.0, SPSS Inc.) zeigte für den within-subject-Faktor Aufmerksamkeit mit den 3 Faktorstufen Aufmerksamkeit rechts, links und Neutral, daß sich die einzelnen Aufmerksamkeitsbedingungen nicht signifikant unterschieden ($F(2,7) = 0,765$; $p = 0,5$). Dahingegen wurde der Positionseffekt signifikant (Greenhouse-Geisser: $F(df2,456) = 4,614$; $p = 0,005$), während auch hier die Interaktion nicht signifikant wurde (Greenhouse-Geisser: $F(df2,446) = 1,372$; $p = 0,232$). Die Post-hoc-Analyse der Positionseffekte ergab, daß sich Position 1 signifikant von Position 2-6 unterschied ($p < 0,036$, unkorrigiert), sowie, daß sich die späten Positionen signifikant von den mittleren unterschieden (Position 10 von 2-6, 9 von 5 und 6, 8 von 2 und 6, und 7 von 2,5 und 6). Abbildung III.2.2. zeigt den Verlauf der Antwortgenauigkeit über die Positionen und stellt dar, daß die Genauigkeit vom 1. zum zweiten Stimulus ansteigt, bis zum 6. stabil bleibt (Mittel: 87,6 +/- 0,2%), um vom 7. zum 10. Stimulus auf einem geringeren Niveau (83,3% +/- 0,3%) stabil zu bleiben.

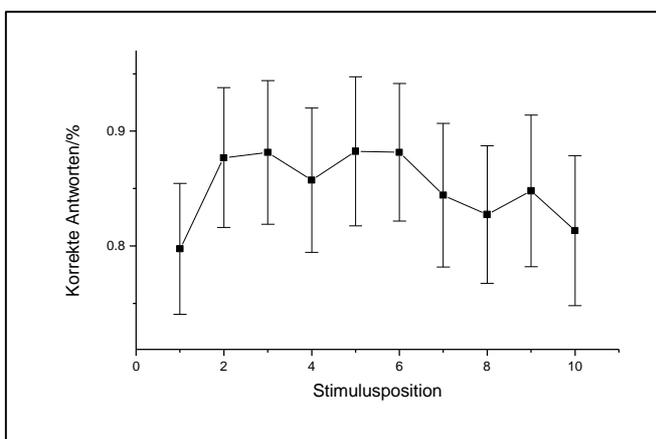


Abb.III.2.2.: Mittlere Antwortgenauigkeit in Prozent (und Standardabweichung) in Abhängigkeit der Stimulusposition (Gruppenmittel: $n=9$). Der Graph steht für die über alle Bedingungen gepoolte Akkuranz, wobei die einzelnen Bedingungen aufgrund ihrer nicht signifikanten Unterschiede hier nicht einzeln dargestellt wurden.

Der Vergleich zwischen fMRI und MEG-Reaktionszeiten, die in Tabelle III.2.1. zusammengefaßt sind, zeigte, daß der Aufmerksamkeitseffekt in beiden vorhanden ist ($F(2,4)= 66,218$; $p<0,001$), wobei der Post-hoc-Vergleich auch hier zeigt, daß nur der Vergleich von selektiven mit nichtselektiven Aufmerksamkeitsbedingungen signifikant ist ($p<0,001$ (bonferroni-korrigiert)). Der within-subject-Faktor Modalität mit den Stufen MEG und FMRI zeigte keine signifikante Veränderung, wohl aber einen Trend zu kürzeren Reaktionszeiten in der MEG-Untersuchung ($F(1,5)= 5,559$; $p=0.065$), während die Interaktion nicht signifikant war ($F(2,4)= 4,464$; $p<0,096$).

Reaktionszeiten	Mittelwert in Millisekunden	Standardabweichung in Millisekunden
MEG: Aufmerksamkeit rechts	510	51
FMRI: Aufmerksamkeit rechts	565	42
MEG: Aufmerksamkeit links	514	53
FMRI: Aufmerksamkeit links	577	29
MEG: Aufmerksamkeit neutral	341	24
FMRI: Aufmerksamkeit neutral	328	31
MEG: gesamt	455	44
FMRI: gesamt	490	33

Tabelle III.2.1.: Mittlere Reaktionszeiten für die unterschiedlichen Aufmerksamkeitsbedingungen in FMRI und MEG-Experiment sowie die mittleren Gesamtreaktionszeiten in beiden Experimenten gemittelt über 6 Probanden, die an beiden Experimenten teilnahmen.

Der Vergleich zwischen fMRI- und MEG-Daten zur Anzahl der korrekter Antworten, die in Tabelle III.2.2 dargestellt werden, zeigte, daß hier weder Aufmerksamkeitseffekt ($F(2,4)=1,731$; $p=0,287$), noch ein Modalitätseffekt vorliegt ($F(1,5)=3,286$; $p=0,130$), und auch die Interaktion keinen Effekt zeigt ($F(2,4)= 0,132$; $p=0,880$).

Anzahl korrekter Antworten in %	Mittelwert in Prozent	Standardabweichung in Prozent
MEG: Aufmerksamkeit rechts	83,4	10,9
FMRI: Aufmerksamkeit rechts	89,7	3,9
MEG: Aufmerksamkeit links	83,5	11,1
FMRI: Aufmerksamkeit links	88,0	3,8
MEG: Aufmerksamkeit neutral	87,8	7,2
FMRI: Aufmerksamkeit neutral	94,0	2,4
MEG: gesamt	84,9	9,7
FMRI: gesamt	90,6	3,4

Tabelle III.2.2.: Mittlere Antwortgenauigkeit für die unterschiedlichen Aufmerksamkeitsbedingungen in FMRI und MEG-Experiment sowie die mittleren Reaktionszeiten in beiden Experimenten gemittelt über 6 Probanden, die an beiden Experimenten teilnahmen.

2.2.2. Ergebnisse der EKP-Analyse der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen

2.2.2.1. Statistische Analyse der EKPs

Die EKP-Mittelwertswellen wiesen eine initiale C1-Komponente (Beginn bei ca. 60 ms, Maximum bei 90-95 ms) mit einem medio-parietalen Feldmaximum auf, der eine P1-Komponente folgte (Beginn bei ca. 70 ms, Maximum bei 110-120 ms), die an lateralen occipito-temporalen Elektroden maximal war (Abb.III.2.3.). Zudem war eine occipito-parietale N1-Komponente (Beginn bei ca. 140 ms, Maximum bei 160-170 ms) und eine weiter distribuierte P2-Komponente zu sehen (Beginn bei ca. 200 ms, Maximum bei 220-230 ms)(Abb.III.2.3.). Die Mittelwertsspannungsverteilungen auf die Hinweisreize wiesen bei den Einzelprobanden zu viele Artefakte auf und zeigten zudem in vorangegangenem Experiment 1 keine signifikante aufmerksamkeitsspezifische Modulation, so daß sie hier nicht weiter betrachtet werden sollen.

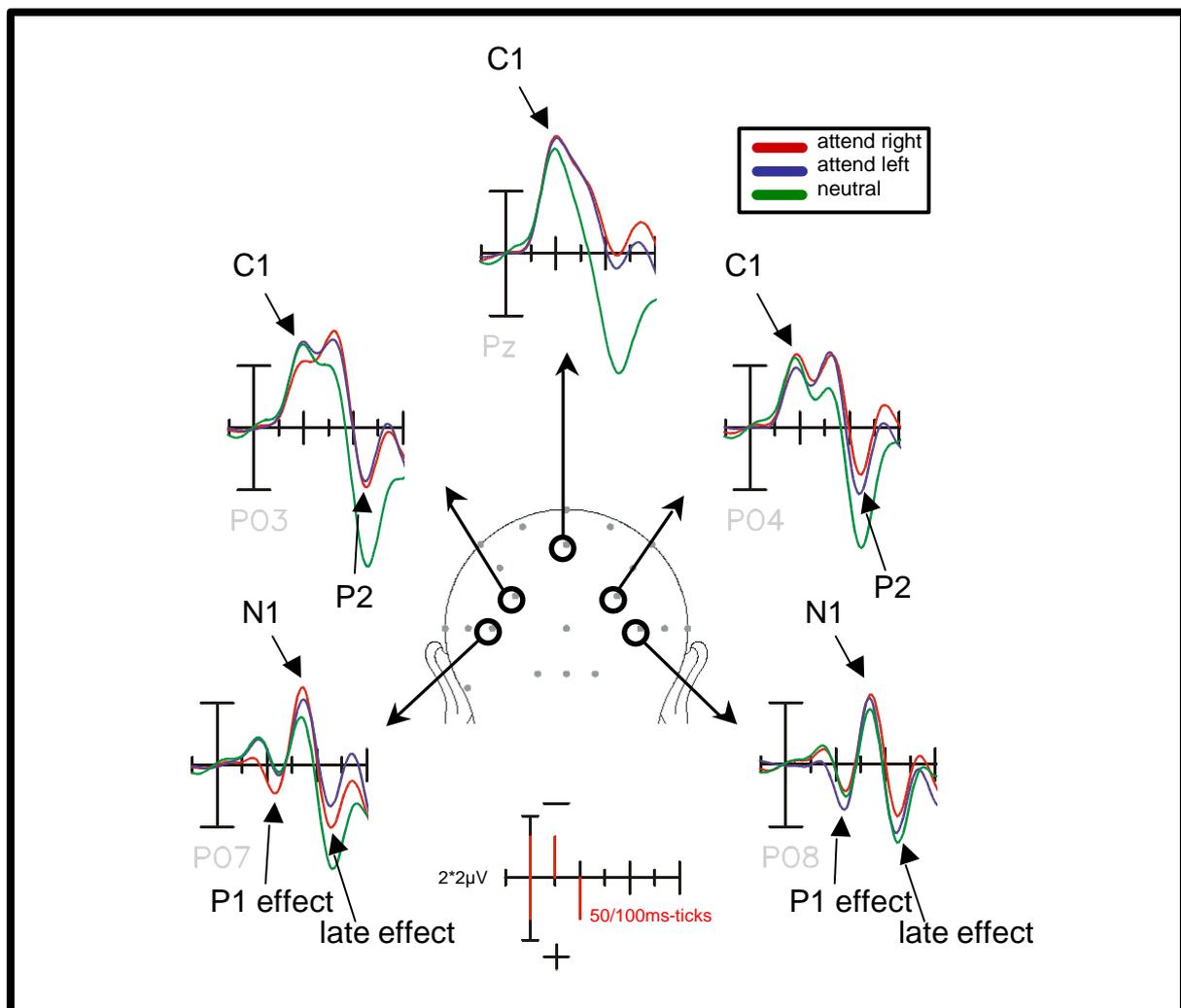


Abb.III.2.3: Gruppenmittel (n=9) der EKPs der bilateralen Stimuli aufgenommen an medioparietalen (Pz) und lateral-occipitoparietalen (PO3/PO4) bzw. lateral-occipitotemporalen (PO7/PO8) Elektroden bei den Bedingungen Aufmerksamkeit rechts, links, sowie Neutral.

Wie in vorangegangenen Studien (z.B. Heinze et al., 1994) wurden die Effekte der selektiven Aufmerksamkeitsmodulation auf die EKPs durch den Vergleich der Komponentenamplituden und -verteilungen von Aufmerksamkeit-rechts- vs. -links-Bedingung untersucht. Dabei war die C1-Komponente im Zeitbereich von 60-90 ms an der Pz-Elektrode nicht durch die Richtung der Aufmerksamkeit beeinflusst ($F(2,7)=0,3$; $p>0,5$). Der früheste Effekt selektiver Aufmerksamkeit war eine vergrößerte Positivität der P1-Komponente an occipito-temporalen Elektroden kontralateral zum attendierten visuellen Feld (für die Amplitude des Gruppenmittels bei 90-120 ms an PO7/PO8 betrug die Hemisphären x attendiertes Hemifeld-Interaktion $F(2,7) = 25,6$, $p < 0,001$). Außerdem war eine spätere Positivierung zwischen 150-250 ms an lateralen occipito-temporalen Elektroden über der Hemisphäre kontralateral zum attendierten visuellen Hemifeld vergrößert. Für die Amplitude des Gruppenmittels bei 180-220 ms an PO7/PO8 and PO3/PO4 Elektroden zeigte sich eine signifikante Hemisphäre x attendiertes Hemifeld - Interaktion ($F(2,7) = 5,50$, $p < 0,05$).

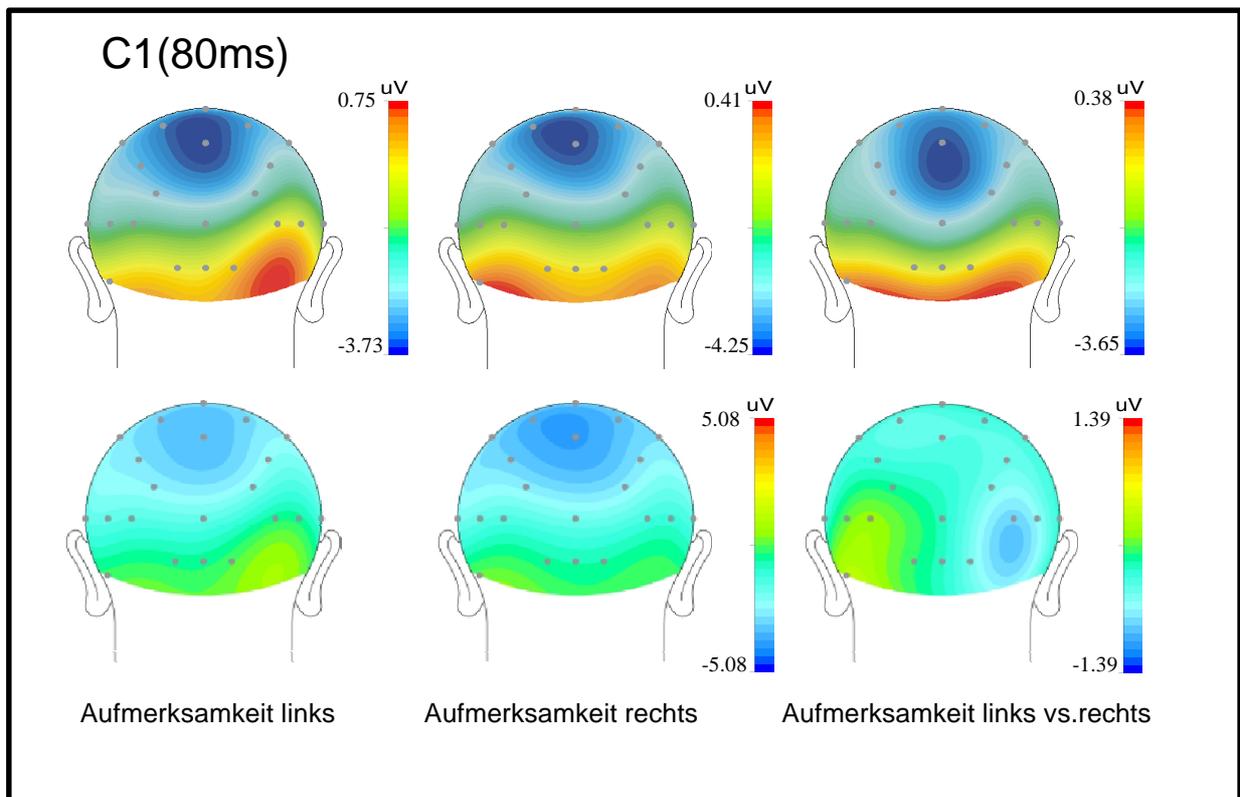


Abb. III.2.4.: Topographie der Spannungsverteilungen der C1-Komponente bei 80 ms. Obere Reihe: Aufmerksamkeit links, rechts und neutral mit individuell angepassten Skalen. Untere Reihe: Aufmerksamkeit links, rechts (identische Skalierung, s.Abb.III.2.5.) und deren Differenz (einheitliche Differenzskalierung, s.Abb.III.2.5.).

Die Spannungsverteilung der C1-Komponente war bei 80 ms sehr ähnlich für alle Aufmerksamkeitsbedingungen mit einem negativen Amplitudenmaximum an medialen parietalen Elektroden. Zur Verdeutlichung werden in Abbildung III.2.4. die Topographien der Spannungsverteilungen einmal individuell auf jede Verteilung angepaßt, und einmal zur Vergleichbarkeit der Spannungsverteilungen untereinander mit einer Einheitsskala dargestellt. Die Differenzverteilungen wurden dabei aufgrund ihres geringeren Signal-Rausch-Verhältnisses niedriger skaliert.

Wie aus der Subtraktion der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen in Abbildung III.2.4. (untere Reihe, rechts) hervorgeht, ist an lateral-occipitalen Elektroden die initiale Phase der P1-Modulation schon bei 80 ms zu erkennen. Im folgenden werden nur noch die Bedingung Aufmerksamkeit links und rechts analysiert, da die Neutralbedingung keine zusätzlichen Informationen hervorbrachte (s. Anhang).

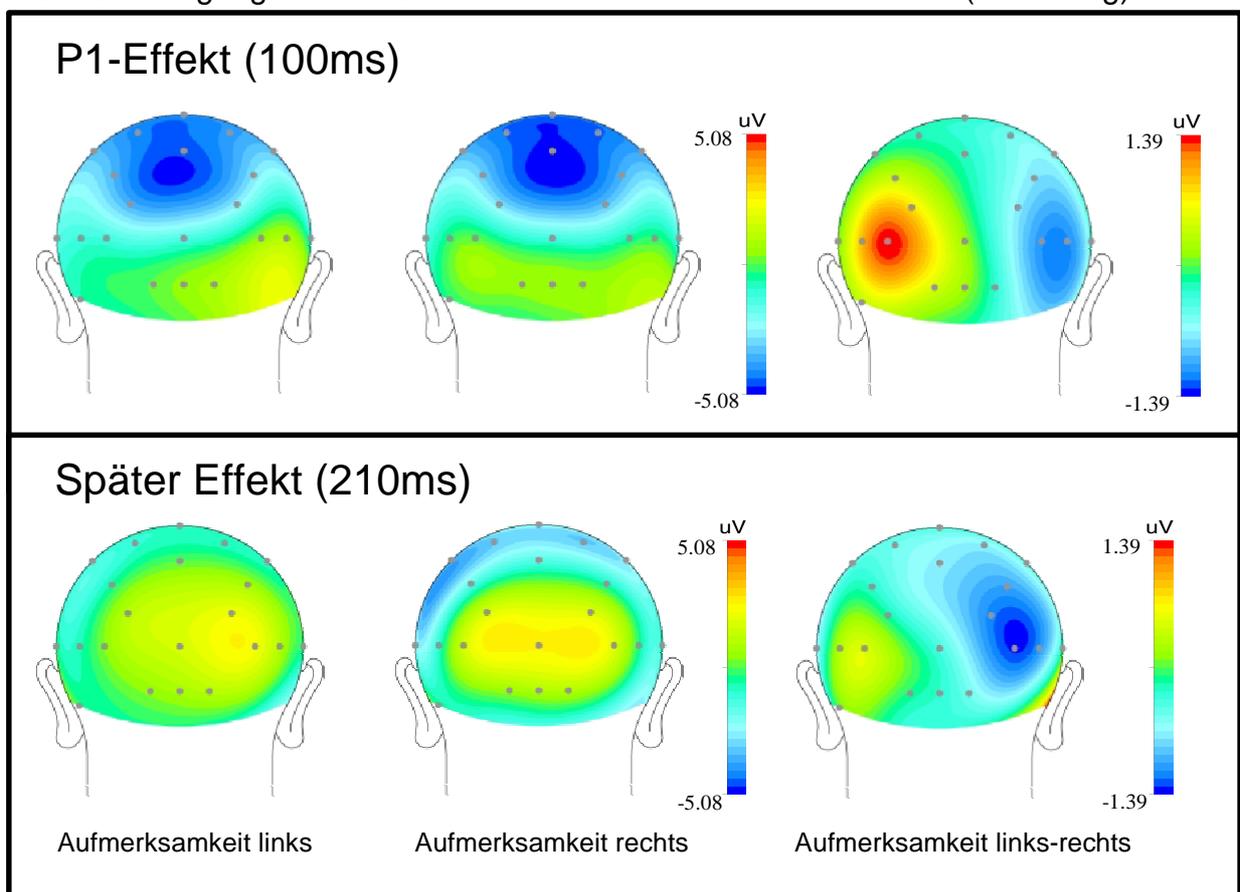


Abb.III.2.5.: Topographie der Spannungsverteilungen der P1-Komponente bei 100 ms und 210 ms. Obere Reihe: Aufmerksamkeit links, rechts (identische Skalierung) und deren Differenz (einheitliche Differenzskalierung, s.Abb.II.4). Untere Reihe (Später Effekt): Aufmerksamkeit links, rechts (identische Skalierung) und deren Differenz (einheitliche Differenzskalierung, s. Abb.II.4).

Bei den Differenzspannungsverteilungen des P1-Effekts und des späten Effekts, zeigten sich bilaterale occipitotemporale Spannungsmaxima (Abb.III.2.5.). Diese Maxima sollen im Folgenden räumlich lokalisiert werden.

2.2.2.2. Dipolrekonstruktion der EKPs

Die neurale Generatoren der C1-Komponente des Gruppenmittels wurde modelliert, indem ein Dipol auf die Spannungsverteilung im Zeitintervall von 67-83 ms auf ein Gehirn eines in der Hirngröße repräsentativen Probanden, bzw. dessen realistisches Kopf-boundary-element-Modell, angepaßt wurde (CURRY4.0, Neuroscan Inc.). Für alle Aufmerksamkeitsbedingungen lagen die bestangepaßten C1-Dipole in der Region der calcarinen Fissur (Abb.III.2.6.) mit Talairachkoordinaten(x,y,z) von (3,-74,20), (1,-76,15) und (1,-72,12) für Aufmerksamkeit-rechts, -links- und -neutral-Bedingung. Die Anpassungsgüte (GOF) dieser Dipollösungen (Proportion der erklärten Varianz) betrug 90%, 94% und 92% (für Aufmerksamkeit-rechts, -links- und -neutral-Bedingung).

Die Quellen des frühen P1-Aufmerksamkeitseffekts im Zeitintervall von 91-106 ms wurde dadurch geschätzt, daß ein Paar bilateral-symmetrischer Dipole auf die Spannungsverteilungsdifferenz des Aufmerksamkeit-rechts-vs.-links-Vergleichs des Gruppenmittels angepaßt wurde (s. Abb.II.5). Ein Dipolpaar im lateralen extrastriären Cortex (Talairachkoordinaten (-39, -74, 4) und (32, -75, 6)) erklärte diesen frühen Aufmerksamkeitseffekt mit einer GOF von 94% (Abb.III.2.6.).

Die Differenztopographie des späten Aufmerksamkeitseffekts wurde im Zeitbereich von 201-224 ms mit einem bilateral-symmetrischer Dipolpaar, das etwas weiter dorsal im lateral-extrastriären Cortex lag (Talairachkoordinaten (-34, -79, 15) und (26, -80, 16)), mit einer Erklärungsgüte von 95% modelliert (Abb.III.2.6.).

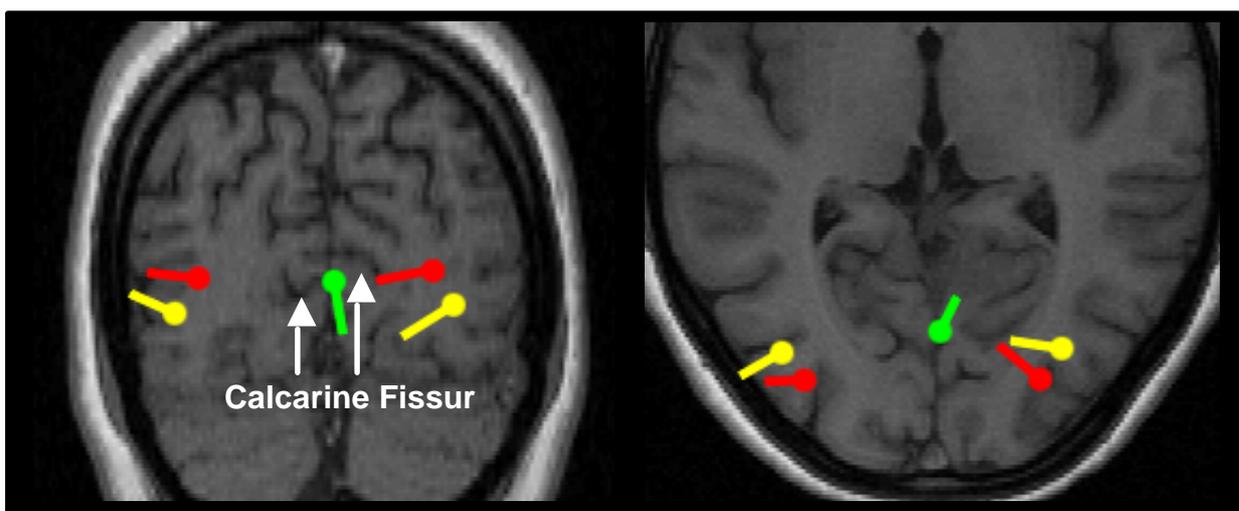


Abb.III.2.6.: Bestangepaßte dipolare Quelle für die C1-Komponente ((grüner Dipol) von 67-83 ms, aus Darstellungsgründen nur Neutralbedingung, da die Bedingungen Aufmerksamkeit links und rechts nahezu identisch waren, s.o.), früher P1-Aufmerksamkeitseffekt ((gelbe Dipole), von 91-106 ms, Differenz Aufmerksamkeit rechts vs. links), und später Aufmerksamkeitseffekt ((rote Dipole) 205-224 ms, Differenz Aufmerksamkeit rechts vs. links). Alle Dipole wurden auf C1- and Differenzverteilungen des Gruppenmittels angepaßt und auf anatomische MRI-Schichtbilder eines repräsentativen Probanden projiziert.

Dabei ist zu beachten, daß die geschätzten Dipollokalisierungen der C1-Komponente nahe bei den fMRI-Modulationen in der calcarinen Fissur lagen, während geschätzten Dipollokalisierungen des P1- und späten Effekts den fMRI-Aktivierung im medialen und superioren occipitalen Gyrus benachbart waren (s. Tab. III.1.3.).

2.2.3. Ergebnisse der EKMF-Analyse der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen

2.2.3.1 Statistische Auswertung

Die EKMF-Wellen wurden durch eine hervorstechende M1-Komponente charakterisiert (Beginn bei ca. 60 ms, Maximum bei 90-100 ms), die wie die elektrische C1-Komponente nicht durch Aufmerksamkeitsmanipulationen beeinflusst war ($F(1,8) = 0,1, p > 0,9$). Statistische Tests der EKMF-Komponenten beruhten dabei auf Mittelwertamplitudenmaßen von vier Magnetometern, die über den Maxima der Feldverteilungen der rechten und linken Hemisphäre (s. Abb. III.2.7.).

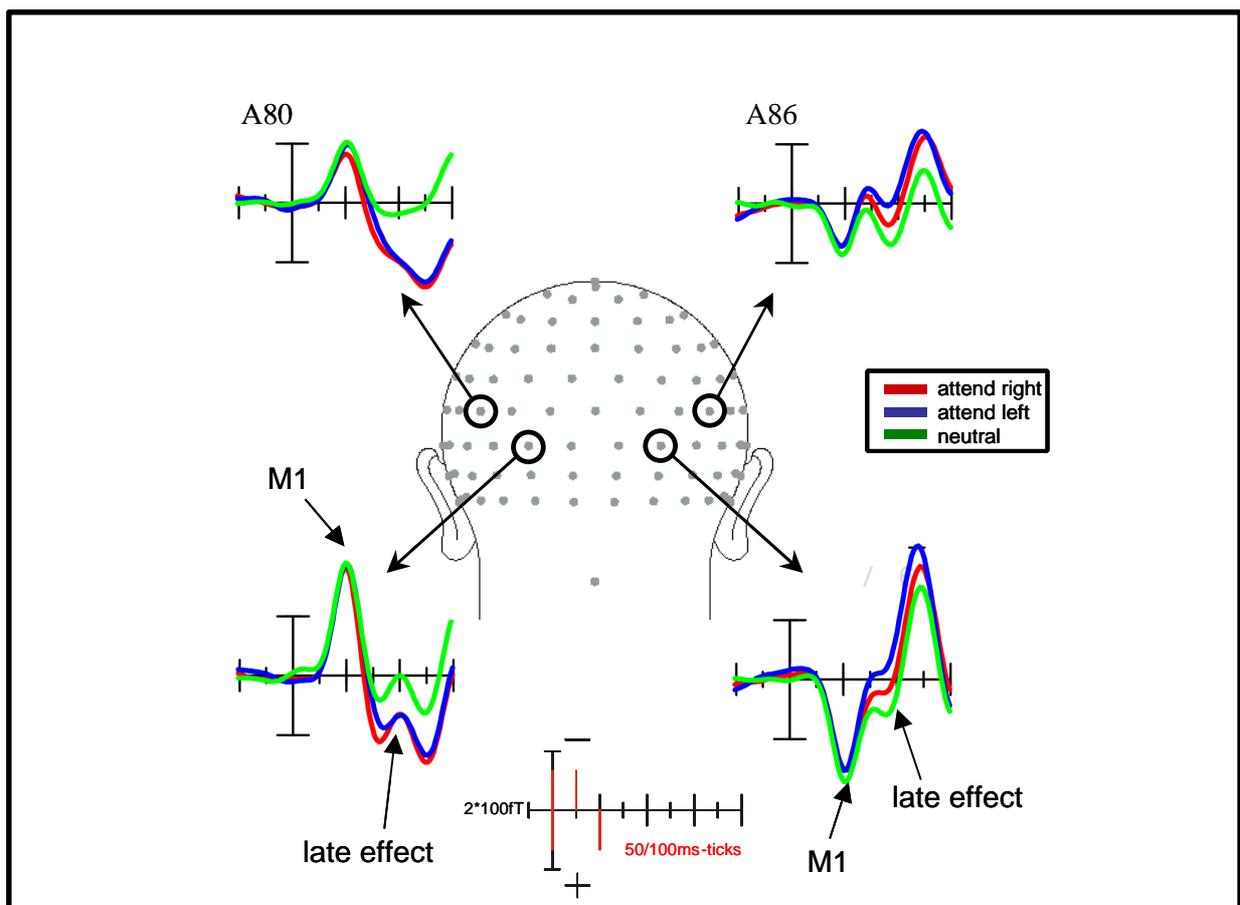


Abb.III.2.7.: Gruppenmittel (n=9) der EKMFs der bilateralen Stimuli aufgenommen an vier posterioren Magnetometern unter den Bedingungen Aufmerksamkeit rechts, links sowie Neutral. Während die frühe M1-Komponente nicht durch Aufmerksamkeit moduliert wird, zeigt sich eine substantielle Modulation im Zeitbereich von 140-250 ms in Abhängigkeit der Experimentalbedingung.

Ein kleiner Aufmerksamkeitseffekt wurde in den EKMFs bei ca. 100 ms gefunden, der möglicherweise mit dem elektrischen P1-Effekt korrespondiert. Das Differenzfeld der Bedingungen Aufmerksamkeit rechts vs. links bei 100 ms war dabei bilateral symmetrisch über occipito-temporalen Sensoren (Abb.III.2.8.). Diese attentionale Modulation erreichte jedoch keine statistische Signifikanz an einem Sensorpaar ($F(2,7) = 1,347$; $p > 0,2$).

Dafür war jedoch eine substantiellere attentionale Modulation der EKMFs im Zeitbereich von 140-250 ms (später Effekt) zu beobachten, der in einem Differenzfeld der Bedingungen Aufmerksamkeit rechts vs. links über rechten posterioren Sensoren sein Maximum hatte (Abb.III.2.8.).

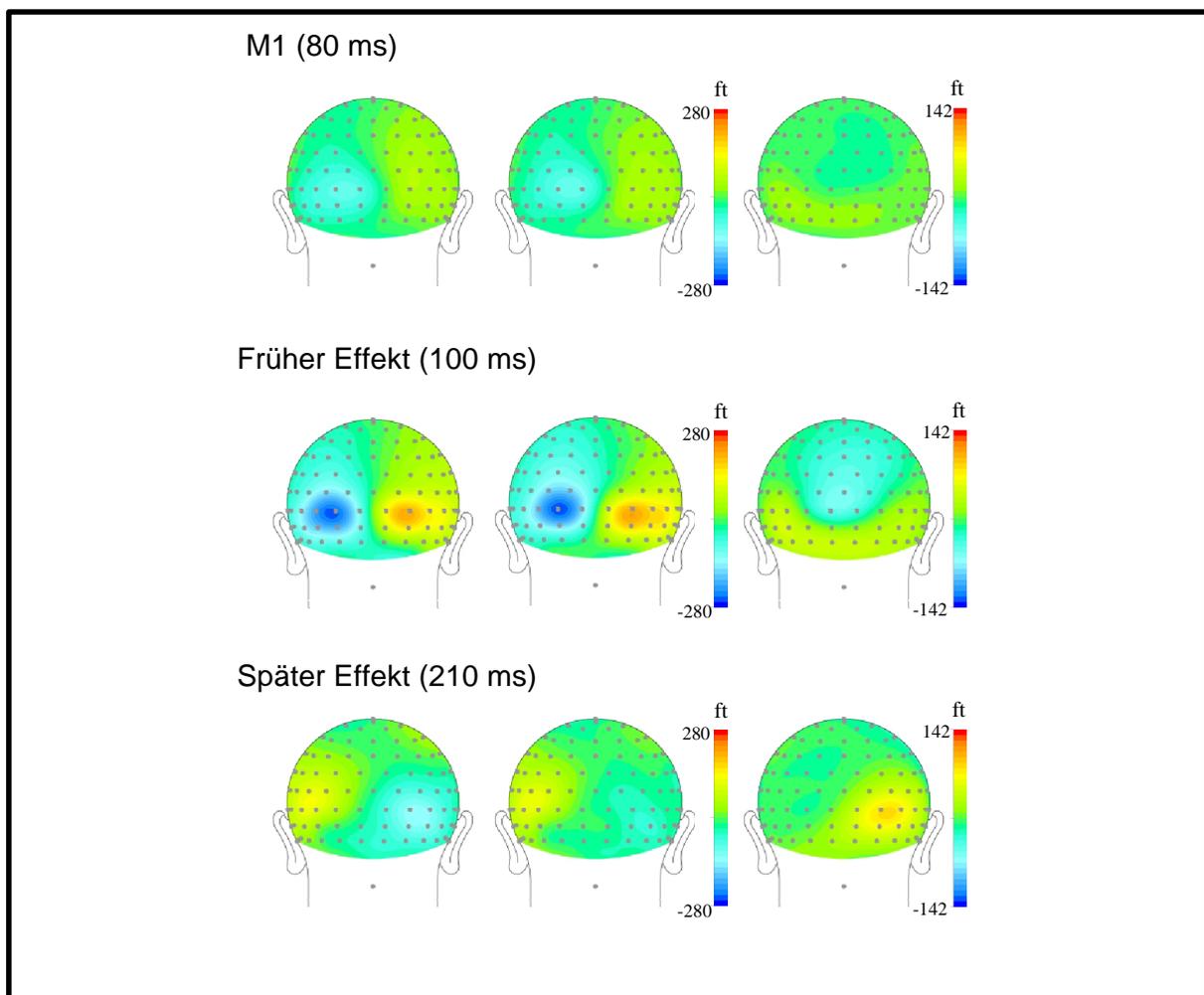


Abb.III.2.8.: EKMF-Verteilungen des Gruppenmittels interpoliert über Magnetometer (spline interpolation) für Aufmerksamkeit links, Aufmerksamkeit rechts und deren Differenz in jeder Reihe. Obere Reihe: Feldtopographien der M1-Komponente bei 80 ms (Bedingungen Aufmerksamkeit links-, rechts sowie deren Differenztopographie). Mittlere Reihe: Topographie des frühen Aufmerksamkeitseffekts bei 100 ms (Bedingungen Aufmerksamkeit links-, rechts sowie deren Differenztopographie). Untere Reihe: Topographie des späten Aufmerksamkeitseffekts bei 210 ms (Bedingungen Aufmerksamkeit links-, rechts sowie deren Differenztopographie).

Dieser Aufmerksamkeitseffekt war am posterioren Feldmaximum signifikant (attendiertes Hemifeld x Hemisphären-Interaktion, $F(1,8) = 10,35$; $p < 0,012$).

2.2.3.2. Dipolrekonstruktion

Die M1-Komponente besaß eine starke mediale dipolare Feldverteilung (Abb.III.2.8., obere Reihe), die im Zeitintervall von 75-91 ms mit je einem Dipol in der calcarinen Fissur pro Versuchsbedingung (Talairachkoordinaten (4, -81, 8), (5, -78, 7), und (4, -80,7)) mit einer Anpassungsgüte von 94%, 96% und 96% (für Aufmerksamkeit rechts, links und neutral) erklärt werden konnte (Abb.III.2.9.).

Die frühe attentionale Modulation um 100 ms (P1-Äquivalent) zeigte bilaterale occipitotemporale Feldmaxima, die durch ein Dipolpaar im lateralen extrastriären Kortex (Talairachkoordinaten (-31, -81, 11) und (24, -81, 12)) mit einer Anpassungsgüte von 91% modelliert wurde (Abb.III.2.9.).

Die späte attentionale Modulation, die im Differenzfeld gut erkennbar ist (Abb.III.2.8.), konnte durch zwei Dipole im Zeitabschnitt von 189-224 ms dargestellt werden (GOF=93%). In diesem ECD-Modell war ein Dipol in der calcarinen Fissur lokalisiert (Talairachkoordinaten 0, -83, 11), wohingegen der zweite im rechten temporoparietalen Cortex lag (Talairachkoordinaten 47, -30, 13) (Abb.III.2.9.).

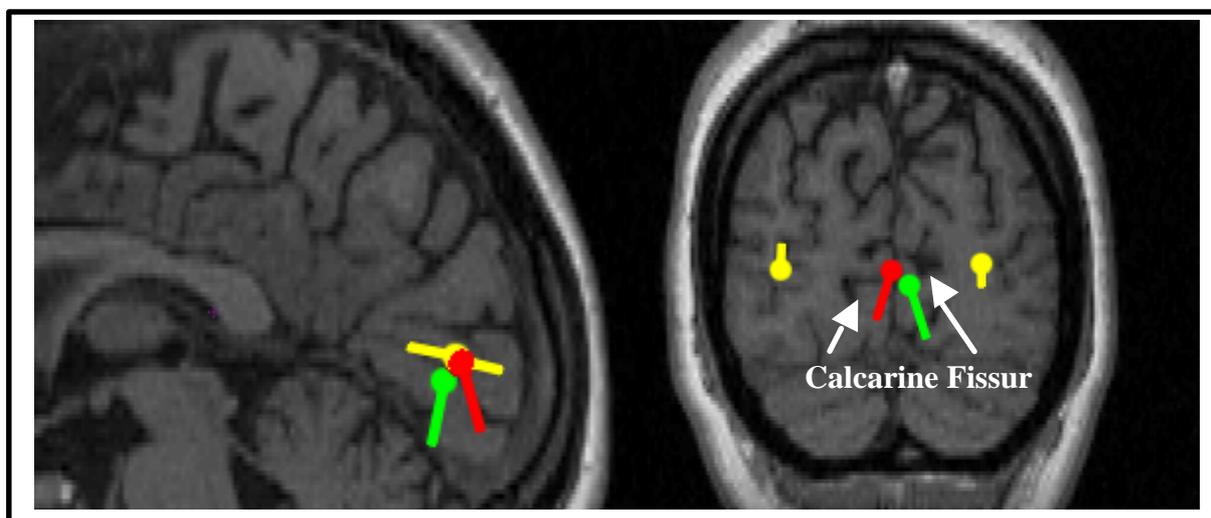


Abb.III.2.9.: Bestangepaßte dipolare Quelle für die M1-Komponente ((grüner Dipol) von 75-91 ms, aus Darstellungsgründen nur Neutralbedingung, da Aufmerksamkeit-links- und -rechts-Bedingung nahezu identisch waren, s.o.), für den frühen Aufmerksamkeitseffekt ((gelbe Dipole), von 87-106 ms, Aufmerksamkeit-rechts-vs.-links-Differenz), und späterer Aufmerksamkeitseffekt ((roter Dipol) 189-224 ms, Aufmerksamkeit-rechts-vs.-links-Differenz). Alle Dipole wurden auf M1- and EKMF-Differenzverteilungen des Gruppenmittels angepaßt und auf anatomische MRI-Schichtbilder eines repräsentativen Probanden projiziert.

Grundsätzlich ist dabei zu bemerken, daß das 2-Dipol-Modell die gemessenen Daten im Zeitbereich von 190-230 ms gut erklärt, auch wenn das Differenzfeld der

selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen eine geringe Signalstärke aufweist. In Abb. III.2.10. ist nochmal die gemessene und modellierte Differenz dargestellt, die bildhaft die Güte des 2-Dipol-Modells darstellt. Das geringe Signal-Rausch-Verhältnis dieser Differenz ist durch die große Ähnlichkeit der Feldverteilungen der Aufmerksamkeit-rechts- und -links-Bedingung verursacht (Abb. III.2.8.). Während die Differenz der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen bei 200 ms eine relativ schwache, wenn auch signifikante Feldverteilungsmodulation darstellte, zeigte die topographische Darstellung der Differenzfelder der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen gegen die Neutralbedingung, daß diese sehr viel stärkere Effekte zeigten (Abb.III.2.10.), und daß also ein Großteil des späten aufmerksamkeitsbezogenen Effekts in dem Vergleich der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen heraussubtrahiert worden war. Daher werden im folgenden die selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen mit der Neutralbedingung verglichen.

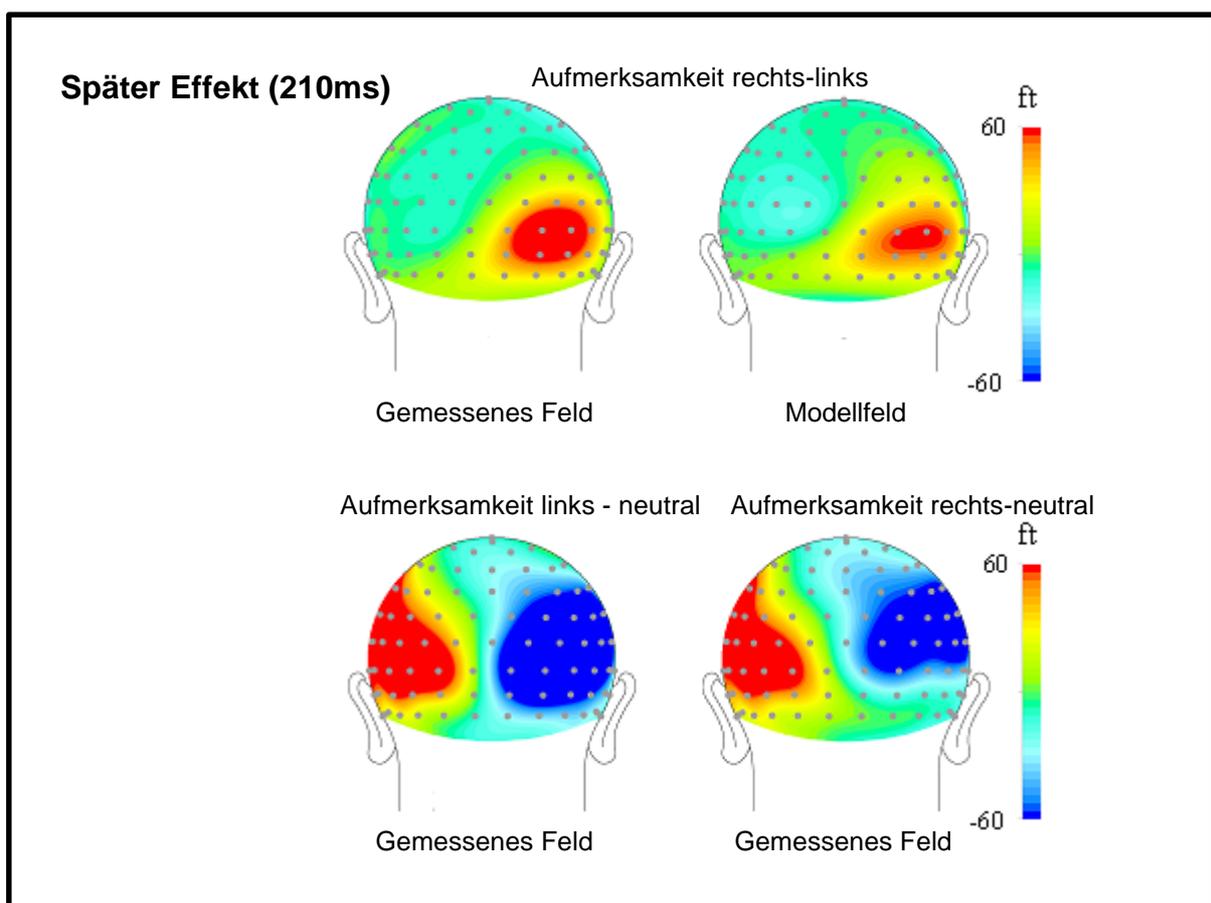


Abb.III.2.10.: EKM-Verteilungen des Gruppenmittels über Magnetometer. Obere Reihe: Gemessene und modellierte Feldtopographien der Aufmerksamkeit-links-vs.-rechts-Bedingung bei 210 ms sowie deren Differenztopographie). Untere Reihe: Topographie der Aufmerksamkeit-links-vs.-neutral- sowie -rechts-minus-neutral-Bedingung bei 210 ms.

2.2.4. Ergebnisse der EKMF-Analyse für selektive Aufmerksamkeitsbedingungen vs. Neutralbedingung

2.2.4.1. Statistik

Die Analyse der Differenzfelder der Bedingungen Aufmerksamkeit links bzw. rechts vs. neutral legen nahe, daß ähnlich orientierte Quellen in benachbarten Arealen in zwei Experimentalbedingungen in der Subtraktion beider schwer abbildbar sind. Im Zeitbereich der M1-Komponente erreichte keine der beiden Differenzen das Signifikanzniveau von $p < 0.05$ (Aufmerksamkeit-links-neutral-Differenz: $F(1,8) = 2,154$, $p > 0,1$; Aufmerksamkeit-rechts-neutral-Differenz: $F(1,8)=3,622$, $p > 0,08$). Dagegen waren für den späten Effekt beide Vergleiche aufgrund der größeren EKMF-Antworten in den selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen hochsignifikant (für mittlere Amplitudenwerte an den Magnetometern über den posterioren Feldmaxima im 189-224 ms-Zeitbereich betrug die Bedingung x Hemisphäreninteraktion $F(1,8) = 79,96$, $p < 0,0001$ für die Aufmerksamkeit-links-neutral-Differenz und $F(1,8) = 24,06$, $p < 0,0012$, für die Aufmerksamkeit-rechts-neutral-Differenz). Diese aufmerksamkeitsmodulierten Differenzfelder begannen sich bei 140-150 ms zu entwickeln und erreichten ihre Maximalstärke bei 190-230 ms (Abb. III.2.11.).

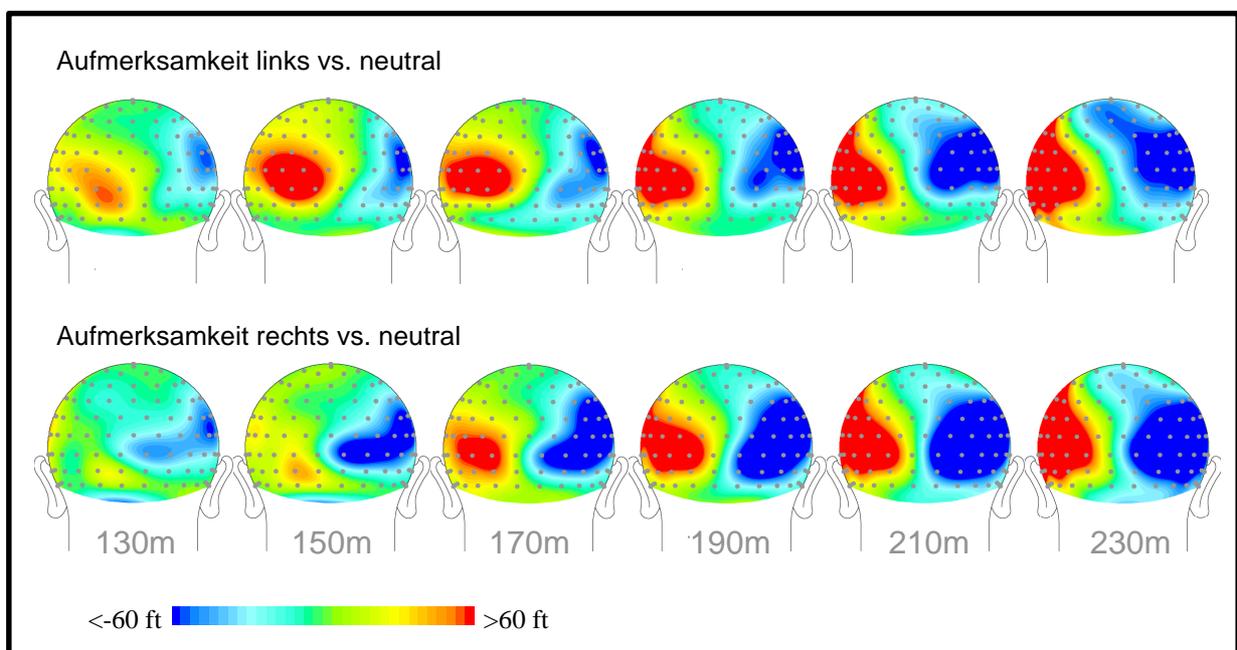


Abb.III.2.11.: EKMF-Verteilungen des Gruppenmittels interpoliert über Magnetometer (spline interpolation). Obere Reihe: Entwicklung der Feldtopographien in der Aufmerksamkeit-links-minus-neutral-Differenz von 130 bis 230 ms. Untere Reihe: Entwicklung der Feldtopographien in der Aufmerksamkeit-rechts-minus-neutral-Differenz von 130 bis 230 ms.

2.2.4.2. Dipolrekonstruktion

Die Quellenanalyse zeigte, daß beide Differenzfelder im Zeitbereich von 189-224 ms mit einem 3-Dipol-Modell erklärt werden konnten (GOF(Aufmerksamkeit rechts vs. neutral) = 92% und GOF(Aufmerksamkeit links vs. neutral) = 93%). Diese Quellen lagen im medialen occipitalen Bereich (Talairachkoordinaten (-3, -78, 11) für die Vergleiche Aufmerksamkeit links vs. neutral und (-3, -83, 5) für Aufmerksamkeit rechts vs. neutral), sowie in links zentralen (Talairachkoordinaten (-38, -25, 56) und (-37, -16, 49)), und rechts zentralen (Talairachkoordinaten (23, -17, 59) und (23, -18, 60)) Arealen. Projektionen der occipitalen Dipole auf anatomische Hirnschnitte (Abb. III.2.12.) ergab, daß sich diese in der calcarinen Fissur mit derselben Orientierung aber entgegengesetzter Ausrichtung bezüglich des Dipols der initialen M1-Komponente befanden. Die Ähnlichkeit in Ort und Ausrichtung der Dipole für die Differenzfelder der Vergleiche Aufmerksamkeit rechts vs. neutral und links vs. neutral erklärt auch die Abschwächung dieser medialen Quelle in dem Differenzfeld Aufmerksamkeit rechts vs. links.

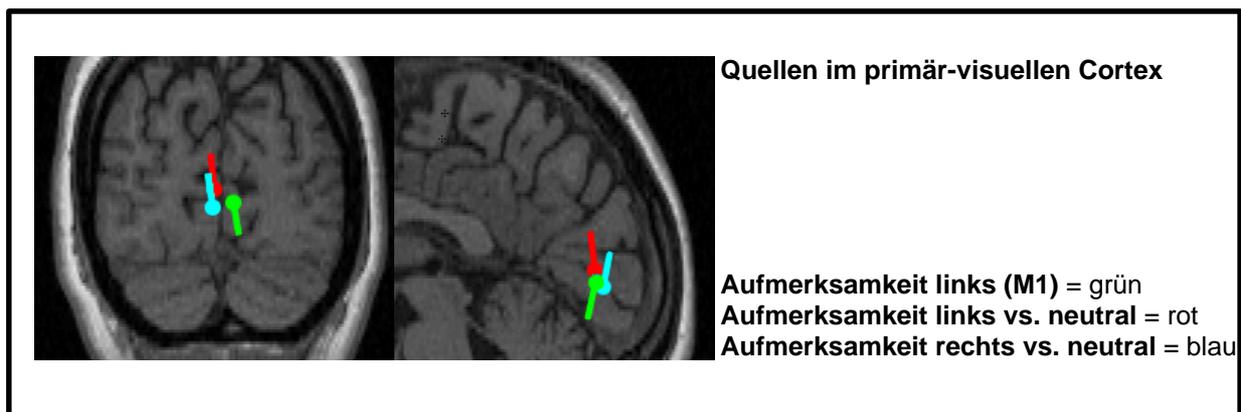


Abb.III.2.12.: Bestangepaßte dipolare Quelle für die M1-Komponente ((grüner Dipol) von 75-91 ms, aus Darstellungsgründen nur für die Bedingung Aufmerksamkeit links, da die Bedingungen Aufmerksamkeit rechts sowie Neutral nahezu identisch waren, s.o.), und späte Aufmerksamkeitseffekte (189-224 ms, Differenz Aufmerksamkeit links vs. neutral = roter Dipol, Differenz Aufmerksamkeit rechts vs. neutral = blauer Dipol). Alle Dipole wurden auf M1- and EKMF-Differenzverteilungen des Gruppenmittels bestangepaßt und auf anatomische MRI-Schichtbilder eines repräsentativen Probanden projiziert.

2.2.4.3. Dipolrekonstruktion der Einzelprobanden

Die Quellen in der calcarinen Fissur, die im Zeitbereich von 150-230 ms während Aufmerksamkeit rechts und links-Bedingungen im Gruppenmittel aktiviert waren, konnten auch bei den meisten Einzelprobanden konsistent modelliert werden (Abb.III.2.13.). Bei sieben der neun Einzelprobanden konnten die Differenzfelder der Aufmerksamkeit rechts vs. Neutral und links vs. Neutral mit einem 3-Dipol-Modell

erklärt werden, wobei ein Dipol in der calcarinen Fissur, ein weiterer links zentral und ein dritter rechts temporal lag. Die Güte dieser Schätzung betrug durchschnittlich 89% (Spanne: 82-95%). Bei zwei Probanden war die Differenzfeldstruktur zu komplex, um sie mit einem 3-Dipolmodell hinreichend abzubilden. In den 7 Probanden mit modellierbaren Feldverteilungen lagen die calcarinen Dipolanpassungen für die späten Differenzfelder der Bedingungen Aufmerksamkeit links bzw. rechts vs. Neutral in nächster Nähe zu dem Dipol, der die frühe M1-Komponente erklärte, hatten aber hatten die entgegengesetzte Orientierung.

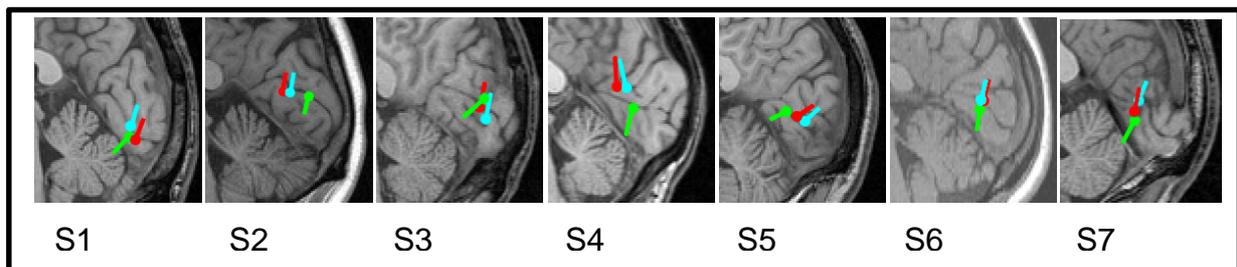


Abb.III.2.13: Bestangepaßte dipolare Quelle der Einzelprobanden in der calcarinen Fissur für die M1-Komponente ((grüner Dipol) von 75-91 ms, aus Darstellungsgründen nur Aufmerksamkeit-links-Bedingung, da Aufmerksamkeit-neutral- und -rechts-Bedingung nahezu identisch waren, s.o.), und späte Aufmerksamkeitseffekte (189-224 ms, Differenz Aufmerksamkeit links vs. Neutral = roter Dipol, Differenz Aufmerksamkeit rechts vs. Neutral = blauer Dipol). Alle Dipole wurden auf M1- and EKMF-Differenzverteilungen der Einzelprobanden angepaßt und auf deren individuelle anatomische MRI Schichtbilder der Probanden (S1-7) projiziert.

2.2.5. Kombination von EKP- und EKMF-Daten

Da die EKP- und EMRF-Lösungsmodelle für die späte Komponente (189-224 ms) voneinander abwichen (2 extrastriäre Dipole im EKP-Modell gegenüber einem striären und einem temporoparietalen Dipol im EKMF-Modell), wurden zusätzlich kombinierte 4-Dipol-Modelle für das Differenzfeld der Aufmerksamkeit-rechts und links-Bedingungen berechnet, wobei die einzelnen Dipole in ihrer Stärke, nicht aber in Ort oder Orientierung variieren durften. Es ergab sich eine Anpassungsgüte des EKP-Differenzfeldes von 92%, wohingegen das EKMF-Differenzfeld eine Anpassungsgüte von 90% zeigte. Beide Lösungsmodelle wurden also durch das hinzufügen der Quellen aus dem jeweils anderen Lösungsmodell nicht beeinflusst und geben daher erst in ihrer Kombination ein vollständiges Bild der Effekte selektiver Aufmerksamkeit.

2.2.6. Kombination von fMRI- und EKMF-Daten

In einem letzten Schritt wurden die lokalen Maxima der frühen visuellen Areale der fMRI-Untersuchung aus Experiment 1 bei den Einzelprobanden, die an beiden Untersuchungen teilgenommen hatten, als Dipolquelle gesetzt und die Anpassungsgüte für die Maxima in der calcarinen Fissur, dem Gyrus lingualis und fusiformis bestimmt. Hier zeigte sich, daß fünf der 6 Probanden eine Anpassungsgüte über 80 % Felderklärung erlangten. In allen Probanden war die Anpassungsgüte in der calcarinen Fissur am höchsten (Abb.III.2.14.).

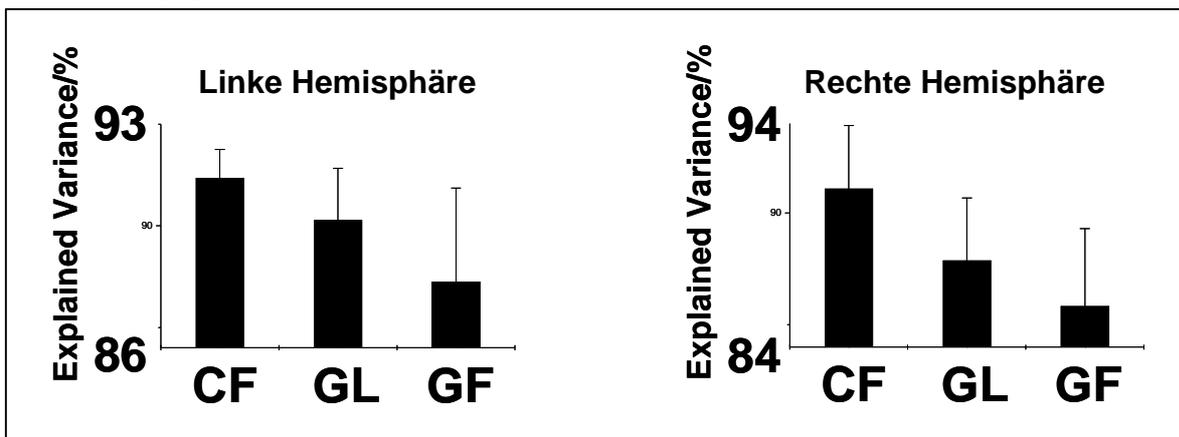


Abb.III.2.14.: Erklärte Varianz der Feldverteilung (n=5) durch Dipollösungen bei Einzelprobanden, bei denen Dipole in die jeweils korrespondierenden lokalen fMRI-Maxima gelegt waren. Analysiert wurden die Differenzfelder der Bedingungen Aufmerksamkeit links vs. Neutral und Aufmerksamkeit rechts vs. Neutral.

2.3. Zusammenfassung

Aufgrund der Ergebnisse des zweiten Experiments läßt sich folgende zeitliche Abfolge der Stimulusverarbeitung postulieren: Der im primären visuellen Cortex bei ca. 60-90 ms eintreffende Stimulus wird zunächst attentional unmoduliert weitergeleitet, worauf die erste attentional modulierte Verarbeitung in lateral-extrastriären Arealen ab 80 ms beginnt.

Der zweite attentional modulierte Verarbeitungsschritt beginnt bei ca. 150 ms und umfaßt neben den reaktivierten lateral-extrastriären Arealen und dem rechten temporoparietalen Cortex auch den **primär visuellen Cortex**. Diese späte Aktivierung in V1 ist zudem der Dipolorientierung der frühen Komponente entgegengesetzt. Dieser äußerst wichtigen Befund einer späten attentionalen V1-Modulation bei invertierter Dipolorientierung soll in Teil IV der Arbeit ausführlich diskutiert werden.

3. 3. Experiment - Zusammenhang von Stimulussalienz und visuell-räumlicher Aufmerksamkeit

Im dritten Experiment sollte der Zusammenhang von perzeptueller Salienz und visueller Aufmerksamkeit bei der Verarbeitung von Stimuli untersucht werden, die sich lediglich hinsichtlich ihres Orientierungskontrasts unterscheiden. Diese Interaktion von visueller Aufmerksamkeit mit automatischen, visuellen Verarbeitungsroutinen wurde mit Hilfe der funktionellen Kernspintomographie (fMRI) in drei Probanden untersucht.

3.1. Methodik

3.1.1. Probanden

An der Untersuchung nahmen 3 Probanden (männlich, Durchschnittsalter: 29,3 Jahre, Range: 26-31 Jahre) ohne psychiatrische oder neurologische Störungen teil, nachdem sie über die Zielsetzung des Experiments informiert worden waren und schriftlich ihr Einverständnis für ihre Beteiligung gegeben hatten.

3.1.2. Stimuli und Aufgabe

Die bilateralen Stimuli bestanden aus je einer quadratische Anordnung von 3x3 Gaborgittern, von denen eins im linken und eins im rechten unteren Quadranten (LUQ/RUQ) präsentiert wurde. Die horizontale und vertikale Winkeldistanz vom Fixationspunkt betrug dabei 7.2° und 5.9° . Alle neun Gaborgitter waren $\pm 45^\circ$ aus der vertikalen Orientierung gedreht und bedeckten einen Bereich von $1.2 \times 1.2^\circ$ Sehwinkel. Zudem waren alle Gaborgitter kontrastreich (90%, Durchmesser = 24 cpd, $\sigma=3.5$). Die Zentren der Stimuli in LUQ und RUQ wurden durch zwei Punkte während des gesamten Experiments angezeigt.

Dabei unterschieden sich die einzelnen Stimulusklassen hinsichtlich ihres Orientierungskontrasts. Der Orientierungskontrast wurde durch die Anordnung der äußeren Gaborgitter um das zentrale Gitter erzeugt, dessen Orientierung von den Versuchspersonen diskriminiert werden sollte. In Abhängigkeit des Orientierungskontrasts verändert sich die perzeptuelle Salienz des zentralen Gaborgitters: Die perzeptuelle Salienz war am höchsten bei sogenannten Orientierungskontrast-Stimuli, in denen der zentrale Stimulus orthogonal zu den umgebenden Gaborgittern war (O-Stimulus). Dagegen wird die perzeptuelle Salienz verringert, wenn die umgebenden Gaborgitter zufällig angeordnet sind (Z-Stimulus).

Die dritte Klasse von Stimuli beinhaltete Reizkonfigurationen, in denen alle umgebenden Gaborgitter identisch zum zentralen Gaborgitter angeordnet waren (I-Stimulus) (Abb.III.3.1.) Die zuletzt genannte Stimulusklasse war ins experimentelle Design aufgenommen worden, um den Einfluß gleichartiger Kontexte auf attentionale Modulation zu untersuchen, da im Z-Stimulus eine mögliche Konfundierung sensorischer Prozesse durch die Darbietung vieler unterschiedlicher Orientierung auf kleinstem Raum hervorgerufen werden könnte. Dies wiederum könnte zu einer perzeptuellen Überlastung und Verwirrung der Probanden führen, die ihrerseits zu höheren Aufmerksamkeitsmodulationen führen könnten. Da jedoch auch im I-Stimulus die perzeptuelle Salienz verringert ist, die kontextuellen Orientierungen aber nicht zufällig gewählt, sondern identisch sind, sollte bei der Verarbeitung des I-Stimulus keine perzeptuelle Überlastung auftreten. Somit können mögliche Anteile perzeptueller Überlastung bei der Verarbeitung der Z-Stimuli durch den Vergleich mit den I-Stimuli kontrolliert werden.

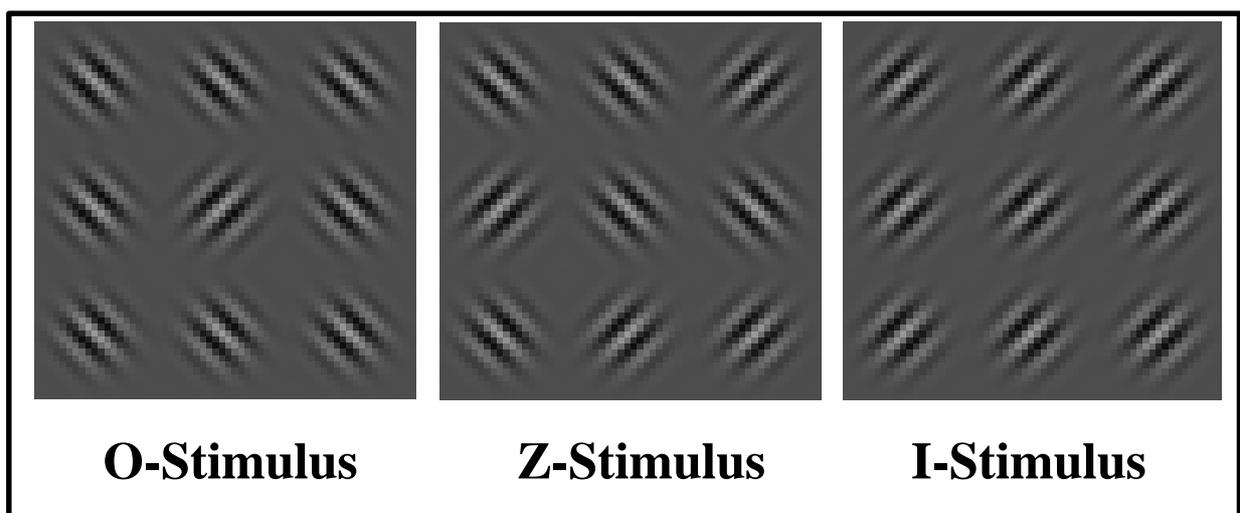


Abb.III.3.1.: Darstellung der Stimulusklassen: Orientungskontraststimulus, Zufalls-Anordnungsstimulus, Stimulus bei identische-Anordnung.

3.1.3. Versuchsaufbau

Das experimentelle Design beinhaltete zwei Stimulationsarten (Abb.III.3.2.): Beide begannen mit der Präsentation eines kleinen horizontalen Balkens für 250 ms, der dem Fixationskreuz überlagert wurde. Dieser Stimulus diente dazu, die Aufmerksamkeit vor dem eigentlichen Stimulationsbeginn auf dem Fixationspunkt zu halten. In der Stimulation mit Hinweisreiz wurde anschließend der Balken durch einen Hinweisreiz (Pfeil) für 500 ms ersetzt, der anzeigte, in welchen Quadranten die Probanden ihren Aufmerksamkeitsfokus ohne Augenbewegungen lenken sollten.

Nach einem Zeitraum von 3000 bis 5000 ms (gleichverteilt) wurden die bilateralen Stimuli präsentiert. Die Aufgabe war nun, die Orientierung des zentralen der neun Gaborgitter zu diskriminieren und einen von zwei Antwortknöpfen mit den Zeige- bzw. Mittelfinger der rechten Hand zu drücken. Dabei sollten die Gaborgitter auf der nichtattendierten Seite ignoriert werden.

Dagegen wurden in den Stimulationsbedingungen ohne Hinweisreiz die bilateralen Stimuli unmittelbar nach Präsentation des horizontalen Balkens dargeboten. Dieser Stimulationstyp wurde eingeführt, um die differentiellen sensorischen Effekte der verschiedenen Stimulusklassen analysieren zu können.

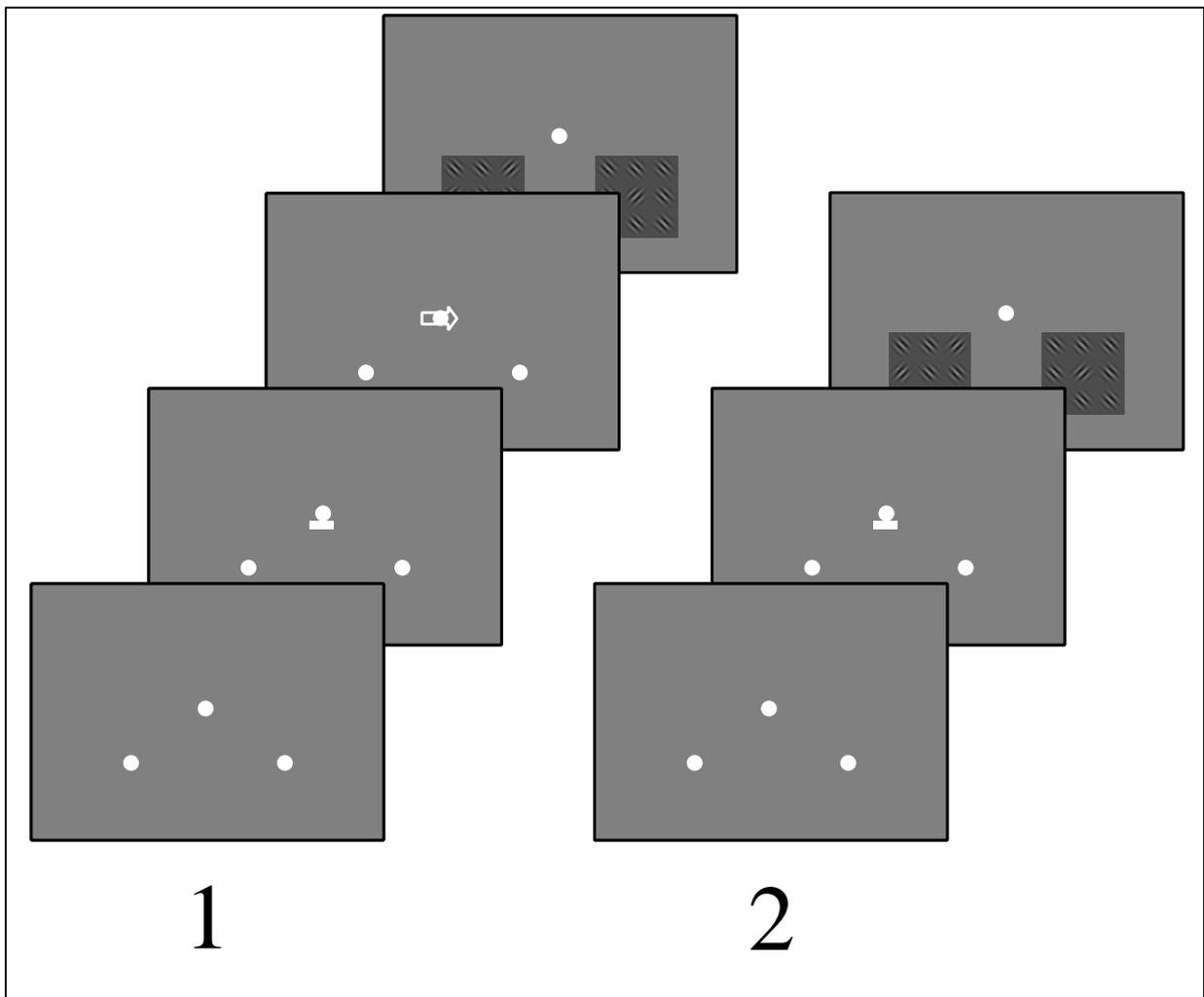


Abb.III.3.2.: Schematische Darstellung der Stimulationsarten: (1) Stimulation mit Hinweisreiz. (2) Stimulation ohne Hinweisreiz

3.1.4. FMRI-Meßprotokoll

3.1.4.1. Experimentelles Protokoll

Das Experiment wurde im Kernspintomographen als "event-related trial-by-trial cueing design" realisiert, d.h. hier wurden im Gegensatz zu Experiment 1 und 2 jeweils nur ein bilateraler Stimulus pro Hinweisreiz dargeboten. Die Probanden bearbeiteten die Orientierungsdiskriminationsaufgabe in 8 aufeinanderfolgenden Blöcken von ca. 760 s. In jedem Block wurden 36 Aufmerksamkeits-rechts- und 36 Aufmerksamkeits-links-Bedingungen dargeboten, von denen je 12 eine der drei Stimulustypen (O-, Z- und I-Stimuli) enthielten. Dies bedeutet, daß im gesamten Experiment 96 Reaktionen auf jeden Stimulus in jedem attendierten Quadranten aufgezeichnet wurden. Zudem wurden 36 bilaterale Stimuli ohne Hinweisreiz (12 pro Stimulustyp) dargeboten, die randomisiert zwischen den Stimulationen mit Hinweisreiz eingestreut waren. Zur präziseren Schätzung hinweisreizbezogener Effekte wurden zusätzlich 12 Hinweisreize (6 pro Aufmerksamkeitsbedingung) randomisiert im Experimentalablauf dargeboten.

3.1.4.2. Meßparameter

Alle Kernspinnbilder wurden mit einem neuro-optimierten GE Signa LX 1.5 T Kernspintomographen aufgezeichnet, wozu eine 5-Zoll-Oberflächenspule unter dem Hinterkopf der Probanden plaziert wurde. Funktionelle Datensätze begannen beim Occipitalpol (20 Schichten in coronarer Orientierung) und beinhalteten neben dem Occipitallappen posteriore Teile des Temporal- und Parietallappens (Abb.III.3.3.: Echo-Planar Imaging (EPI) Sequenz, Schichtdicke 3mm ohne Zwischenraum, Matrix 64x64, Auflösung in der Schicht 2.8 x 2.8 mm, 20 Schichten, TR: 2000ms, TE: 40ms, flip angle: 60°).

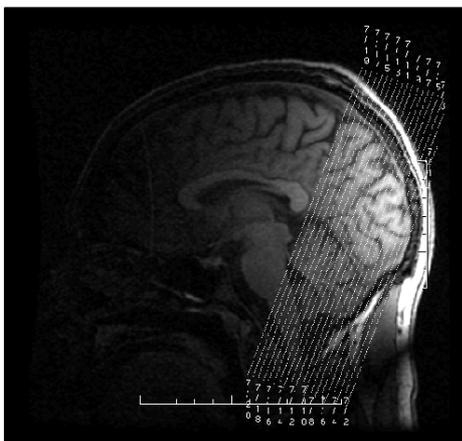


Abb.III.3.3.: Schichtführung der funktionellen Datensätze am Beispiel eines Einzelprobanden auf einer medialen Sagittalschicht.

In jedem der acht Durchläufe wurden 394 Datensätze aufgenommen, von denen die ersten vier aufgrund wahrscheinlicher Saturierungsartefakte aus der weiteren Datenanalyse ausgeschlossen wurden.

Um eine genaue Lokalisierung der Ergebnisse der funktionellen Messungen mit den individuellen anatomischen Strukturen zu gewährleisten und um die Überlagerung der Daten auf Retinotopien zu ermöglichen, wurde zusätzlich ein T1-gewichteter EPI-Datensatz in derselben Schichtführung wie die funktionellen Datensätze aufgezeichnet (inversion recovery prepared EPI-Sequenz, 20 coronare Schichten, Schichtdicke 3 mm ohne Zwischenraum, Matrix 64x64, Auflösung in der Schicht 2.8 x 2.8 mm, TR: 12000ms, TE: 19ms, TI: 1050ms).

Zusätzlich wurde bei jedem Probanden eine retinotopie Kartierung seiner frühen visuellen Areale vorgenommen. Die Methodik dazu ist bereits in Experiment 1 beschrieben.

3.1.5. Datenauswertung

3.1.5.1. Vorverarbeitung

Die funktionellen Datensätze wurden vor der statistischen Analyse vorverarbeitet (SPM99, Wellcome Department for Cognitive Neurology, London, UK). Dafür wurde zuerst ein Algorithmus benutzt, der die unterschiedlichen Aufnahmezeiten der einzelnen Schichten funktioneller Volumen korrigierte. Danach wurden die funktionellen Volumen mit einer affinen RIGID-BODY-Transformation bewegungskorrigiert, bevor sie in einen quasi-Talairach-Raum (MNI-Raum, SPM99) überführt wurden, wobei sie interpolativ in 2 mm^3 große kubische Voxel umgewandelt wurden. Dazu wurde ein iterativer, nicht-linearer Algorithmus verwendet. Als letzter Schritt der Vorverarbeitung wurden die Daten räumlich geglättet (Dreidimensionaler Gaussfilter, Filtercharakteristikum Full Width Half Maximum: 6mm).

3.1.5.2. Statistische Analyse

Die funktionellen Datensätze wurden zunächst hoch- und tiefpaßgefiltert und voxelweise auf ihr globales Mittel reskaliert. Danach wurde die Anpassung der Daten eine konvolvierte Zeitreihe der kanonischen hämodynamischen Antwortfunktion für alle 11 Bedingungen geschätzt. Die Testung signifikanter Differenzen der hämodynamischen Antworten wurde im Rahmen des Allgemeinen Linearen Modells vorgenommen (SPM99). Zur Visualisierung der signifikant modellierten Areale und

der Abgrenzung von Aktivierungen in funktionell unterschiedlichen Arealen wurden die Signifikanzkarten der relevanten Vergleiche den entfalteten, zwei-dimensionalen Oberflächen der Occipitallappen der Probanden überlagert (Serenio et al., 1995). Die Grundlage dieser Überlagerungen bildeten Signifikanzkarten aus unnormalisierten Datensätzen, wobei die Signifikanzkarten der normalisierten und nichtnormalisierten Daten keine qualitativen Unterschiede aufwiesen. Zur Kontrolle des Modellansatzes in SPM99 (bzw. der Annahme, alle Bedingungen mit der kanonischen Antwortfunktion hinreichend modellieren zu können), wurde zudem die Analyse mittels WBA wiederholt, wobei die 5 Bedingungen Hinweisreize rechts/links, attendierte Stimuli rechts/links sowie sensorische Stimulation aus den Daten geschätzt wurden, um die Aufmerksamkeitseffekte für Hinweisreiz rechts vs. links sowie attendierter Stimulus rechts vs. links datenbasiert zu analysieren.

Relevante statistische Vergleiche für jeden Probanden waren zum ersten die allgemeinen Aufmerksamkeitseffekte, d.h. der Vergleich zwischen Aufmerksamkeit rechts vs. links gemittelt über alle Stimulustypen (Einzelfallauswertung).

Zweitens wurden die spezifischen Effekte der BOLD-Antworten zwischen den unterschiedlichen Stimulustypen auf der attendierten Seite verglichen. Relevante Vergleiche waren dabei O-Stimuli vs. Z-Stimuli, O-Stimuli vs. I-Stimuli und Z-Stimuli vs. I-Stimulus auf der attendierten Seite. Diese Kontraste wurden nur innerhalb der Regionen, die einen allgemeinen Aufmerksamkeitseffekt zeigten, berechnet. Dies wurde in SPM99 dadurch erreicht, daß die spezifischen Stimuluseffekte mit den allgemeinen Aufmerksamkeitseffekten inklusiv maskiert wurden. Da diese Einschränkung des Analysebereichs einer Definition von Regionen von Interesse (ROI-Analyse) gleichkommt, konnten für diese Effekte unkorrigierte p-Werte benutzt werden.

Um die rein sensorischen differentiellen Effekte unterschiedlicher Stimulustypen, die unabhängig von Aufmerksamkeit vorhanden sein könnten, zu berechnen, wurden die einzelnen Stimulusklassen ohne Hinweisreiz berechnet (O-Stimuli vs. Z-Stimuli, O-Stimuli vs. I-Stimuli und Z-Stimuli vs. I-Stimulus).

Viertens wurden die Unterschiede attentionaler Präparation durch den Hinweisreiz geschätzt (Hinweisreiz rechts vs. links), um den Einfluß attentionaler Präparation vor Stimuluspräsentation zu bestimmen und mit den Ergebnissen aus Experiment 1 zu vergleichen.

Neben der klassischen voxel-basierten SPM-Analyse wurde für die visuellen Areale, die eine aufmerksamkeitspezifische Modulation aufwiesen, bezogen auf die durch die Retinotopie identifizierten visuellen Areale, eine ROI-Analyse (<http://www-psych.stanford.edu/~kalina/>) durchgeführt, in der pro Bedingung über alle Blöcke und alle in der jeweiligen Region signifikant aktivierten Voxel ein Mittelwert aus den global skalierten und gefilterten Daten im Zeitbereich 0 bis 20 Sekunden berechnet wurde. Regionen von Interesse waren V1, V2, V3/V3A und LO/MT. Diese wurden dadurch bestimmt, daß aus den Retinotopien der Einzelprobanden Stützstellen entlang der Grenzen der frühen visuellen Areale bestimmt wurden, die dann manuell auf die Ergebnisse des Experiments übertragen wurden. Für jeden Probanden und jeder Bedingung wurde das individuelle Signalmaximum jeder Bedingung im Zeitbereich 6-10 s ermittelt.

3.2. Ergebnisse aus Experiment 3

3.2.1. Verhaltensdaten

Die Verhaltensdaten wurden getrennt für die Probanden berechnet. Um eine genügend große Stichprobe zu haben wurden die abhängigen Variablen Reaktionszeit und Anzahl der korrekten Antworten für jeden Probanden blockweise berechnet und in Repeated-Measures-ANOVAs mit den within-subject-Faktoren Stimulusklasse (O-, I- und Z- Stimuli) und visueller Quadrant (LUQ und RUQ) analysiert. Die Daten zeigten einen klaren Reaktionszeiteffekt zwischen Stimulustypen bei allen drei Probanden (Abb.III.3.4.A), wobei die Antworten auf die O-Stimuli signifikant schneller im Vergleich zu I- und Z-Stimuli waren (S1: $F(2,42)=20,2$, $p<0,001$; S2: $F(2,42)=39,9$, $p<0,001$; S3: $F(2,42)=61,2$, $p<0,001$). Besonders wichtig dabei war, daß die paarweisen Post-hoc-Vergleiche (Tukey-HSD) signifikante O vs. I-Stimulus und O- vs. Z-Effekte ($p<0,001$) in allen drei Probanden zeigten. Der I- vs. Z-Stimulus-Vergleich war nur für S2 signifikant. Obwohl es eine Tendenz für schnellere Reaktionen für O-Stimuli in RUQ gab, erreichte dieser Interaktionseffekt in keinem Probanden die Signifikanzschwelle von $p<0,05$.

Auch bei der Analyse der Proportionen korrekter Antworten zeigte sich ein signifikanter Effekt der Stimulusklasse auf die Anzahl korrekter Antworten (Abb.III.3.4.B).

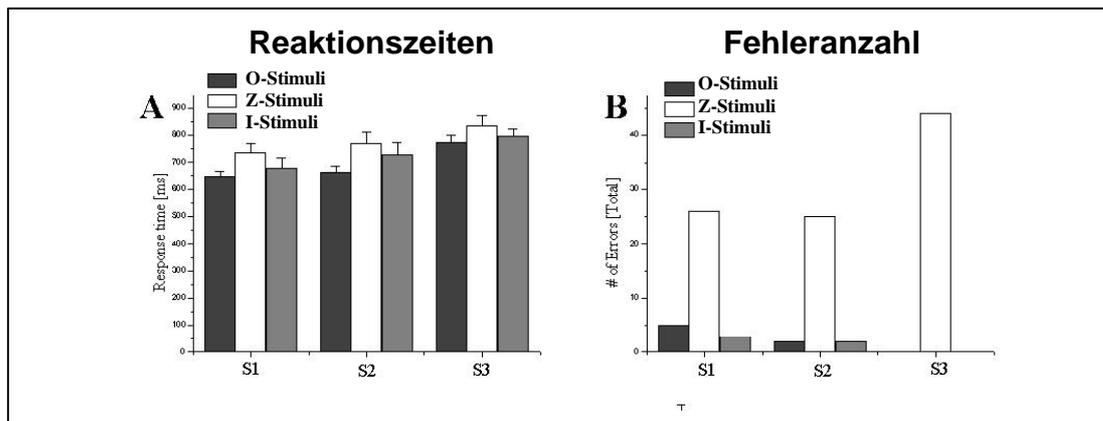


Abb.III.3.4.: Verhaltensmaße der Versuchspersonen gemittelt über attendierte Quadranten. Links: Reaktionszeiten und Standardfehler für die drei Stimulusklassen für Probanden S1-S3. Rechts: Anzahl der falschen Antworten für die drei Stimulusklassen für Probanden S1-S3.

Post-Hoc-Tests zeigten auch hier einen signifikanten Effekt für den O- vs. Z-Stimuli Vergleich, wohingegen kein signifikanter Unterschied zwischen Z- und I-Stimuli festzustellen war.

3.2.2. FMRI-Ergebnisse

3.2.2.1. Sensorische Modulationen

Die sensorischen Aktivierungen (Stimulation ohne Hinweisreiz gemittelt über Stimulusklassen) zeigte konsistent für alle Probanden eine bilaterale Modulation früher visueller Areale von V1 bis V3A/V7, sowie lateral occipitaler und posterior parietaler Areale (s. Anhang). Diese Aktivierung folgten in beiden Hemisphären einem Isoexzentrizitätsband der Repräsentation des kontralateralen unteren visuellen Quadranten.

In den Vergleichen der einzelnen Stimulustypen innerhalb der allgemein sensorisch modulierten Areale wurden generell keine signifikanten Effekte gefunden. Lediglich ein Proband(S1) zeigte einen Effekt in V1 für den Vergleich Z-Stimuli > O-Stimuli.

3.2.2.2. Modulationen durch Hinweisreize

Die Vergleiche Hinweisreiz rechts vs. Hinweisreiz links zeigte in den zum attendierten Hemifeld kontralateralen Hemisphären der drei Versuchspersonen folgendes Muster: In 4 von 6 Hemisphären wurde Area V3A/V7 kontralateral zum attendierten visuellen Quadranten moduliert. Modulationen im primär visuellen Areal V1 zeigte nur ein Proband (S3). Zudem zeigte bei zwei Probanden (S1-2) der posterior parietale Kortex einen konsistenten Effekt, während lateral- occipitale und ventro-occipitale Areale (inklusive V4/V8) in 4 Hemisphären moduliert waren. Zusätzlich zu den kontralateralen Modulationen wiesen foveale Gebiete, die sich in Repräsentationen

des oberen visuellen Feldes (V4/V8) erstreckten, bei allen Probanden in der ipsilateralen Hemisphäre einen Effekt auf (Abb.III.3.5). Dieses Muster war qualitativ übereinstimmend in SPM99 und WBA-Analyse, wobei die WBA generell geringere T-Werte erbrachte.

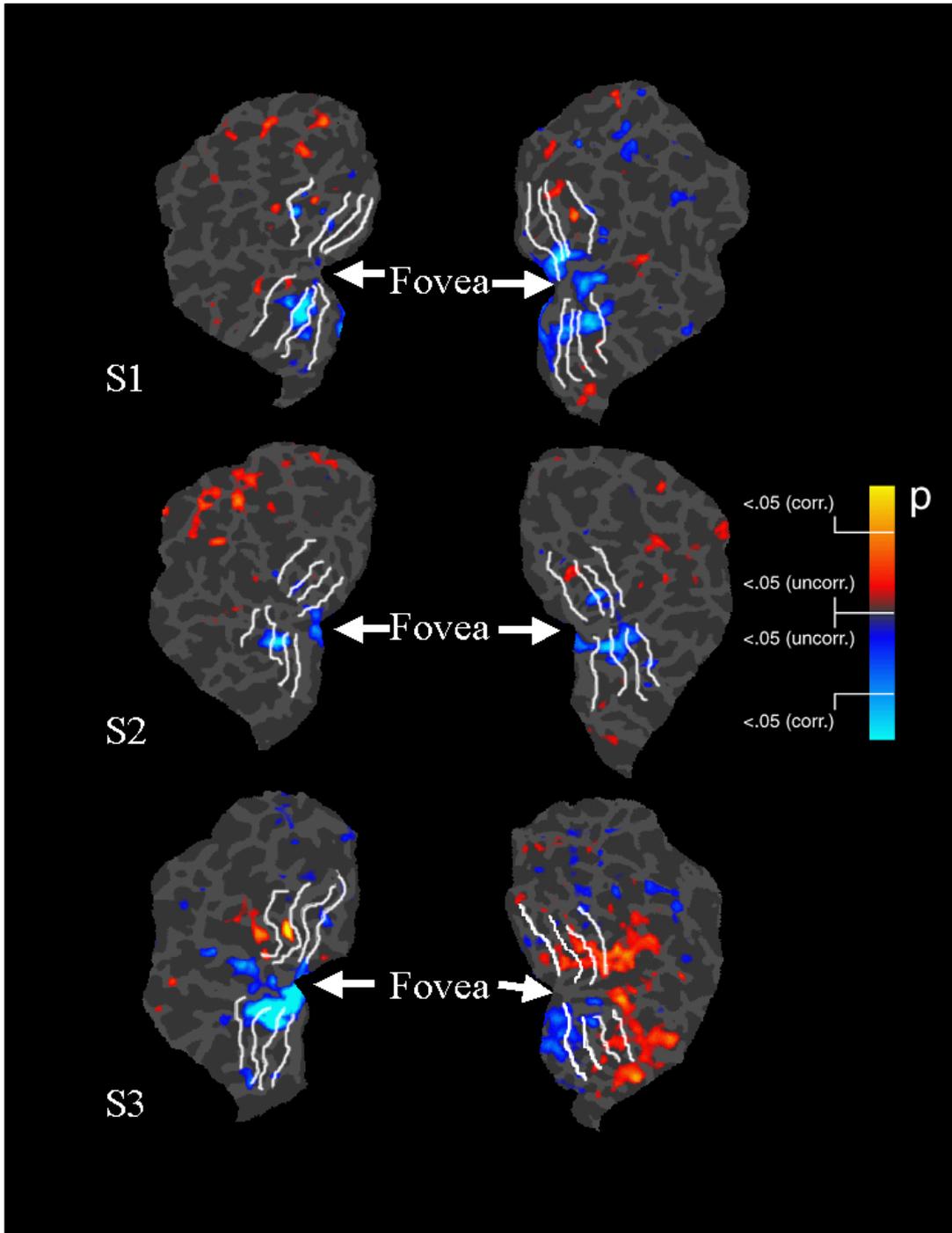


Abb.III.3.5.: Effekte der Hinweisreiz rechts vs. Hinweisreiz links bei den 3 Probanden (S1-S3, überlagert auf entfaltete Occipitallappen der Einzelprobanden mit eingetragenen Grenzen früher visueller Areale Rote Skalierung: kontralaterale Aktivierungen, blaue Skalierung: ipsilaterale Aktivierungen)

3.2.2.3. Generelle Aufmerksamkeitseffekte gemittelt über Stimulustypen

Die Vergleiche der Aufmerksamkeitsbedingungen zeigten bei allen Probanden ein konsistentes Muster: Frühe visuelle Areale von V1 bis V3A/V7 wurden in allen Probanden im dorsalen Bereich der Hemisphäre kontralateral zum attendierten Quadranten moduliert (rot skaliert in Abb.III.3.6., Tab.III.3.1.). Diese Aktivierung folgte einem Isoexzentrizitätsband der Repräsentation des kontralateralen unteren visuellen Quadranten. Diese Ergebnisse sind zu den Ergebnissen aus Experiment 1 kongruent (Abb.III.1.5.), die eine generelle retinotop Ordnung attentionaler Modulationen im visuellen Kortex nahelegen. Zudem zeigten sich Modulationen in lateral-occipitalen Regionen der kontralateralen Hemisphäre. Letztere Aktivierungen lagen außerhalb der retinotopen Kartierung, überlappen aber höchst wahrscheinlich mit den funktionellen Regionen MT+ (DeYoe et al., 1996; Tootell et al., 1995), und dem LO-Komplex (LO) (Malach et al., 1995 ; Tootell et al., 1996), wie ein Vergleich der Talairach-Koordinaten aus den genannten Arbeiten und den hier gefundenen nahelegt.

Attentionale Modulationen wurden zudem in Regionen des Gyrus fusiformis anterior zu V4 gefunden. Diese Repräsentationen könnten in V8 liegen (Tootell et al., 1998) - einer Region, die sowohl Repräsentationen des oberen wie des unteren visuellen Feldes enthält, was konsistent mit unserer Stimulation des unteren visuellen Feldes wäre. In drei Hemisphären wurden beim gewählten Signifikanzniveau von $p < 0.05$ (korrigiert für multiple Vergleiche) auch posterior-parietale bzw. superior-occipitale Aktivierungen gefunden (Tab.III.3.1.).

Zudem wurden in der Hemisphäre, die ipsilateral zur attendierten Seite lag, im ventralen occipitalen Cortex eine Aktivierung in fovealen Bereichen gefunden, die sich in die Repräsentation des oberen visuellen Quadranten der unattendeden Seite ausdehnte (blauskaliert in Abb.III.3.6.).

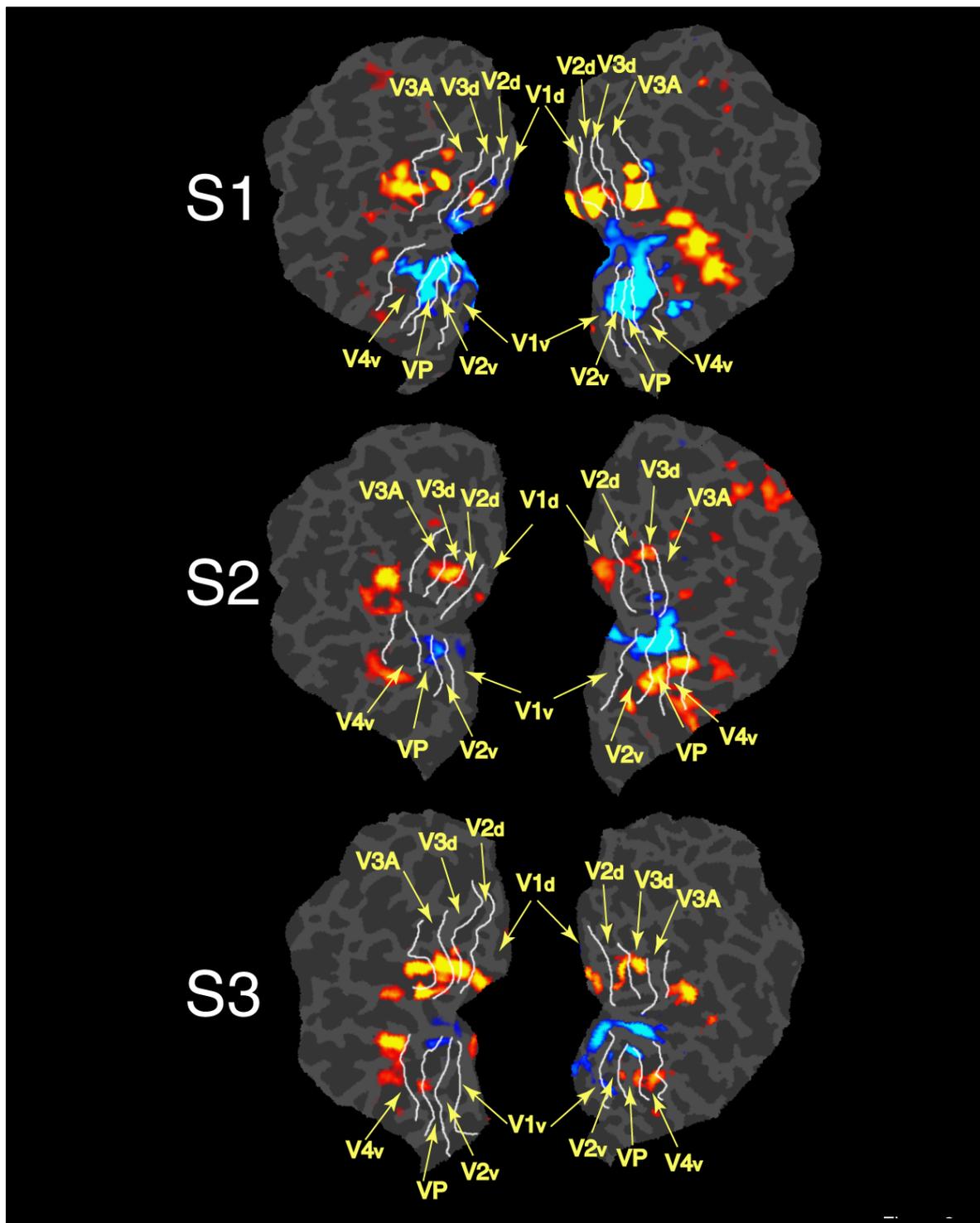


Abb.III.3.6.: Effekte selektiver Aufmerksamkeit bei den 3 Probanden (S1-S3, überlagert auf entfaltete Occipitallappen der Einzelprobanden mit eingetragenen Grenzen früher visueller Areale. Rote Skalierung: kontralaterale Aktivierungen, blaue Skalierung: ipsilaterale Aktivierungen; Skala s. Abb.III.3.5.).

Aufmerksamkeit RUQ > LUQ

	S1	S2	S3
<u>Kontralaterale Hemisphäre</u>			
Calcarine (V1)	5.15(-10,-86,8)	5.84(-16,-90,8)	8.92(-10,-90,12)
inf.Cuneus (V2)	11.15(-12,-88,12)		7.54(-8,-92,18)
sup.Cuneus(V3/3a)	17.10(-10,-98,26)	9.27(-14,-100,22)	10.65(-12,-96,26)
GOs/GOm	9.91(-28,-86,14)	7.79(-26,-94,30)	14.87(-30,-90,22)
GOm	8.92(-46,-78,18)	9.61(-42,-76,10)	
GOm/GOi		9.21(-36,-86,0)	
GOi	6.83(-42,-80,-6)	6.74(-36,-72,-14)	8.63(-46,-84,-8)
GF	4.92(-44,-68,-4)	6.27(-24,-70,-10)	5.79(-36,-72,-10)
GF	5.62(-32,-54,-10)		4.98(-44,-68,-16)
PP	4.91(-14,-74,48)		
<u>Ipsilaterale Hemisphäre</u>			
GL/GF(V4/V8)	15.73(18,-86,-16)	11.13(22,-92,-4)	7.20(16,-88,-4)

Aufmerksamkeit LUQ > RUQ

	S1	S2	S3
<u>Kontralaterale Hemisphäre</u>			
Calcarine (V1)	10.81 (6,-88,-4)	4.28*(10,-94,10)	5.93 (12,-90,6)
inf.Cuneus (V2)	15.87 (2,-88,2)		
sup.Cuneus(V3/3a)	20.06 (8,-98,22)	7.39(16,-92,24)	8.58 (20,-88,26)
GOs/GOm			6.84 (28,-86,36)
GOm			4.97 (40,-74,6)
GOm/GOi	10.97 (38,-88,4)		
GOi	10.52 (42,-82,-12)		
GF	6.83 (24,-82,-6)	7.75(16,78,-6)	4.85 (18,-78,-14)
GF		7.54(32,-78,-6)	5.69 (26,-76,-12)
PP		4.23* (26,-82,34)	4.71(26,-76,38)
<u>Ipsilaterale Hemisphäre</u>			
GL/GF(V4/V8)	14.72 (-20,-88,-2)	7.12(-16,-94,-10)	6.22 (-20,-98,-4)

Tab.III.3.1. Lokale Maxima bei selektiver Aufmerksamkeit ($p < 0.05$, korrigiert für multiple Vergleiche, $*p < 0.00001$, unkorrigiert). Abkürzungen: Calcarine=calcarine Fissur, inf./sup.=inferior /superior, GL=Gyrus lingualis, GF = Gyrus fusiformis, GOi/m/s = Gyrus occipitalis inferior/medius/ superior, PP=posterior parietaler Cortex.

3.2.2.4. Differentielle Effekte der unterschiedlichen Stimulustypen in aufmerksamkeitsmodulierten Arealen

3.2.2.4.1. Orientierungskontraststimuli versus Zufallskontextstimuli in V1

Die zentrale Frage dieser Studie bezieht sich auf die Interaktion von aufmerksamkeitsgesteuerter Stimulusverarbeitung und durch "bottom-up" Verarbeitungsroutinen erzeugte perzeptuelle Salienz der Zielreize, wobei die Frage nach einer möglichen Interaktion im primär visuellen Kortex von besonderem Interesse war. Grundsätzlich sollte man erwarten, daß höhere perzeptuelle Salienz die Notwendigkeit attentionaler Modulation verringert, was in geringeren BOLD-Antworten für die O-Stimuli im Vergleich zu I- und Z-Stimuli sichtbar werden sollte. Deshalb wurden für jeden Probanden zunächst O- und Z-Stimuli in Regionen, die einen generellen Aufmerksamkeitseffekt zeigten, gegeneinander getestet.

Dabei zeigte sich bei allen Probanden, daß im Vergleich Z-Stimuli > O-Stimuli in generell attendierten Bereichen erstere Stimulusklasse eine höhere BOLD-Antwort als O-Stimuli evozierte. In einigen Hemisphären war dieser Effekt auch in extrastriären Regionen zu finden (Tab.III.3.2.), während der Umkehrvergleich O-Stimuli > Z-Stimuli frühestens in Area V3/V3a und dort auch nur in einem Probanden (S1) auftrat (Tab.III.3.2.) (Das ">" steht hier und im Folgenden als Symbol für "hat ein höheres BOLD-Signal als").

Wie bereits oben erwähnt, können diese Ergebnisse nicht mit Differenzen in den sensorischen Bedingungen (Stimuli ohne Hinweisreiz) erklärt werden, da sich kein Stimulustyp signifikant von den anderen unterschied.

Die Ergebnisse unterstützen daher eindeutig obige Hypothese, daß im primär visuellen Cortex attendierte Z-Stimuli höhere BOLD-Antworten hervorrufen als O-Stimuli.

	Z > O		O > Z	
	RH¹ t-Wert (x/y/z)*	LH² t-Wert (x/y/z)	RH³ t-Wert (x/y/z)	LH⁴ t-Wert (x/y/z)
A Retinotopie Regionen				
<u>S1</u>				
V1	2.31 (6/-88/-4)	2.66 (-12/-84/10)	%	%
V2	1.94 (2/-90/-6)	3.84 (-12/-88/12)	%	%
V3	%	%	%	2.18 (-6/-88/18)
V3A	%	1.98 (-24/-94/10)	2.07(12/-90/28)	2.31(-18/-94/24)
<u>S2</u>				
V1	2.35 (12/-94/16)	2.49 (-16/-94/8)	%	%
V2	3.08 (18/-92/18)	2.25 (-10/-96/12)	%	%
V3	1.79 (20/-96/20)	2.10 (-14/-92/20)	%	%
V3A	1.98 (22/-94/34)	3.80(-20/-98/34)	%	%
<u>S3</u>				
V1	1.99 (14/-90/4)	1.68 (-8/-88/8)	%	%
V2	1.77 (20/-92/16)	%	%	%
V3	1.83 (20/-90/32)	%	%	%
V3A	%	%	%	%
B Nichtretinotopie Regionen				
<u>S1</u>				
GF		2.27 (26/-80/-2)	2.02 (-40/-64/-20)	2.22 (-34/-64/-20)
LO/MT			2.70 (56/-72/4)	2.02 (-50/-80/6)
PP			2.20 (30/-68/58)	
GOm			2.37(34/-80/4)	
GOs				2.26 (-18/-88/32)
<u>S2</u>				
GF	2.07 (14/-72/-10)	2.44 (-32/-64/-14)	1.73 (44/-62/-22)	
LO/MT	2.02 (42/-82/2)	4.13 (-42/-78/16)		
GOs		4.01 (-28/-88/40)		
<u>S3</u>				
LO/MT	3.16 (42/-76/12)		3.17 (54/-66/6)	

Tab.III.3.2. Lokale Maxima der Einzelprobanden S1-S3 in den Vergleichen der Stimulustypen Z-Stimulus und O-Stimulus (* (x/y/z) MNI-Koordinaten (SPM99); S1-S3= Probanden 1-3; **GF** = gyrus fusiformis ; **GOm** = gyrus occipitalis medius; **PP** = posterior parietaler Kortex; **GOs** = gyrus occipitalis superior; ¹Z-Stimulus (LUQ)>O-Stimulus (LUQ) inklusiv maskiert durch Aufmerksamkeit LUQ > Aufmerksamkeit RUQ; ²Z-Stimulus (RUQ)>O-Stimulus (RUQ) inklusiv maskiert durch Aufmerksamkeit RUQ > Aufmerksamkeit LUQ; ³O-Stimulus (LUQ)>Z-Stimulus (LUQ) inklusiv maskiert durch Aufmerksamkeit LUQ > Aufmerksamkeit RUQ; ⁴O-Stimulus (RUQ)>Z-Stimulus (RUQ) inklusiv maskiert durch Aufmerksamkeit RUQ > Aufmerksamkeit LUQ).

3.2.2.4.2. Orientierungskontraststimuli versus Stimuli mit identischer Umgebung in V1

Eine Möglichkeit, die in 3.2.2.4.1. gefundenen Differenzen zu erklären, wäre, daß die unterschiedlichen Orientierungen innerhalb der Z-Stimuli, die zu einer perzeptuellen Überlastung bzw. generellen Verwirrung der Probanden in bezug auf die Orientierungsdiskrimination führen könnten, und so stärkere aufmerksamkeitsbezogenen Modulationen hervorrufen würden. Die stärkeren aufmerksamkeitsbezogenen BOLD-Antworten würden dann nicht durch die unterschiedliche perzeptuelle Salienz der Stimuli verursacht werden, sondern durch die Probleme der Orientierungsdiskrimination bei Z-Stimuli.

Um diese Hypothese zu testen, wurden auch I-Stimuli mit Z-Stimuli verglichen. Wäre letztgenannte Hypothese korrekt, so sollte man in diesem Vergleich keine Stimulustypendifferenz erwarten, da I-Stimuli keinen verwirrenden Kontext besitzen. Wäre dagegen die Hypothese korrekt, daß die visuellen Routinen, die perzeptuelle Salienz erzeugen, für den Aufmerksamkeitseffekt verantwortlich, so sollte man auch hier einen Effekt der Stimulustypendifferenz erwarten, da auch I-Stimuli eine geringere perzeptuelle Salienz als O-Stimuli besitzen. Wie aus Tab.III.3.3. hervorgeht, unterscheiden sich die Effekte des Vergleichs I-Stimulus > O-Stimulus qualitativ von den Effekten des Vergleichs O-Stimulus > I-Stimulus. Dabei ist der Vergleich I-Stimulus > O-Stimulus mit dem Vergleich Z-Stimulus > O-Stimulus im primär visuellen Cortex nahezu identisch. Auch hier zeigen alle Probanden eine stärkere BOLD-Antwort für I-Stimuli im Vergleich zu O-Stimuli. Der Umkehrvergleich O-Stimulus > I-Stimulus hingegen zeigte in keiner Hemisphäre einen Effekt in V1. Früheste Effekte waren dabei in V2 der rechten Hemisphäre von S3 bzw. in V3a bei S1 zu finden.

Daher erscheint die Hypothese eines Effekts der perzeptuellen Überlastung als Erklärung für die gefundenen stimulustypabhängigen attentionalen Modulationen in V1 unzureichend, da die im Vergleich I-Stimuli > O-Stimuli gefundenen Modulationen nicht erklärt werden können. Die gefundenen Modulationen in V1 sprechen daher für eine attentionale Modulation, die in Abhängigkeit der perzeptuellen Salienz des Stimulus variiert.

Der Vergleich von I- vs. Z-Stimuli zeigte bei keinem Probanden einen signifikanten Effekt in occipitalen Arealen.

	I > O		O > I	
	RH¹ t-Wert (x/y/z)*	LH² t-Wert (x/y/z)	RH³ t-Wert (x/y/z)	LH⁴ t-Wert (x/y/z)
A Retinotope Regionen				
<u>S1</u>				
V1	1.71 (8/-88/-4)	2.23 (-12/-84/10)	%	%
V2	1.66 (2/-90/-6)	1.98 (-14/-88/12)	%	%
V3	%	%	%	%
V3A	%	1.99 (-26/-94/10)	%	%
<u>S2</u>				
V1	2.91 (10/-94/16)	2.09 (-16/-94/10)	%	%
V2	2.18 (18/-94/20)	2.07 (-12/-96/12)	%	%
V3	1.79 (24/-96/22)	%	%	%
V3A	%	3.80(-20/-98/34)	%	%
<u>S3</u>				
V1	1.69 (16/-92/4)	1.65 (-10/-92/8)	%	%
V2	%	%	%	%
V3	%	%	%	%
V3A	%	%	%	%
B Nichtretinotope Regionen				
<u>S1</u>				
GF		2.87 (24/-78/-4)		2.53 (-36/-68/-18)
LO/MT			3.10 (56/-78/6)	1.72 (-48/-78/4)
<u>S2</u>				
:				
<u>S3</u>				
:				

Tab.III.3.3. Lokale Maxima für die Vergleiche der Stimulustypen I-Stimulus und O-Stimulus (* (x/y/z) MNI-Koordinaten (SPM99); S1-S3= Probanden 1-3; ¹ I-Stimulus (LUQ)>O-Stimulus (LUQ) inklusiv maskiert durch Aufmerksamkeit LUQ > Aufmerksamkeit RUQ; ² I-Stimulus (RUQ)>O-Stimulus (RUQ) inklusiv maskiert durch Aufmerksamkeit RUQ > Aufmerksamkeit LUQ; ³O-Stimulus (LUQ)>I-Stimulus (LUQ) inklusiv maskiert durch Aufmerksamkeit LUQ > Aufmerksamkeit RUQ; ⁴O-Stimulus (RUQ)>I-Stimulus (RUQ) inklusiv maskiert durch Aufmerksamkeit RUQ > Aufmerksamkeit LUQ).

3.2.2.4.3 Stimulustypabhängige Modulationen außerhalb des primär visuellen Kortex

Wie aus Tab.III.3.2. und III.3.3. hervorgeht, zeigen die Versuchspersonen nicht vollständig übereinstimmende Modulationsmuster. Um diese Muster zu untersuchen, wurden die Maxima der BOLD-Signale für die einzelnen Stimulusklassen einer ROI-Analyse unterzogen, und die mittleren Aktivierungen der ROIs der Einzelprobanden zusammengefaßt. Diese ROIs basierten auf der retinotopen Kartierung des Occipitallappens der Einzelprobanden und betrachten die Signalstärke für die einzelnen attentional modulierten Stimulusklassen gebietsweise. Die Mittelung über Probanden ergab, daß nur in V1 ein Muster zu erkennen war, das der Salienzhypothese folgte, während höhere Areale (V2, V3/V3A, LO/MT) keine differentielle Modulation in Abhängigkeit des Stimulationstyps erkennen ließen (Abb. III.3.7.A).

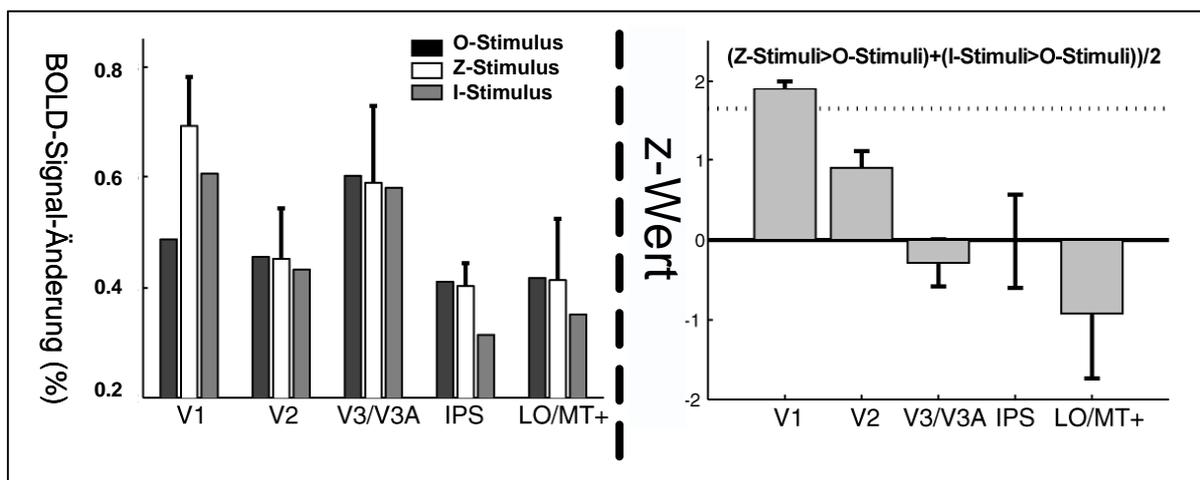


Abb.III.3.7.: Effekte der Stimulustypen in attentional modulierten Arealen. A: Maximum des BOLD-Signals für die drei Stimulustypen gemittelt über Versuchspersonen und Hemisphären in den Regionen V1, V2, V3/V3A, MT/LO und IPS. B: Mittlerer Z-Wert an den lokalen Maxima des generellen Aufmerksamkeitseffekts gemittelt über die Bedingungen Z-Stimuli > O-Stimuli und I-Stimuli > O-Stimuli über Versuchspersonen und Hemisphären in den Regionen V1, V2, V3/V3A, MT/LO und IPS.

Neben dieser regionsbasierten Analyse wurde zusätzlich eine voxelbasierte Analyse innerhalb von SPM99 durchgeführt. Dazu wurden die Z-Werte aus den Vergleichen Z-Stimuli > O-Stimuli und I-Stimuli > O-Stimuli an den lokalen Maxima des generellen Aufmerksamkeitseffekts in den Arealen V1, V2, V3/V3A, MT/LO und IPS gemittelt und ihre Effekte in Abb.III.3.7.B dargestellt. Abb.III.3.7.A und B stimmen in ihrer Aussage überein, daß nur der primär visuelle Kortex eine stimulustypabhängige Modulation zeigt (Abb.III.3.7.B: $z=1,91$; $p<0,05$).

3.3. Zusammenfassung

Die Ergebnisse aus Experiment 3 lassen sich wie folgt zusammenfassen:

(1) Wie in Experiment 1 erzeugt die willkürliche Lenkung des Aufmerksamkeitsfokus Aktivierungen in nichtretinotopen visuellen Arealen (MT/LO, posterior-parietaler Kortex), sowie in höheren Arealen, die auch an der Stimulusverarbeitung beteiligt waren (V3A/V7, V4v/V8). Gleichzeitig werden foveale Bereiche und angrenzende Gebiete V4v/V8, die den oberen visuellen Quadranten repräsentieren, auf der ipsilateralen Seite deaktiviert.

(2) Die sensorische Verarbeitung visueller Stimuli führt wie in Experiment 1 zu einer isoexzentrischen Aktivierung in den visuellen Arealen (V1-V7; V4-V8), die den Stimuluspräsentationsort repräsentieren, sowie im LO/MT-Komplex. Dabei zeigt sich kein Effekt für die Verarbeitung unterschiedlicher Stimulusklassen.

(3) Generelle Aufmerksamkeitseffekte modulieren wie in Experiment 1 die Aktivität in den Bereichen, die auch durch die sensorische Stimulusverarbeitung aktiviert waren. Zusätzlich deaktivieren sie foveale Bereiche und angrenzende Gebiete V4v/V8, die den oberen visuellen Quadranten des nichtattendierte Hemifeldes repräsentieren.

(4) Die Effekte unterschiedlicher Stimulustypen moduliert die BOLD-Antworten konsistent nur im primär visuellen Kortex. Alle anderen visuellen Areale, die durch selektive Aufmerksamkeit beeinflusst waren, zeigen diesen Effekt nicht. Daher scheinen die Befunde die Theorie zu unterstützen, die postuliert, daß Aufmerksamkeit die perzeptuelle Salienz der Stimuli so beeinflusst, daß durch die Kombination der sensorischen Verarbeitung und der Modulation durch selektive Aufmerksamkeit der attendierte Stimulus diskriminiert werden kann. So zeigte sich, daß das visuelle System dabei in der Lage ist, nur das Areal V1, das wesentlich für die Diskrimination der Stimuli unterschiedlicher Stimulusklassen ist, selektiv zu modulieren, während andere attentional modulierte Areale (V2/V3/V3A) diesen Effekt nicht zeigen. Die hier gezeigte Interaktion von Aufmerksamkeit mit perzeptueller Salienz kann nur schwer in die klassische Sichtweise von visueller Aufmerksamkeit als ein Alles-oder-Nichts-Phänomen integriert werden. Dies soll in der Diskussion weiter ausgeführt werden.

IV. Diskussion

1. Aufbau

Die Diskussion der Ergebnisse erfolgt in fünf Schritten: In einem ersten Teil werden zunächst die Verhaltensdaten des allgemeinen Aufmerksamkeitseffekts für die Experimente 1, 2 und 3 besprochen. Darauf folgt in einem zweiten Teil die Diskussion der neuroanatomischen Korrelate von selektiver Aufmerksamkeit, während im dritten die zeitliche Struktur dieses Prozesses analysiert wird. In dem vierten Teil wird der Zusammenhang zwischen automatischer Stimulusverarbeitung und Prozessen selektiver Aufmerksamkeit anhand der Verhaltensdaten und der Kernspindbefunde aus Experiment 3 diskutiert. Gleichzeitig werden die in Teil 2 aufgestellten Hypothesen wieder aufgegriffen und überprüft. In einem fünften, abschließenden Teil wird der Versuch unternommen, die klassische Vorstellung von räumlich-visueller Aufmerksamkeit anhand der diskutierten Ergebnisse zu erweitern.

1.1. Verhaltensdaten des generellen Aufmerksamkeitseffekts

Da Aufmerksamkeit in Experiment 1 und 2 weder einen Einfluß auf die Reaktionszeit noch der Anzahl der korrekten Antworten für das visuelle Hemifeld zeigte, in dem die Stimuli diskriminiert werden sollten, muß von prinzipiell gleichartigen kognitiven Prozessen bei fokussierter Aufmerksamkeit auf das linke und rechte Hemifeld ausgegangen werden. Somit wird die prinzipielle Subtraktionslogik der Kernspinauswertung unterstützt, in der die Aufmerksamkeitslenkung auf das linke mit der auf das rechte Hemifeld verglichen wird. Die Neutralbedingung zeigte in beiden Experimenten signifikant kürzere Reaktionszeiten als die selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen. Dieser Effekt kann durch die fehlende Diskriminationsaufgabe in der Neutralbedingung erklärt werden. Er war für die Anzahl der korrekten Antworten jedoch nur in Experiment 1, nicht aber in Experiment 2 signifikant. Ein Grund für die fehlende Signifikanz in Experiment 2 könnte in einem technischen Problem der MEG-Aufzeichnungsapparatur liegen, die eine gewissen Prozentsatz von Triggersignalen der Antwortbox (ca. 5%) nicht korrekt aufzeichnet. Dazu kommt die Eigenschaft des MEG-Systems, Antworten, die während der Stimuluspräsentation gegeben werden (in diesem Fall 200 ms), nicht aufzuzeichnen.

Dies würde die höhere Reaktionszeit der Neutralbedingung als auch die geringere Anzahl der korrekten Antworten in den selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen in Experiment 2 erklären. Eine Nachanalyse ergab, daß diese durch eine gestiegene Anzahl Antwortunterlassungen in Experiment 2 zustande kamen. Die etwas längeren Reaktionszeiten aus Experiment 1 sind mit einer generellen Zeitverzögerung von 40-50 ms auf dem Weg von der Antwortbox zum Aufzeichnungsrechner erklärbar. Korrigiert man die in Experiment 1 aufgezeichneten Reaktionszeitdaten um die Übertragungszeit, so ergeben sich quasi-identische Zeiten für Experiment 1 und 2.

Trotz all dieser technischen Probleme zeigte ein Vergleich der Verhaltensdaten aus Experiment 1 und 2 für die Probanden, die an beiden Experimenten teilgenommen hatten, sowohl in den Reaktionszeiten als auch für die Anzahl der korrekten Antworten keine signifikanten Unterschiede. Dies spricht dafür, daß die Probanden keinen Lerneffekt vom ersten zum zweiten Experiment zeigten, sondern bereits durch das Training vor dem ersten Experiment ein stabiles Performanzniveau erreicht hatten.

Der eigentliche Effekt selektiver Aufmerksamkeit, der sich darin äußert, daß bei Präsentation invalider Hinweisreize die Reaktionszeiten ansteigen, wurde in den dargestellten Experimenten nicht mehr überprüft, ist aber in einem Vorexperiment nachgewiesen worden (s. Anhang). In diesem Experiment (n=5) wurde nach der Präsentation der 10 bilateralen Stimuli ein unilateraler Stimulus gezeigt, der sich in 70% der Fälle auf der attendierten und in 30% auf der nichtattendierten Seite befand und auf den die Versuchspersonen seitenunabhängig reagieren sollten. Die Analyse der Reaktionszeitdaten ergab, daß ein signifikanter Effekt für schnellere Reaktionszeiten im attendierten Feld gegenüber dem nichtattendierten bei allen Probanden festzustellen war. Daraus folgt, daß die Versuchspersonen ihren Aufmerksamkeitsfokus effizient gelenkt hatten. Diese Befunde replizieren frühere Studien, die diesen Reaktionszeiteffekt fanden (z.B. Posner, 1984). Eine Analyse der Reaktionszeiten für die bilateralen Stimuli in der Aufmerksamkeit-rechts- und -links-Bedingung zeigte dagegen keine signifikanten Unterschiede zu den Reaktionszeiten in Experiment 1, 2 und 3. Daher ist davon auszugehen, daß die Versuchspersonen auch bei einem 100% validen Hinweisreiz wie in Experiment 1, 2 und 3 ihren Aufmerksamkeitsfokus effizient aufs attendierte Hemifeld lenkten.

Innerhalb der Stimulussequenz von 10 aufeinanderfolgenden Stimuli zeigte sich als generelles, stabiles Muster, daß die Reaktionszeiten vom ersten zum zweiten

Stimulus signifikant abnehmen. Die Anzahl der korrekten Antworten nahm dagegen vom ersten zum zweiten Stimulus signifikant zu. Dieses Muster fand sich in beiden Experimenten. Die Ursache dieses Effekts könnte zum ersten darin zu suchen sein, daß ein gewisser "Überraschungseffekt" bei der Präsentation des ersten Stimulus auftritt, zum zweiten aber auch darin, daß der erste Stimulus einem peripheren Hinweisreiz für die darauffolgenden Stimuli entspricht. Grundsätzlich ist dieser Effekt auch in anderen Studien aufgetreten (Hillyard et al., 1985).

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß die Befunde die früherer Studien replizieren und daß sie auch theoretischen Überlegungen entsprechen, daß eine Lenkung des Aufmerksamkeitsfokus auf bestimmte Gebiete des visuellen Feldes zu einer schnelleren Diskriminationsleistung in den attendierten und einer langsameren Diskriminationsleistung in nichtattendierten Gebieten führt. Zudem liefern sie einen weiteren Beleg für die Hemisphärenunabhängigkeit der bei den selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen beteiligten Prozesse und unterstützen somit die im folgenden angewandte Subtraktionslogik.

1.2. Lokalisation der Aufmerksamkeitseffekte

1.2.1. Hinweisreizbezogene Modulationen

Die Hypothese für eine Beteiligung von V1 an hinweisreizbezogenen Modulationen lautete für Experiment 1 und 3:

"(H1/H4): Tonische Aufmerksamkeit (Aufmerksamkeitslenkung) moduliert den primär visuellen Kortex bei allen Versuchspersonen."

1.2.1.1. Populationseffekte für Experiment 1

Die Ergebnisse aus Experiment 1 und 3 zeigen für den Vergleich Hinweisreiz rechts vs. Hinweisreiz links konsistente Aktivierungen in Bereichen des lateral-occipitalen Kortex, sowie im Gyrus fusiformis und dem transversalen occipitalen Sulcus, der anterior in den intraparietalen Sulcus übergeht. Dieser Befund ist konsistent mit Ergebnissen früherer Studien (z.B. Hopfinger et al., 2000; Kastner et al., 1999), die eine Beteiligung dieser Strukturen bei der Lenkung des Aufmerksamkeitsfokus' fanden, und kann in die oben dargestellten Theorien von Posner (1990) und Mesulam (1981) integriert werden. Die Gruppenanalyse zeigte jedoch keine konsistenten Effekte in den Bereichen, die nach Talairach und Tournoux (1988) die calcarine Fissur, also das primär visuelle Areal ausmachen.

Ähnliche Befunde das primär visuelle Areal betreffend wurden auch in anderen Studien berichtet (Hopfinger et al., 2000; Kastner et al., 1999). Grundsätzlich läßt sich aus dem neuronalen Aktivierungsmuster schließen, daß sowohl der ventrale wie auch der dorsale Strom an der Aufmerksamkeitslenkung beteiligt sind.

Dabei grenzt die Aktivierung im lateral-occipitalen Kortex zum einen an das Gebiet "LO", das einer standpunkt-, stimulusgrößen- und präsentationsunabhängigen Objekterkennung dient (Malach et al., 1995; Grill-Spector et al., 1998; Tootell et al., 1998), und daher als menschliches Homologie-Areal des inferotemporalen Kortex beim Affen angesehen werden könnte (Malach et al., 1995; Tootell et al., 1996). Einige Studien (z.B. Hopfinger et al., 2000), die eine Aktivierung in diesem Bereich beschrieben haben, ordnen dieses Areal dem oben beschriebenen funktionellen Gebiet zu. Damit würde ein visuelles Areal, das für die Objekterkennung relevant ist, durch die Aufmerksamkeitslenkung moduliert. Dies wiederum spräche dafür, daß möglicherweise eine Art "Objekt-Template" voraktiviert wird (Duncan, 1980), welches dann mit dem attendiert verarbeiteten Stimulus verglichen wird. Diese Vorstellung einer Interaktion von hierarchisch höheren und niedrigeren Arealen bei der Stimulusverarbeitung, in diesem Fall also lateral-occipitale und fusiforme Gebiete, findet sich auch bei Gilbert (1994) und Lee et al. (1998). Dabei wird davon ausgegangen, daß die hierarchisch höher stehenden Areale eine Objektvorlage aufrufen, die dann mit dem eintreffenden Stimulus verglichen wird.

Weitere Studien (Gitelman et al., 1999; Kim et al. 1999), die eine Modulation in diesem Bereich finden, gehen jedoch davon aus, daß diese Aktivierung eher der Struktur MT+ entspricht, die vor allem bei der Analyse von Bewegungen eine Rolle spielt (De Yoe et al., 1996; Tootell et al., 1998) und das menschliche Homologon der Areale MT, MST und FST bei Primaten ist (Boussaoud et al., 1990; De Yoe et al., 1996). Dabei ist Areal MST bei Primaten mit dem frontalen Augenzentrum, dem Lobulus parietalis inferior und dem Gyrus cinguli verbunden (Mesulam et al., 1977; Barbas & Mesulam, 1981; Mesulam et al., 1981; Boussaoud et al., 1990). Diese spielen alle eine wichtige Rolle im Modell der Aufmerksamkeitslenkung bei Mesulam bzw. Posner (Mesulam, 1990; Posner, 1994). Zudem sind die Areale MST und FST eng mit dem Gebiet TEO des ventralen Stroms verknüpft (Boussaoud et al., 1999) und könnten daher eine wichtige Rolle bei der Verbindung von Informationen des ventralen und dorsalen Stroms spielen.

Auch die Beteiligung des transversalen occipitalen Sulcus an Aufmerksamkeitslenkung ist beschrieben worden (Hopfinger et al., 2000), wobei die Modulationen in diesen Arealen meist mit einer Modulation des dorsalen Stroms gleichgesetzt wird (Corbetta et al., 1998). Inwieweit jedoch auch Area V3A bzw. V7 (Tootell et al., 1998), welches das gesamte kontralaterale visuelle Hemifeld kodiert, von dieser Modulation betroffen ist, kann in dieser Gruppenanalyse nicht geklärt werden. Zudem ist die genaue Differenzierung der dorsalen occipitalen Areale, die möglicherweise in V3A, V3B und V7 aufgeteilt werden sollten (Smith et al., 2000; Tootell & Hadjikhani, 2001), und deren funktionale Rolle bisher noch nicht geklärt (Dupont et al., 1997; Braddick et al., 2000), zur Zeit noch nicht möglich.

Die Modulationen des Gyrus fusiformis, bzw. lingualis sprechen allerdings dafür, daß neben den höheren visuellen Arealen des dorsalen (und möglicherweise ventralen) Stroms auch niedrigere Areale moduliert werden, die den Stimulus in retinotopen Koordinaten kodieren. Diese Hypothese wurde schon von Brefczynski & DeYoe (1999) sowie Hopfinger et al. (2000) formuliert und wird durch Befunde aus Einzelzelleitungen bei Affen (Luck et al., 1997) unterstützt. Dabei ist in diesen Arealen nicht zu unterscheiden, ob hier nur der Stimulusort moduliert wird oder bestimmte neuronale Subpopulationen, die aufgabenrelevante Eigenschaften analysieren. Einzelzelleitungen lassen jedoch vermuten, daß in diesen retinotopen Arealen der Ort, an dem der Stimulus auftritt, selektiv moduliert wird (z.B. Luck et al., 1997).

Somit sind diese Befunde mit den Theorien der Aufmerksamkeitslenkung konsistent und zeigen, daß Aufmerksamkeit sowohl dorsale als auch retinotop organisierte Areale moduliert, wobei letztere für eine sensorische Faszilitation der darauffolgenden Reizverarbeitung sprechen.

Die Modulation lateraler occipitaler Areale, die aufgrund ihrer Lokalisationen als neuronale Generatoren der LDAP-Komponente in Frage kommen (Hopf & Mangun, 2000), weist zudem darauf hin, daß die Diskriminationsaufgabe als sehr schwer anzusehen ist, da diese Aktivierungen nur bei schweren Diskriminationsaufgaben aufzutreten scheinen (Hopf & Mangun, 2000).

Der Vergleich zwischen den selektiven Hinweisreizbedingungen mit der Neutralbedingung erzeugte ein ähnliches Aktivierungsmuster wie der Vergleich der selektiven Hinweisreizbedingungen untereinander. Daher können auch diese Aktivierungen in das oben aufgezeigte neuronale Netzwerk der

Aufmerksamkeitslenkung integriert werden. Dieser Vergleich zeigte jedoch besonders in der rechten Hemisphäre geringere T-Werte als der Vergleich der selektiven Hinweisreize. Diese Befunde könnten möglicherweise dadurch erklärt werden, daß der neutrale Hinweisreiz zu einem unselektiven Aufmerksamkeitseffekt führt, der besonders die neuronalen Strukturen der rechten Hemisphäre moduliert. Eine Ursache dieses Befunds könnte darin liegen, daß Gebiete der rechten Hemisphäre den gesamten visuellen Raum kodieren (Mesulam, 1981/90).

Da jedoch die interindividuelle anatomische Variabilität des Neocortex gerade in V1 (Rademacher et al., 1995; Hasnain et al., 1998) dazu führen kann, daß in der Gruppenanalyse eines fMRI-Experiments geringe Modulationen, die bei allen Einzelprobanden auftreten, nicht mehr zu detektieren sind, und die interindividuelle Variabilität dieser Stichprobe der Population entsprach (Hasnain et al., 1998), wurden auch die Daten aller Probanden als Einzelfallstudien ausgewertet.

1.2.1.2. Einzelprobanden

1.2.1.2.1. Modulationen außerhalb des primär visuellen Kortex

Die Auswertung der Daten der Einzelprobanden ergab, daß die in der Gruppenanalyse von Experiment 1 gefundenen Modulationen auf die Hinweisreize auch bei den Einzelprobanden beobachtet werden konnten. Dabei zeigten die Versuchspersonen neben einer großen interindividuellen anatomischen Variabilität eine große interindividuelle Variabilität der exakten Modulationsorte innerhalb eines Areals. Dies kann die relativ schwachen Signifikanzwerte in der Gruppenanalyse erklären.

Diese relativ schwachen Modulationen bei den Einzelprobanden könnten jedoch auch durch die relativ geringe Anzahl von Hinweisreizen pro Bedingung erklärt werden. Deshalb wurden auch die hinweisreizbezogenen Modulationen aus Experiment 3 analysiert (Hinweisreiz rechts vs. links).

Interessanterweise wurde in Experiment 3, in dem in den unteren visuellen Quadranten stimuliert wurde, ein ähnliches Muster wie in Experiment 1 festgestellt, in dem der obere visuelle Quadrant stimuliert wurde. Auch hier wurden posterior-parietale, medio-occipitale Areale sowie Area V7/V3a und V4/V8 moduliert. Da in Experiment 3 im unteren visuellen Feld stimuliert wurde, konnte zudem festgestellt werden, daß die V7/V3A-Modulationen den Stimulusrepräsentationen zuzuordnen sind. Jedoch schwankt auch hier bei den Versuchspersonen das Aktivierungsmuster stark. Als eine mögliche Erklärung ist denkbar, daß die in den fMRI-Experimenten

gewählten Hinweisreiz-Stimulus-Intervalle von minimal 2 Sekunden zu lang sind, um bei allen Probanden eine gleichartige Modulation hervorzurufen.

Der konsistenteste Befund in Experiment 3 war jedoch eine Modulation der Areale, in denen das ipsilaterale obere Gesichtsfeld repräsentiert wird: die Versuchspersonen schienen also den Quadranten, der am irrelevantesten für die Diskrimination war, selektiv zu inhibieren (Abb. III.3.3., blau skaliert). Diese Befunde wurden schon von Totell et al. (1998) berichtet, können aber bislang in keine existierende Theorie der Lenkung von Aufmerksamkeit integriert werden. Eine mögliche Erklärung wäre, die Existenz zweier räumlicher Aufmerksamkeitsgradienten zu postulieren. Einer wäre dabei für die Verschiebung des Aufmerksamkeitsfokus ins linke bzw. rechte Hemifeld verantwortlich, ein zweiter für die Verschiebung in die obere bzw. untere Gesichtsfeldhälfte. Würde nun die Aufmerksamkeit in einen Quadranten gelenkt, so würde durch die Aufsummierung beider Gradienten, der Quadrant, der dem Stimulus diagonal gegenüberliegt zweifach ignoriert. Ein solcher Mechanismus wäre imstande, die gefundenen, "paradoxen" ipsilateralen Modulationen erklären. Eine zweite Möglichkeit würde in der selektiven Hemmung des irrelevantesten Quadranten durch einen einzigen Aufmerksamkeitsgradienten bestehen.

1.2.1.2.2. Modulation *des primär visuellen Kortex* bei Einzelprobanden für den Vergleich Hinweisreiz rechts vs. Hinweisreiz links

Die Analyse der Daten der Einzelprobanden zeigte jedoch auch, daß zumindest bei einigen Probanden auch in früheren Arealen bis hin zu V1 hinweisreizmodulierte BOLD-Signale in der jeweils kontralateralen Hemisphäre zum attendierten Hemifeld zu finden waren, die jedoch größtenteils sehr schwach waren ($p > 0.01$, unkorrigiert für Mehrfachvergleiche). Diese Modulationen konnten bei den Vergleichen der selektiven Hinweisreizbedingungen auch nur in 5 der 12 analysierten Hemisphären (= 41,7 %) entdeckt werden konnten.

Diese Modulation des primär visuellen Kortex in einer Subpopulation der Versuchspersonengruppe entspricht den Befunden von Kastner et al., 1998, die bei **zwei von 4 Probanden** eine Modulation des primär visuellen Kortex fanden. Zudem waren diese Modulationen in V1 in Experiment 1 nicht mit einer besseren Diskriminationsleistung der Probanden, die diese V1-Modulation zeigten, verbunden.

Ein Argument, warum in Experiment 1 keine konsistente hinweisreizbezogene Aufmerksamkeitsmodulation in allen Probanden gefunden wurde, könnte jedoch die geringe Anzahl von Ereignissen pro Bedingung sein ($n=80$). Hinweisreizbezogene Modulationen in V1 könnten dann aufgrund eines schlechten Signal-Rausch-Verhältnisses nicht detektiert werden. Jedoch zeigte sich auch bei Verdreifachung der Ereignisse pro Hinweisreizbedingung ($n=264$) kein konsistenter Effekt in den primär visuellen Cortices der Versuchspersonen, wie Experiment 3 belegt. Nur ein Proband (S3) zeigte in Experiment 3 hinweisreizbezogene Modulationen in V1. Dieser Befunde bei S3 können jedoch auch durch Augenbewegungsartefakte erklärt werden: So zeigte S3 in einer Messung der Augenbewegungen außerhalb des Kernspintomographen, in dem durch einen Umbau bedingt die Augenbewegungen während des Experiments nicht gemessen werden konnten, die Tendenz, seine Augen leicht auf die attendierte Seite zu verschieben. Auch wenn diese Augenbewegung die Stimuli nicht in den fovealen Bereich rückten (Abweichung $< 2^\circ$ Sehwinkel), so können sie doch die V1-Modulation und das abweichende hinweisreizbezogene Aktivierungsmuster, wie das Fehlen parietaler Modulationen, in S3 erklären. Bei einer Reanalyse der Augenbewegungsdaten aus Experiment 1 ergab sich eine Tendenz zu stärkeren Augenbewegungen bei einem der drei Probanden, die eine V1-Modulation zeigten, und die Tendenz zum Blinzeln während des Zeitraums zwischen Hinweisreiz und Präsentation des ersten Stimulus in einem zweiten. Dies mag die Effekte der hinweisreizbezogenen V1-Modulation erklären. Diese Befunde sind auch im Einklang mit Einzelzellableitungen bei Primaten, die in V1 keine hinweisreizmodulierten Antworten erkennen lassen (Luck et al., 1997).

Diese Erklärung der V1-Modulationen durch Augenartefakte scheint zwar zunächst den Ergebnisse von Ress et al. (2000) zu widersprechen, die eine hinweisreizbezogene V1-Modulation in den Gebieten von V1 konsistent bei drei Probanden fanden, und zwar in dem Gebiet, in dem auch der Stimulus repräsentiert war. Neben der hohen Anzahl von Ereignissen pro Bedingung ($n=600$) und eines anderen Paradigmas, (Stimulusdetektionsaufgabe), ergab eine genaue Analyse der Ergebnisse, daß diese modulatorischen Effekte in V1 nur dann auftraten, wenn die Stimuli nahe der Wahrnehmungsschwelle präsentiert wurden. Wurden die Stimuli dagegen kontrastreich präsentiert, verschwand diese V1-Modulation. Daher mag die attentionale Modulation des primär visuellen Kortex auch von den

Stimuluseigenschaften abhängen, die in unserer Untersuchung kontrastreich gewählt waren und so eine hinweisreizbezogene V1-Modulation möglicherweise verhinderten. Somit läßt sich aus den Ergebnissen aus Experiment 1 und 3 des Vergleichs Hinweisreiz rechts vs. Hinweisreiz links bezüglich Modulationen in V1 schließen, daß die beobachtete V1-Modulation zumindest teilweise durch Augenbewegungsartefakte erklärt werden kann. Diese Interpretation widerspricht auch keinem bisher publizierten Befund, da Kastner et al. (1999) Augenbewegungen nicht kontrollieren und Ress et al. (2000) zum einen keine hinweisreizbezogenen V1-Modulationen bei kontrastreichen Stimuli fanden und zum zweiten eine Detektionsaufgabe gegen Ruhebedingung und nicht zwei selektive Aufmerksamkeitsaufgaben miteinander verglichen. Auch Hopfinger et al. (2000) fand keine Modulation in V1.

Dagegen ergab sich bei der Analyse der Einzelprobanden für den Vergleich der selektiven Hinweisreizbedingungen mit der neutralen Hinweisreizbedingung eine tendenziell stärkere Modulation in linkshemisphärischen Arealen. Einschränkend muß jedoch gesagt werden, daß auch hier die hinweisreizbezogenen V1-Modulationen im primär visuellen Kortex in allen Probanden so schwach sind, daß im Gruppenmittel Modulationen in medialen occipitalen Arealen nicht mehr feststellbar sind.

Die beobachtete Modulation in den Vergleichen der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen mit der Neutralbedingung mag teilweise durch Augenbewegungen erklärt werden. Sie könnte jedoch, wie schon oben ausgeführt, auch dadurch erklärt werden, daß bei einer Aufmerksamkeitslenkung in das rechte visuelle Hemifeld eine stärkere Aufmerksamkeitslenkung notwendig ist, als bei einer Aufmerksamkeitslenkung auf das linke visuelle Hemifeld. Kongruent zu diesen Befunden sind auch die gemessenen Aktivierungen der Einzelprobanden während der sensorischen Aktivierung. Eine Lateralisierung wurde auch in anderen Studien berichtet (Corbetta et al, 1990/91), wobei deren Ursache noch nicht genau verstanden ist (Corbetta et al., 1998). Insgesamt muß die obige Hypothese zurückgewiesen werden.

1.2.1.3. Zusammenfassung hinweisreizbezogener Modulationen

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß hinweisreizbezogene Modulationen bei allen Probanden in höheren visuellen Arealen kontralateral zur attendierten Hemisphäre moduliert werden. Dabei werden sowohl der ventrale als auch der dorsale Strom

durch selektive Hinweisreize moduliert, wobei dieser Befund bei unterschiedlichen Schätzmethoden und Versuchsdesigns stabil bleibt. Hingegen kann nicht ausgeschlossen werden, daß attentionale Modulationen in frühen visuellen Arealen (V1/V2) durch Augenbewegungen erklärt werden können. Die Hypothese 1 aus Experiment 1, die eine konsistente Modulation in allen Probanden verlangte, konnte also falsifiziert werden. Zudem wird dieser negative Befund auch in Experiment 3 repliziert. So kann aufgrund der hier diskutierten Ergebnisse zwar angenommen werden, daß höhere retinotopie Areale durch Aufmerksamkeitslenkung moduliert werden. V1 hingegen scheint durch selektive Aufmerksamkeitslenkung nicht moduliert zu werden.

Der neutrale Hinweisreiz zeigt möglicherweise ein leicht lateralisiertes Muster in den frühen visuellen Arealen mit einer stärkeren Modulation in den frühen visuellen Arealen der linken Hemisphäre, das durch einen Aufmerksamkeitsgradienten, der durch das visuelle Feld von rechts nach links verläuft, erklärt werden könnte.

Es bleibt jedoch die Frage nach dem Einfluß der Länge des Hinweisreiz-Stimulus-Intervall unbeantwortet. Dieses wird wegen der Unmöglichkeit, zeitlich schnell aufeinanderfolgende stimulusbezogene überlappende BOLD-Antworten zu separieren, selten kleiner als 2 Sekunden gewählt. In manchen Studien (Kastner et al., 1999) beträgt er sogar 16 Sekunden und mehr. Inwieweit die Ergebnisse solcher Studien mit den Befunden aus EKP-Studien und aus Verhaltensexperimenten vergleichbar sind, und ob in beiden Fällen das identische neuronale Netzwerk an der Aufmerksamkeitslenkung und dessen konstante Ausrichtung über mehrere Sekunden beteiligt ist, ist noch immer eine offene Frage. Zwar deuten Übereinstimmungen in der Lokalisation neuronaler Quellen durch fMRI und EKP darauf hin, daß Übereinstimmungen existieren. Verhaltensexperimente weisen jedoch auf einen Abfall der aufmerksamkeitsmodulierten Stimulusverarbeitung nach 1 Sekunde und damit unterschiedliche oder zumindest unterschiedlich modulierte identische neuronale Netzwerke hin (z.B. Remington, 1980).

Ein weiterer bisher kaum untersuchter modulierender Faktor bezieht sich auf die Art des Hinweisreizes. In den beschriebenen zwei Experimenten bezog sich der symbolische Hinweisreiz immer auf einen bestimmten Raumpunkt, nicht jedoch auf eine Stimuluseigenschaft. Inwieweit also räumliche und eigenschaftsbezogene Faktoren in frühen visuellen Arealen interagieren können, ist deshalb noch weitgehend ungeklärt (s. aber Luck et al., 1997).

1.2.2. Attentional modulierte Stimulusverarbeitung

Zu der attentional modulierten Stimulusverarbeitung wurden folgende Hypothesen für Experiment 1 aufgestellt:

"(H2): Die phasische Komponente visuell-räumlicher Aufmerksamkeit (attendierte Stimulusverarbeitung) moduliert den primär visuellen Kortex konsistent bei allen Versuchspersonen."

"(H3): Die Areale innerhalb von V1, die durch Aufmerksamkeit moduliert werden, werden auch durch die sensorische Verarbeitung der visuellen Stimuli aktiviert."

Experiment 3 sollte diese Befunde replizieren:

"(H1): Die phasische Komponente visuell-räumlicher Aufmerksamkeit (attendierte Stimulusverarbeitung) moduliert den primär visuellen Kortex gemittelt über alle Stimulustypen."

Alle Versuchspersonen in Experiment 1 und 3 zeigten eine Modulation in dem primär visuellen Areal V1. Darüber hinaus konnten auch Modulationen in höheren visuellen Arealen nachgewiesen werden, welche die Stimuli sensorisch repräsentieren.

Diese Verarbeitung der Stimuli in der kontralateralen Hemisphäre konnte dabei sowohl bei dem Vergleich der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen als auch bei den Vergleichen der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen mit der Neutralbedingung sowohl im Gruppenvergleich als auch bei allen sechs bzw. drei Einzelprobanden mit beiden Analysemethoden nachgewiesen werden.

Die Ergebnisse der attentional modulierten Stimulusverarbeitung aus Experiment 1 und 3 stimmen mit den Ergebnissen früherer fMRI-Studien überein, die berichteten, daß die attentionalen Modulationen in den Zonen der retinotopon Areale auftraten, die auch die sensorische Repräsentation des dargebotenen Stimulus innerhalb des wahrgenommenen visuellen Feldes kodieren. (Worden et al., 1996; Kastner et al., 1998; Tootell et al., 1998; Brefczynski & DeYoe, 1999; Ghandi et al., 1999; Kastner et al., 1999; Martinez et al., 1999; Somers et al., 1999). Während höhere visuelle Areale größtenteils durch selektive Hinweisreize moduliert wurden, wurden tiefer in der Verarbeitungshierarchie stehende visuelle Areale zusätzlich während der Stimulusverarbeitung moduliert.

Das Auftreten eines retinotop organisierten kortikalen Isoexzentrizitätsbandes aufmerksamkeitsbezogener Modulation innerhalb der stimulusrepräsentierenden

Gebiete läßt vermuten, daß attentionale Top-Down-Modulationen räumlich in den verschiedenen visuellen Arealen operieren. Diese Vorstellung läßt sich in Modelle selektiver Aufmerksamkeit integrieren, die eine Beteiligung unterschiedlichster visueller Hierarchieebenen postulieren (Olshausen et al., 1993 ; Tsotsos, 2001).

Somit bleibt die Frage zu beantworten, warum frühere Studien diese Areale nicht berichteten, obwohl sie die Beteiligung höherer visuellen Areale in früheren Experimenten nachgewiesen (Heinze et al., 1994; Mangun et al., 1997; Mangun et al., 1998). Die Gründe, warum in diesen Experimenten nicht bereits eine aufmerksamkeitsbedingte V1-Modulation nachgewiesen wurde, mögen unterschiedlicher Natur sein. Ein Grund mag in der Auswahl der Stimuli und des Experimentalaufbaus liegen. So wurden oft Detektionsaufgaben miteinander verglichen, die eine geringere V1-Modulation aufweisen könnten, da für eine Detektion möglicherweise keine frühen visuellen Areale attentional moduliert werden müssen. Zudem waren die zu attendierenden Stimuli relativ einfach konstruiert bis hin zu einfarbigen geometrischen Körpern (Heinze et al., 1994), während in Experiment 1 und 3 die relevante Stimuluseigenschaft schwer zu diskriminieren war. Ein weiterer Grund mag die fehlende Sensitivität der Aufnahmegerate (fMRI bzw. PET) gewesen sein, deren Signalqualität in den letzten fünf Jahren deutlich zugenommen hat. Ein letzter Grund mag die Analyse von Gruppenmitteln gewesen sein. Wie in Abschnitt III.1.2. gezeigt wurde, weist die calcarine Fissur, um die herum das primär visuelle Areal beim Menschen lokalisiert ist, eine hohe interindividuelle Variabilität auch nach einer Normalisierung der Gehirne der Einzelprobanden auf (Rademacher et al., 1995; Hasnain et al., 1998). Dadurch werden jedoch bei einer voxelbasierten Analyse des Gruppenmittels bei einer Stimuluspräsentation nur im oberen bzw. unteren Teil des Gesichtsfeldes die V1-Modulationen abgeschwächt, da unterschiedliche Voxel nun die V1-Modulationen der Einzelprobanden repräsentieren. So wird diese Modulation in den Gruppenvergleichen aufgrund der interindividuellen Variabilität unterschätzt und kann erst bei einer Betrachtung der Einzelprobanden gezeigt werden. Höhere visuelle Areale bedecken dagegen größere Teile der kortikalen Oberfläche, überlappen daher trotz interindividueller anatomischer Variabilität bei den Einzelprobanden, und führen somit zu detektierbaren Aktivierungen bei Gruppenanalysen.

Um daher die Modulation räumlich eng umschriebener Areale in fMRI-Studien zu detektieren, sollte daher immer ein Ansatz gewählt werden, der sich auf die Analyse

von Einzelprobanden bezieht. Dieser Auswertestrategie folgten daher auch alle bisherigen Veröffentlichungen, die eine spezifische V1-Modulation berichtet haben (Kastner et al., 1998; Tootell et al., 1998; Brefczynski & DeYoe, 1999; Ghandi et al., 1999; Kastner et al., 1999; Martinez et al., 1999; Somers et al., 1999).

1.2.2.1. Zusammenfassung attentional modulierter Stimulusverarbeitung

Die Ergebnisse aus Experiment 1 und 3 zeigen, daß die attendierte Stimuli in V1 in der zum attendierten Quadranten kontralateralen Hemisphäre selektiv durch Aufmerksamkeit manipuliert werden. Dieser Effekt war bei allen Probanden zu beobachten. Dabei findet diese Modulation in den Arealen statt, die auch durch die nichtattendierte sensorische Stimulation aktiviert werden. Somit können Hypothesen 2 und 3 aus Experiment 1, sowie Hypothese 1 aus Experiment 3 durch die Untersuchungsergebnisse validiert werden. Zusätzlich zu der Modulation des primär visuellen Kortex' zeigten sich auch Modulationen in höheren visuellen Arealen, die teilweise auch durch die Aufmerksamkeitslenkung moduliert wurden.

1.3. Zeitliche Korrelate der attentionalen Modulation des primär visuellen Kortex'

Was aber ist nun die Aufgabe der attentionalen Modulation innerhalb des primär visuellen Kortex, die in Experiment 1 und 3 beobachtet wurde ? Eine Möglichkeit wäre, daß lediglich der Stimulusort selektiv bearbeitet wird, welches sich in der modulierten Antwort auch im primär visuellen Areal ausdrückt. Eine zweite Möglichkeit wäre dagegen, daß der primär visuelle Kortex während der Stimulusverarbeitung nach der zunächst stattfindenden unselektiven sensorischen Modulation in einer zweiten Verarbeitungsphase selektiv moduliert wird. Um diese Frage zu beantworten soll in dem nächsten Abschnitt der Zeitverlauf der V1-Modulation diskutiert werden.

Für das zweite Experiment wurden 3 Hypothesen in Abhängigkeit der Ergebnisse von Experiment 1 aufgestellt:

"(H1): Im Falle einer konsistenten Modulation von V1 durch tonische Aufmerksamkeitskomponenten in Experiment 1: Der primär visuelle Kortex wird durch Aufmerksamkeitslenkung vor der Stimuluspräsentation attentional moduliert. In diesem Fall sollte seine Modulation zeitlich einer Modulation parietaler und präfrontaler Areale folgen."

"(H2): Im Falle einer konsistenten Modulation von V1 durch phasische Aufmerksamkeitskomponenten in Experiment 1: Der primär visuelle Kortex

wird unmittelbar durch die attendierte Stimuluspräsentation moduliert (Modulation der C1-Komponente)."

(H3): Im Falle einer konsistenten Modulation von V1 durch phasische Aufmerksamkeitskomponenten in Experiment 1: Der primär visuelle Kortex wird mittelbar durch die attendierte Stimuluspräsentation moduliert, während die frühe Aktivierung in V1 attentional unmoduliert bleibt. In diesem Fall steuern bestimmte kortikale Areale, z.B. extrastriäre visuelle Gebiete, diese Feedbackmodulation."

Da die Ergebnisse aus Experiment 1 gegen Hypothese 1 sprechen, die eine hinweisreizbezogene V1-Modulation in Experiment 1 zur Voraussetzung hatte, werden im folgenden lediglich Hypothese 2 und 3 überprüft.

1.3.1. Attentionale Modulation der M1/C1-Komponente

Trotz der klaren aufmerksamkeitsspezifischen Modulation im primär visuellen Kortex in Experiment 1 und 3 zeigte sich keine Modulation der C1 bzw. M1-Komponente sowohl in den Vergleichen zwischen den selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen als auch in den Vergleichen der selektiven Aufmerksamkeitsbedingung mit der Neutralbedingung. Aufgrund ihres Zeitverlaufs und ihrer Orientierung wird jedoch davon ausgegangen, daß die M1/C1-Komponente höchstwahrscheinlich in V1 generiert wird (Clark et al., 1995; Aine et al., 1995, 1996; DiRusso et al., 2000). Diese Befunde konnten in Experiment 2 durch Dipolrekonstruktion weiter validiert werden. Sie bestätigen somit die Annahme, daß frühe visuelle Prozesse höchstwahrscheinlich nicht attentional moduliert werden können. Damit muß Hypothese 2 verworfen werden.

1.3.2. Vergleich der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen

Die erste attentional modulierte Komponente, die P1-Komponente bei ca. 100-120 ms wird dagegen in extrastriären Arealen generiert, wie schon in früheren Untersuchungen mit bilateraler Reizdarbietung dargelegt wurde (Heinze et al., 1990, 1994; Luck et al., 1990; Mangun et al., 1997). Diese Komponente, deren neurale Generatoren im Gyrus fusiformis bzw. superior-occipitalen Kortex vermutet wurden (Heinze et al., 1994, Woldorff et al., 1997; Martinez et al., 1999/2001), konnte dabei nur mittels EKP-Ableitungen als signifikant attentional moduliert nachgewiesen werden. Die EKMF-Daten erlaubten zwar eine relativ gute Dipolanpassung an den Orten, an denen auch die EKP-Dipole angepaßt worden waren, zeigten aber keine

signifikante attentionale Modulation. Der Grund für diese Differenz mag in den unterschiedlichen Aufnahmeeigenschaften von EEG und MEG zu suchen sein: Während Magnetometer bevorzugt zur Kopfoberfläche tangentielle Komponenten detektiert, waren die modellierten Dipole radial. Daher könnten im MEG nur die tangentialen Anteile der Quellen aufgenommen worden sein. Dies würde den schwächeren attentionalen Effekt der EKMFs erklären.

Zudem wurden die Quellen der P1-Komponente in lateral-occipitalen Arealen gefunden, während frühere Untersuchungen die Lokalisation der P1-Komponente auf Reize im oberen visuellen Gesichtsfeld im fusiformen Kortex fanden (Heinze et al., 1994), bzw. im superior-occipitalen Kortex bei Stimulation im unteren visuellen Gesichtsfeld (Woldorff et al., 1997). Eine weitere Studie (Martinez et al., 1999), in der identische Stimuli wie in dieser Studie auf dem horizontalen Median präsentiert wurden, beschrieben Dipollokalisierungen des P1-Effekts, die von 72 bis 104 ms in lateral-occipitalen Arealen lagen, von 104 bis 136 ms jedoch in fusiforme Areale verschoben waren. Eine mögliche Erklärung dieser Differenzen liegt sowohl in dem Stimulusmaterial wie auch dem Präsentationsort. Dabei könnten die hier präsentierten Stimuli durchaus zu einer Modulation des LO-Komplexes führen. Daß es im Gegensatz zu Martinez et al. (1999) jedoch nicht zu einer Modulation in ventro-occipitalen Gebiete kam, könnte dadurch begründet sein, daß möglicherweise Gebiete im fusiformen Gyrus, die das gesamte kontralaterale Hemifeld repräsentieren, durch die Stimulation auf dem horizontalen Meridian zusätzlich moduliert werden. Eine andere Möglichkeit wäre, daß diese unterschiedliche Lokalisation in der Studie von Martinez et al. und in Experiment 2 durch die verschiedene uni- bzw. bilaterale Stimulationsart entstanden.

Es ist jedoch prinzipiell plausibel, neuronale Generatoren in lateral occipitalen Arealen anzunehmen, die sowohl eine Modulation des LO-Komplex, der objektbezogene Repräsentationen enthält (Malach et al., 1995; Grill-Spector et al., 1998), als auch eine Modulation des MT-Komplex reflektieren können.

Auch im Zeitbereich von 201-224 ms können in den lateral-occipitalen Arealen bilateral Dipole rekonstruiert werden, ein Phänomen, das bereits von Curran et al. (1993) als 'P1-reprise' beschrieben wurde.

Dagegen zeigten die ereigniskorrelierten Magnetfelder in diesem Zeitbereich eine Modulation in medial-posterioren und rechtslateralen temporo-parietalen Bereichen. Die Modulation im medial-posterioren Bereich konnte durch einen Dipol in der

calcarinen Fissur rekonstruiert werden. Damit sprechen diese Befunde für eine späte Modulation des primär visuellen Kortex, zusammen mit einer Modulation des rechten temporo-parietalen Bereichs. Die selektive Modulation des temporoparietalen Bereichs ist bisher so nicht beschrieben worden. Grundsätzlich ist dieser Bereich aus Befunden bei Neglekt-Patienten bekannt (Posner et al., 1984; Morrow & Ratcliff, 1988; Halligan & Marshall, 1994; Friedrich et al., 1998; Karnath et al., 2001). Er scheint eine Rolle bei der Aufrechterhaltung von Aufmerksamkeit und bewußten Repräsentationen zu spielen. Diese Funktion könnte er auch in diesem Experiment übernommen haben, obwohl bisher ungeklärt ist, warum dieses Gebiet selektiv durch eine attendierte Stimulusverarbeitung des kontralateralen linken visuellen Feldes stärker moduliert wird.

Die auch in diesem Zeitbereich fehlende Übereinstimmung von EKP- und EKMF-Dipollösungen läßt sich dagegen auf die radiale Orientierung der extrastriären Quellen zurückführen, die zugleich eine mögliche mediale Quelle überlagerten, so daß diese mediale Quelle nicht aus den EKP-Daten modelliert werden konnte. Die Kombination von EKP und EKMF-Dipollösungen spricht jedoch dafür, daß ein 4-Dipol-Modell für die Daten adäquat ist. Aufgrund der hier dargestellten Ergebnisse kann Hypothese 3 konfirmiert werden, wobei diese Konfirmierung im folgenden weiter erhärtet werden soll.

1.3.3. Vergleich der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen mit der Neutralbedingung

In der Analyse der EKP und EKMF-Felder zeigte sich, daß der Vergleich der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen mit der Neutralbedingung zu wesentlich höheren Signal-Rausch-Verhältnissen führte. Da sich in Experiment 1 (fMRI) die neuronalen Modulierungsmuster der Vergleiche der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen miteinander als äquivalent zu den Vergleichen der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen mit Neutralbedingung erwiesen hatten, und zudem keine unspezifischen Aktivierungen (arousal) mittels Kernspintomographie nachgewiesen wurden, kann dieser Vergleich als gleichwertig zu dem Vergleich der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen untereinander angesehen werden. Zudem kann aufgrund der höheren Signalstärke im EKP/EKMF in den Vergleichen der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen mit der Neutralbedingung angenommen werden, daß sich in eine mögliche Modulation des primär visuellen Kortex besser

nachweisen läßt, als in dem Vergleich der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen untereinander.

Aufgrund der höheren Signalstärke in den Vergleichen der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen mit Neutralbedingung konnten hier sowohl für die Differenzfelder des Gruppenmittels als auch für die Differenzfelder der Einzelprobanden Dipole rekonstruiert werden, die in der calcarinen Fissur lagen. Die zusätzlichen zentralen Dipole bei 200 bis 220 ms in diesem Vergleich lassen sich durch einsetzende Aktivität im Motorkortex erklären, die durch die frühere motorische Antwort in der Neutralbedingung bedingt sein könnte.

Bemerkenswert ist außerdem, daß sich die Orientierung dieses späten Dipols in den Vergleichen der selektiven Aufmerksamkeitsbedingung mit der Neutralbedingung umkehrt, während Dipollokalisierung und Stärke annähernd gleichbleiben.

Beim Menschen wurden ähnliche EKMF-Befunde bisher nur von Aine et al. (1997) in einem Einzelprobanden berichtet. Zudem wurde eine Modulation, die bei ca. 150 ms auftrat, nur bei einer Exzentrizität von 3° nicht aber bei 8 ° gefunden. Eine weitere Studie (Martinez et al., 2001) zeigte mittels eines 7-Dipolmodells in einer eingeladenen Publikation, daß für den Vergleich der attendierten mit nicht-attendierten Stimuli eine V1-Modulation für die Differenzfelder der EKP-Gruppenmittel bei ca. 170 ms auftrat. Ein Problem dieser Studie ist jedoch, daß wie bereits in Teil II der Einleitung besprochen, die Stimuli auf dem horizontalen Meridian präsentiert wurden. Daher sollte sowohl untere als auch obere Lippe der calcarinen Fissur aktiviert werden, da das untere visuelle Hemifeld in der oberen Lippe und das obere in der unteren Lippe repräsentiert werden. Die so entstandenen zwei neuronalen Quellen sollten nun gegeneinander orientiert sein und sich daher gegenseitig aufheben. Der von Martinez et al. (2001) berichtete späte attentionale Effekt in V1, könnte somit ein Residualdipol sein, der dadurch entsteht, daß aufgrund der Projektionsbedingungen der Dipole der Einzelprobanden ein Dipol stärker als der andere erscheint. Theoretisch ist diese Dipollokalisierung jedenfalls nur schwer erklärbar.

Dagegen zeigen die Befunde aus Experiment 2 sowohl im Gruppenmittel als auch bei den Einzelprobanden, daß V1 durch Aufmerksamkeit in einem späten Zeitbereich moduliert wird.

Zudem spricht die inverse Orientierung des späten V1-Effekts im Vergleich zu dem der sensorischen Modulation dafür, daß dieser Dipol nicht den identischen

neuronalen Generator hat. Eine Erklärungsmöglichkeit basiert auf den Befunden von Metha et al. (2000a/b). In dieser Studie wurden invasiv Zellpotentiale bei Affen abgeleitet, die zwischen einer auditorischen und einer visuellen Aufmerksamkeitsaufgabe wechselten. Dabei zeigte sich für die visuelle Aufgabe, daß attentionale Modulationen zunächst in V4 zu detektieren waren und erst später in V1. Die interessanteste Beobachtung war hier, daß die Effekte der späten attentionalen Modulation höchstwahrscheinlich in Laminae V-VI, nicht aber in Lamina IV, der Schicht in der visuelle Stimuli eintreffen, zu lokalisieren sind. Sollten sich diese Befunde als korrekt erweisen, so kann durch sie die inverse Dipolorientierung in Experiment 2 erklärt werden. Somit scheinen an der späten attentionalen Modulation ein Netzwerk von Arealen beteiligt zu sein, welches den primär visuellen Kortex durch ein Feedbacksignal moduliert. Als Kandidaten kommen dafür vor allem die lateral-occipitalen Bereiche in Frage, die zeitgleich mit dem primär visuellen Kortex moduliert werden.

Kritisch ist natürlich die Frage zu beurteilen, inwieweit Dipolmodelle den genauen Ort der Verarbeitung aufzeigen können. Zwar besitzt das MEG eine räumlich höhere Auflösung als das EEG; letztlich aber habe beide ein sehr viel geringeres Auflösungsvermögen als fMRI. Somit ist die gefundene Modulation in V1 nur eins von vielen möglichen Modellen. Geht man jedoch davon aus, daß EEG/MEG-Signale und fMRI-Signale ähnliche neuronale Mechanismen abbilden (Logothetis et al., 2001), so erscheint die in Experiment 2 berichtete Modulation zumindest plausibel.

Ein weiterer Beleg mögen zudem ähnliche Befunde bei selektiven Aufmerksamkeitsaufgaben bei Affen sein, die eine späte attentionale V1-Modulation zeigten (Roelfsema et al., 1998; Vidyasagar, 1998; Ito & Gilbert, 1999; McAdams & Maunsell, 1999). Der wesentlichste Befund dieser Studien ist, daß diese Modulationen frühestens ab 80-100 ms in Einzelzelleitungen nachgewiesen wurden.

Ein weiterer Mechanismus, der zu einer späten Modulation des primär visuellen Kortex führt, ist eine Figur-Hintergrund-Segregation (Lamme et al., 1995, Lee et al., 1997, Spekreijse et al. 1995). Gerade dieser Mechanismus kann in dem experimentellen Paradigma in Experiment 2 eine Rolle spielen, da die gewählten Stimuli eine Figur-Hintergrund-Segregation verlangen (Abb. III.1.1.).

Solch ein Feedbackmechanismus wurde zudem in kontextuellen Lernaufgaben bei Menschen mit intracranialen Ableitungen beobachtet (Olson et al., 2001) und dem bewußten Gewährwerden des attendierten Stimulus (Super et al., 2001).

Experimente bei Menschen zeigten zudem, daß durch transkraniale Magnetstimulation (TMS) künstlich erzeugte Phospheme nicht mehr wahrgenommen wurden, wenn MT/V5, das bewegungskodierende Areal beim Menschen, und V1/V2 ungefähr 5 bis 20 ms nach der MT-Reizung durch TMS-Impulse stimuliert wurden (Pascual-Leone & Walsh, 2001). Zudem können bei Patienten mit einem Riddoch-Syndrom (V1-Läsion mit residualer Bewegungswahrnehmung) auf der läsionierten Seite bei einer MT-Stimulation keine Phospheme wahrnehmen (Covey & Walsh, 2000). Während diese beobachteten Modulationen zumindest in ein System mit hierarchisch aufwärts und abwärts gerichteten Projektionen, in dem die Informationen zunächst aufwärts verlaufen, bevor sie abwärts (rück-)projiziert werden, integriert werden kann, zeigen Befunde bei Affen, daß stimulusbezogene Information von Beginn der Stimulation an von MT in niedrigere Areale rückprojiziert werden kann (Raiguel et al., 1989; Bullier & Nowak, 1997; Hupe et al., 1998; Bullier et al., 2001; Hupe et al., 2001).

Dieser Modulation könnte ein zweiter Verarbeitungspfad in das visuelle System zugrunde liegen, der über die superioren Colliculi und das Pulvinar direkt in Area MT verläuft (Standage & Benvenuto, 1996). Diese Zusatzinformation könnte zumindest einen Teil des rückprojizierten Signals erklären, auch wenn die Stimuli in den erwähnten Untersuchungen im Gegensatz zu denen in Experiment 2 bewegt waren. Ein aus den oben dargestellten Befunden abgeleitete Hypothese ist daher, daß diese Rückkopplungsmechanismen in den primär visuellen Kortex ein essentieller Bestandteil von visuellem Gewährwerden sind. Doch muß diese Hypothese anhand der Ergebnisse aus Experiment 2 zumindest differenziert werden. Die in Experiment 2 beobachtete Rückkopplung stammt aus dem Vergleich einer identischen visuellen Stimulation mit unterschiedlichen Aufgabenstellungen (selektiv vs. neutral). Die Versuchspersonen nahmen auch in der Neutralbedingung die präsentierten Stimuli wahr, ein Befund, der zumindest gegen eine einfache Dichotomisierung in bewußt/Feedback und unbewußt/keinFeedback spricht. Zudem waren die frühen Verarbeitungsprozesse der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen im Vergleich zur Neutralbedingung nicht signifikant verändert, was gegen oben postulierte frühe Feedbackmechanismen (Bullier, 2001) in diesem Experiment spricht.

Eine mögliche Schlußfolgerung aus diesem Befund ist deshalb, daß die von Bullier und anderen beschriebenen Feedbackmodulationen aufgabenunabhängig verlaufen, und zu einem Gewährwerden des Stimulus führen. Wofür aber stehen dann die in Experiment 2 gefundenen, späten Feedbackprojektionen ? Aufgrund der dargestellten Ergebnisse scheint hier die Annahme berechtigt, daß diese Modulationen unterschiedliche Repräsentationsformen kodieren: Bei einer starken Feedbackmodulation ist eine diskriminative Entscheidung über einzelne Orientierungen möglich, während bei einer schwächeren, bzw. nicht vorhandenen Feedbackmodulation nur eine Aussage über die Stimulusexistenz, nicht aber über die Stimuluseigenschaften getroffen werden kann. Dieser Feedbackmechanismus könnte also einen bestimmten Bewußtseinsinhalt repräsentieren, er ist jedoch höchstwahrscheinlich KEIN Indikator für die bewußte Wahrnehmung eines Stimulus.

1.3.4. Zusammenfassung

Die Ergebnisse aus Experiment 2 legen nahe, daß selektive Aufmerksamkeit den primär visuellen Kortex nach der initialen Stimulusverarbeitung über einen Feedbackmechanismus moduliert, der möglicherweise von extrastriären Arealen (LO oder MT+) ausgelöst wird. Die diskutierten Ergebnisse aus Experiment 2 bestätigen somit Hypothese 3. Dabei ist diese spät auftretende Modulation kein Indikator für eine prinzipielle Stimulusgewährwerden, sondern für den attendierten diskriminatorischen Prozess und somit für eine tiefergehende Analyse der Eigenschaften des attendierten Stimulus.

Inwieweit beobachtete Modulationen bei dem Vergleich der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen mit der Neutralbedingung durch unselektive Faktoren mitbestimmt sind, muß jedoch in weiteren Studien abgesichert werden, auch wenn die Ergebnisse aus Experiment 1 für eine große Ähnlichkeit der neuronalen Modulationen bei den Vergleichen der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen untereinander und der selektiven Aufmerksamkeitsbedingungen mit der Neutralbedingung sprechen.

1.4. Zusammenhang von visueller Aufmerksamkeit und Stimulussalienz

Während die Ergebnisse aus Experiment 1 und 2 die prinzipielle Beteiligung des primär visuellen Kortex bei attendierter Stimulusverarbeitung aufzeigten, wurde in

Experiment 3 die Interaktion von Aufmerksamkeit und perzeptuelle Salienz untersucht. Dabei wird die perzeptuelle Salienz durch automatische Stimulusverarbeitungsroutinen im visuellen System hervorgerufen (Nothdurft, 2000; Treisman, 1985). Bei bestimmten Reizen scheinen diese Verarbeitungsroutinen im primär visuellen Kortex lokalisiert zu sein, wie Einzelzelleableitungen an Affen anzeigen (Knierim & van Essen, 1992; Desimone et al., 1985). Die Hypothesen dieses Experiments lauteten:

"(H1): Die phasische Komponente visuell-räumlicher Aufmerksamkeit (attendierte Stimulusverarbeitung) moduliert den primär visuellen Kortex gemittelt über alle Stimulustypen."

"(H2): Innerhalb attentional modulierter Areale sollte sich die Modulation in Abhängigkeit des Orientierungskontrasts unterscheiden. Dabei sollte ein geringerer Orientierungskontrast zu stärkerer attentionaler Modulation führen."

"(H3): Im Gegensatz zu den attentionalen Modulationen sollte die sensorische Aktivierung in primär visuellen Arealen bei dem Vergleich der Stimulustypen umso stärker sein, je größer der Orientierungskontrast ist."

1.4.1. Verhaltensdaten

Bei allen drei Probanden zeigten die Reaktionszeitdaten, daß Stimuli mit einer geringeren perzeptuellen Salienz zu längeren Reaktionszeiten führen als Stimuli mit hoher Salienz. Dagegen zeigen nur die Stimuli mit zufälligem Kontext eine signifikant höhere Fehlerrate im Vergleich mit den Stimuli mit identischem Kontext und den Stimuli mit hohem Orientierungskontrast. Diese Befunde sprechen dafür, daß Stimuli mit geringerem Orientierungskontrast eine längere Verarbeitungszeit bedürfen, als solche mit hohem Orientierungskontrast. Somit wurden in diesem Experiment Befunde repliziert, die zeigen, daß ein hoher Orientierungskontrast zu perzeptuell salienten Stimuli führt (z.B. Nothdurft, 2000). Diese Ergebnisse geben also Grund zu der Annahme, daß die experimentelle Manipulation auf der Verhaltensebene den intendierten Effekt zeigen.

Die Analyse der Fehlerdaten spricht jedoch dafür, daß den Z-Stimuli noch ein weiterer Verarbeitungsmechanismus unterliegt, der ihn auch von den I-Stimuli unterscheidet. Möglicherweise ist dieser Effekt mit einer bereits in III.3.1.2.

angedachten perzeptuellen Überlastung des Probanden durch die Anzahl unterschiedlicher Orientierungen auf engstem Raum zu erklären.

1.4.2. Stimulustypabhängige Verarbeitung

1.4.2.1. Sensorische Aktivierung

Wie schon Einzelzelleableitungen bei Affen belegen, sind bestimmte visuelle Verarbeitungsroutinen in V1 lokalisiert (z.B. Knierim & van Essen, 1992). Dabei gibt es einen suppressorischen Effekt bei gleicher Orientierung von Zielreiz und umgebenden Stimuli (Toth et al., 1996; Nothdurft et al., 1999) und einen faszilitierenden Effekt bei orthogonaler Orientierung des Zielreizes (Nelson & Frost, 1978; Sillito et al., 1995; Levitt & Lund, 1997). Die neuronale Grundlage dieser Effekte können dabei entweder weitreichende laterale Projektionen innerhalb von V1 oder Feedbackprojektionen sein (Weliky & Katz, 1996; Li, 1999; Gilbert et al, 2000).

Die Vergleiche der nichtattendierten, sensorischen Verarbeitung der einzelnen Stimulustypen zeigte jedoch **keinen** konsistenten Effekt bei den Probanden. Ein Grund für dieses Ergebnis, das nicht mit der in der Einleitung formulierten Hypothese 4 von Experiment 3 übereinstimmt, liegt in der angewandten Meßmethode. Möglicherweise bildet die funktionelle Kernspintomographie bevorzugt exzitatorische Prozesse, nicht aber inhibitorische Mechanismen ab (Waldvogel et al., 2000). Ein ebenso negativen Befund eines fMRI-Experiments berichtet Kastner et al. (2000) bei Textur-Segregation, deren modulatorische Effekte in V1 in Einzelzelleableitungen nachgewiesen wurde (Lamme, 1995) . Eine weitere Möglichkeit wäre, daß der cerebrale Kortex ohne fokale Aufmerksamkeit relativ unmoduliert bleibt. Letzterer Möglichkeit widersprechen jedoch die Ergebnisse des allgemein sensorischen Effekts gemittelt über Stimulustypen. -

Grundsätzlich können aus den negativen Befunden in diesen Vergleichen der sensorischen Aktivierungen nicht auf die Nichtexistenz unterschiedlicher Verarbeitungsroutinen der einzelnen Stimulustypen geschlossen werden.

1.4.2.2. Attentional modulierte Verarbeitung verschiedener Stimulustypen

Dagegen zeigte die Analyse der attentionalen Modulationen in occipitalen Arealen einen generellen Effekt in den Arealen V1, V2, V3, V3A und V7 sowie in dem LO/MT-Komplex und in posterior parietalen Arealen. Innerhalb dieser attentional modulierten

Areale zeigten sich jedoch nur im primär visuellen Kortex bei allen Probanden signifikante Modulationen in Abhängigkeit der zu verarbeitenden Stimulusklasse, wobei die attentionalen Modulationen für die weniger salienten Z- bzw. I-Stimuli höher waren als für die salienteren O-Stimuli, bzw. die Modulation für salientere Reize geringer war als für weniger saliente.

Dies komplementiert frühere Ergebnisse aus Kernspinuntersuchungen von Kastner et al. (Kastner et al., 1998; Kastner et al., 1999) die zeigten, daß selektive Aufmerksamkeit sensorischer Suppression bei der gleichzeitigen Darbietung mehrerer Stimuli entgegenwirkt und dabei die Areale V2, V4 und TEO nicht aber V1 moduliert. Diese Unterschiede sind durch die verschiedene Stimuluskonfiguration in Experiment 3 (Gaborgitter) und dem Experiment von Kastner et al. (komplexe Formen) erklärbar und lassen sich in ein Modelle visueller Verarbeitung integrieren, die postulieren, daß mehrere gleichzeitig präsentierte Reize zu einer gegenseitigen Suppression führen, die durch selektive Aufmerksamkeit moduliert wird (Koch & Ulfman, 1985; Desimone & Duncan, 1994; Itti & Koch, 2000). Daher läßt sich dieser attentionale Effekt über eine Modulation der sensorischen Interaktionen erklären. Aufmerksamkeit würde demnach nicht nur räumlich wirken, sondern in den attendierten Raumregionen selektiv die visuellen Verarbeitungsroutinen modulieren, bzw. automatisch auftretende Verarbeitungsroutinen abschwächen.

Diese Schlußfolgerung erweitert klassische Theorien räumlicher Aufmerksamkeit, die davon ausgingen, daß Aufmerksamkeit zwar die Stimulusverarbeitung modifiziert, dafür jedoch keinen genauen Mechanismus angeben konnten. Oft wird in diesen Theorien relativ unspezifisch von "sensory gain" oder "amplification" gesprochen (Hillyard et al., 1998b). Der Befund aus Experiment 3 zusammen mit den Befunden von Kastner et al. (1998/99) spricht dafür, daß die modulierte Verarbeitungsebene je nach Stimulanforderungen gewählt werden kann.

Während diese Befunde implizieren, daß selektive Aufmerksamkeit immer suppressive automatische Verarbeitungsroutinen unterdrückt, da ja suppressorische Effekte bei gleicher Orientierung von Zielreiz und umgebenden Stimuli (Toth et al., 1996; Nothdurft et al., 1999) bei Affen berichtet worden waren, zeigten weitere Befunde aus Einzelzelleableitungen bei Affen, daß selektive im Vergleich zu distribuiertes Aufmerksamkeit auch faszilatorische kontextuelle Routinen unterstützen kann (Ito & Gilbert, 1999). Ito & Gilbert zeigten zudem, daß auch durch intensives perzeptuelles Lernen die Effekte selektiver Aufmerksamkeit auf faszilierende

kontextuelle Verarbeitungsroutinen reduziert werden (Ito et al., 1998; Ito & Gilbert, 1999). Es scheint also, daß selektive Aufmerksamkeit ihren Einfluß auf kontextuelle Interaktionen in V1 flexibel nutzen kann und nicht an eine Verschaltungsart gebunden ist.

Der wesentliche Befund aus Experiment 3 unterstützt also eindeutig die Ansicht, daß selektive Aufmerksamkeit in V1 die integrativen Verarbeitungsroutinen moduliert, die über das klassische rezeptive Feld hinaus gehen (Roelfsema et al., 1998; Ito & Gilbert, 1999; Watt & Philipps, 2000). Zudem sprechen die Befunde für einen gemeinsamen kortikalen Verarbeitungsort für die Generierung perzeptueller Salienz und aufmerksamkeitspezifischer Modulationen. Diese Sichtweise widerspricht Theorien, die getrennte Verarbeitungsorte für beide Prozesse annahmen (Treisman, 1988; Julesz, 1990), und ist mit Modellen aus der Neuroinformatik konsistent, die eine enge Verbindung zwischen Aufmerksamkeit und perzeptueller Salienz basierend auf deren gemeinsamer Benutzung gleicher Verschaltungskreise in frühen visuellen Arealen postulieren (Grossberg, 2000; Roelfsema, 2000).

Zudem sprechen Befunde aus Einzelzelleitungen bei Affen dafür, daß der attentionale Mechanismus, der auf diese Verarbeitungsroutinen einwirkt, relativ spät im Vergleich zu perzeptuellen Pop-out-Effekten auf Zellfeuerraten einwirkt (Vidyasagar, 1998; Lamme & Spekreijse, 2000). Damit sind diese Ergebnisse zumindest hypothetisch im Einklang mit den Ergebnissen aus Experiment 2.

1.4.3. Zusammenfassung

Aus Experiment 3 läßt sich also schlußfolgern, daß selektive Aufmerksamkeit die relevanten automatischen Verarbeitungsroutinen innerhalb der attentional modulierten Areale beeinflusst, wobei die Auswahl des Ortes von der Stimuluskonfiguration abhängt. Somit konnten Hypothese 1 und 2 bestätigt werden, während Hypothese 3 nicht bestätigt werden konnte, was an der gewählten Meßmethode gelegen haben mag.

Ziel der Aufmerksamkeit scheint zu sein, die perzeptuelle Salienz des Stimulus durch eine Beeinflussung der Verarbeitungsroutinen so zu verändern, daß die relevante Stimuluseigenschaft diskriminierbar wird. Sind die Verarbeitungsroutinen eines visuellen Areal ausreichend für eine korrekte Diskriminationsleistung, so wird nur dieses Areal selektiv moduliert. Dabei sprechen Befunde aus Einzelzelleitungen dafür, daß auch dieser attentionale Mechanismus wie in Experiment 2 relativ spät -

auf jeden Fall aber nach der ersten sensorischen Verarbeitung - möglicherweise durch ein Feedback von höheren visuellen Arealen erfolgt.

1.5. Was ist visuell-räumliche Aufmerksamkeit ?

Zum Ende dieser Untersuchung soll versucht werden, aus den bisher dargestellten Befunden die mögliche Funktionsweise(n) visuell-räumlicher Aufmerksamkeit mit besonderer Berücksichtigung des primär visuellen Kortex abzuleiten.

Prinzipiell scheint visuell-räumliche Aufmerksamkeit visuelle Areale unterschiedlichster Hierarchieebenen zu modulieren. Eine Unterteilung des Aufmerksamkeitskonstrukts in Prozesse, die den Aufmerksamkeitsfokus auf bestimmte Raumpunkte lenken und festhalten bzw. loslösen, und weitere, die die Verarbeitung des attendierten Reizes modulieren, führt dazu, daß unterschiedliche, teilweise überlappende kortikale Regionen für diese Prozesse identifiziert werden können. Dabei scheint die Aufmerksamkeitslenkung sowohl hierarchisch höherstehende Regionen des dorsalen als auch des ventralen Stroms zu modulieren, während erst die attendierte Stimulusverarbeitung zu einer Modulation in dem primär visuellen Kortex und weiteren, frühen visuellen Arealen wie V2 und V3 führt. Der zeitliche Verlauf der attentionalen Modulation des primär visuellen Kortex läßt darauf schließen, daß die eintreffenden Erregungsmuster zunächst unmoduliert weitergeleitet werden, bevor sie über eine Feedbackschleife in den primär visuellen Kortex zurückgelangen, und dort zu einer attentionalen Modulation führen.

Damit entsprechen diese Befunde zwar Theorien, die davon ausgehen, daß visuelle Reize vor einer später einsetzenden attentionalen Modulation zunächst automatisch analysiert werden. Gleichzeitig aber können einfache Modelle eines neuronalen Systems, die einen einfachen Feedforwardmechanismus visueller Reize von hierarchisch niedrigeren zu höheren Arealen postulieren, nicht die in dieser Untersuchung berichteten Verarbeitungsmechanismen des menschlichen Gehirns abbilden, und sollten zugunsten von Modellen, die eine Interaktion visueller Areale verschiedenster Hierarchieebenen postulieren, aufgegeben werden.

Die Ergebnisse des dritten Experiments bieten zudem eine mögliche Erklärung für die durch den Feedback modulierten Prozesse. In diesem Experiment wurde in besonderer Weise V1 durch Aufmerksamkeit moduliert. Dabei spricht die Art der

Modulation dafür, daß durch Aufmerksamkeit selektiv die relevanten automatischen Verarbeitungsprozesse im primär visuellen Kortex moduliert werden.

Grundsätzlich scheint also die attendierte Stimulusverarbeitung, welche die Stimulusverarbeitung in einem räumlich ausgewählten Areal moduliert, eine besondere Form der Stimulusverarbeitung zu sein. Mit anderen Worten, visuell-räumliche Aufmerksamkeit ist kein uniformer Prozess, sondern läßt sich in eine visuelle Aufmerksamkeitslenkung, die bestimmte Raumpunkte auswählt, und eine darauffolgende selektive Stimulusverarbeitung aufteilen. Diese attendierte Stimulusverarbeitung könnte über den Mechanismus einer Feedbackmodulation automatischer visueller Routinen operieren, der zur Folge hätte, daß der attendierte Reiz eine besonders hohe perzeptuelle Salienz bekommt. Die hier vorgestellten Untersuchungsergebnisse legen nahe, daß diese Mechanismen der attentional modulierten Stimulusverarbeitung bereits im primär visuellen Kortex operieren können.

V. Literatur

- Aine, C.J., Supek, S. & George, J.S. (1995). Temporal dynamics of visual-evoked neuromagnetic sources: effects of stimulus parameters and selective attention. *Int. J. Neurosci.*, *80(1-4)*, 79-104.
- Aine, C.J., Supek, S., George, J.S., Ranken, D., Lewine, J., Sanders, J., Best, E., Ties, W., Flynn, E.R. & Wood, C.C. (1996). Retinotopic organization of human visual cortex: departures from the classical model. *Cereb. Cortex*, *6(3)*, 354-61.
- Alexander, G.E., DeLong, M.R. & Strick, P.L. (1986). Parallel organization of functionally segregated circuits linking basal ganglia and cortex. *Annu. Rev. Neurosci.*, *9*, 357-81.
- Aristoteles (1977). *Hauptwerke*. Stuttgart: Kröner.
- Augustino of Hippo (1991). *Confessions*. London & Oxford: Oxford University Press.
- Baddeley, A. (1984). *Working memory*. London & Oxford: Oxford University Press.
- Baizer, J.S, Robinson, D.L. & Dow, B.M. (1977). Visual responses of area 18 neurons in awake behaving monkeys. *J. Neurophysiol.*, *40*, 1024-37.
- Baizer, J.S, Ungerleider, L.G. & Desimone, R. (1991). Organization of visual inputs to the inferior temporal and posterior parietal cortex in macaques. *J Neurosci.*, *11*, 168-90.
- Bandettini, P. A., Jesmanowicz, A., Wong, E. C. & Hyde, J. S. (1993). Processing strategies for time-course data sets in functional MRI of the human brain. *Magn. Reson. Med.*, *30(2)*, 161-73.
- Barbas, H. & Mesulam, M.-M. (1981). Organization of afferent input to subdivisions of area 8 in the rhesus monkey. *J. Comp. Neurol.*, *200(3)*, 407-31.
- Bashinski, H. S. & Bacharach, V. R. (1980). Enhancement of perceptual sensitivity as the result of selectively attending to spatial locations. *Percept. Psychophys.*, *28(3)*, 241-248.
- Baylis, G. C & Driver, J. (1992). Visual parsing and response competition: the effect of grouping factors. *Percept. Psychophys.*, *51(2)*, 145-62.
- Beauchamp, M. S., Cox, R.W. & DeYoe, E.A. (1997). Graded effects of spatial and featural attention on human area MT and associated motion processing areas. *J. Neurophysiol.*, *78*, 516-520.
- Beauchamp, M. S., Petit, L., Ellmore, T.M., Ingeholm, J. & Haxby, J.V. (2001). A parametric fMRI study of overt and covert shifts of visuospatial attention. *NeuroImage*, *14*, 310-21.
- Bichot, N. P., Cave, K. R. & Pashler, H. (1999). Visual selection mediated by location: feature-based selection of non-contiguous locations. *Percept. Psychophys.*, *61(3)*, 403-23.
- Bishop, P. O., G. H. Henry, et al. (1971). Binocular interaction fields of single units in the cat striate cortex. *J. Physiol.*, *216(1)*, 39-68.

- Bisiach, E. & Vallar, G. (1988). Hemineglect in Humans. In "Handbook of Neuropsychology (Vol.2)", Boller, F. & Grafman, J. (ed.). New York: Elsevier: pp. 195-222.
- Blaser, E., Pylyshyn, Z. & Holcombe, A.O. (2000). Tracking an object through feature space. *Nature*, *408*, 196-99.
- Bonnett, C. (1755). *Essai de psychologie*. London.
- Boussaoud, D., Ungerleider, L.G. & Desimone, R.(1990). Pathways for motion analysis: cortical connections of the medial superior temporal and fundus of the superior temporal visual areas in the macaque. *J. Comp. Neur.*, *296*, 462-495.
- Boussaoud, D. & Bremmer, F. (1999). Gaze effects in the cerebral cortex: reference frames for space coding and action. *Exp. Brain Res.*, *128(1-2)*, 170-80.
- Braddick, O. J., O'Brien, J. M., Wattam-Bell, J., Atkinson, J. & Turner, R.(2000). Form and motion coherence activate independent, but not dorsal/ventral segregated, networks in the human brain. *Curr. Biol.*, *10(12)*, 731-4.
- Braun, J. & Sagi, D. (1990). Vision outside the focus of attention. *Percept Psychophys*, *48(1)*, 45-58.
- Braunschweiger, D. (1899). *Die Lehre von der Aufmerksamkeit in der Psychologie des 18. Jahrhunderts*. Leipzig: Haacke.
- Brefczynski, J.A. & DeYoe, E.A. (1999). A physiological correlate of the 'spotlight' of visual attention. *Nat. Neurosci.*, *2(4)*, 370-4.
- Briand, K.A. & Klein, R.M. (1987). Is Posner's 'beam' the same as Treisman's 'glue' ? *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, *13*, 228-41.
- Broadbent, D.E. (1958): *Perception and Communication*. London: Pergamon Press.
- Budd, J.M.L. (1998). Extrastriate feedback to primary visual cortex in primates. *Proc. R. Soc. Lond. B*, *265*, 1037-44.
- Büchel, C., Josephs, O. Rees, G. Turner, R., Frith, C.D. & Friston, K.J. (1998). The functional anatomy of attention to visual motion. *Brain*, *121*, 1281-94.
- Bullier, J. & Nowak, L.G. (1995). Parallel versus serial processing: new vistas on the distributed organization of the visual system. *Curr. Opin. Neurobiol.*, *5(4)*, 497-503.
- Bullier, J., Hupe, J. M., James, A. C. & Girard, P. (2001). The role of feedback connections in shaping the responses of visual cortical neurons. *Prog. Brain Res.*, *134*, 193-204.
- Bullier, J. (2001). Feedback connections and conscious vision. *TICS*, *5(9)*, 369-370.
- Buridan, J. (1518). In *librum Aristotelis de sensu et sensato*. In "Questiones et decisiones", G. Lockert (ed.). Paris: Ascensius et Resch.
- Burock, M.A., Buckner, R.L., Woldorff, M.G., Rosen, B.R. & Dale, A.M. (1998). Randomized event-related experimental design allow for extremely rapid presentation rates using functional MRI. *Neuroreport*, *9*, 3735-3739.
- Burock, M.A. & Dale, A.M. (2000). Estimation and detection of event-related fMRI signals with temporally correlated noise: a statistically efficient and unbiased approach. *Hum. Brain Mapp.*, *11(4)*, 249-60.

- Bushnell, M. C., Goldberg, M.E. & Robinson, D.L. (1981). Behavioral enhancement of visual responses in monkey cerebral cortex. I. Modulation in posterior parietal cortex related to selective visual attention. *J. Neurophysiol.*, *46*(4), 755-772.
- Cave, K. & Bichot, N.P. (1999). Visuospatial attention: Beyond a spotlight model. *Psychonomic Bull.Rev.*, *6*(2), 204-23.
- Chastain, G. (1991). Effects of abruptly appearing clutter on a peripherally precued covert attention shift. *J. Gen. Psychol.*, *118*(1), 31-44.
- Chastain, G. (1992). Analog versus discrete shifts of attention across the visual field. *Psychol. Res.*, *54*(3), 175-81.
- Chawla, D., Rees, G. & Friston, K. J. (1999). The physiological basis of attentional modulation in extrastriate visual areas. *Nat. Neurosci.*, *2*(7), 671-6.
- Chelazzi, L., Miller, E.K., Duncan, J. & Desimone, R. (1993). A neural basis for visual search in inferior temporal cortex. *Nature*, *363*, 345.
- Chelazzi, L. & Desimone, R. (1994). Responses of V4 neurons during visual search. *Soc. Neurosci. Abstr.*, *20*, 1054.
- Chelazzi, L., Duncan, J., Miller, E.K. & Desimone, R. (1998). Response of neurons in inferior temporal cortex during memory-guided visual search. *J. Neurophysiol.*, *80*, 1918-2940.
- Cicero, M.T. (1956). *De oratore*. Leipzig: Reclam.
- Clark, V. P., Fan, S. & Hillyard, S.A. (1995). Identification of early visual evoked potential generators by retinotopic and topographic analyses. *Hum. Brain Mapp.*, *2*, 170-187.
- Clark, V.P. & Hillyard, S.A. (1996). Spatial selective attention affects early extrastriate but not striate components of the visual evoked potential. *J. Cog. Neurosci.*, *8*, 387-402.
- Cocosco, C. A., Kollokian, V., Kwan, R. K. S. & Evans, A. C. (1997). BrainWeb: online interface to a 3D MRI simulated brain database. *Neuroimage*, *5*, S425.
- Colby, C.L. & Olsen, C.R. (1985). Visual topography of cortical projections to monkey superior colliculus. *Soc. Neurosci. Abstr.*, *11*, 1244.
- Colby, C. L., Duhamel, J.-R. & Goldberg, M.E. (1993). The analysis of visual space by the lateral intraparietal area of the monkey: the role of extraretinal signals. In "Progress in Brain Research", T. P. Hicks, S. Molotchnikoff & T. Ono (ed.). Amsterdam: Elsevier, pp. 307-316.
- Colby, C. L. (1998). Action-oriented spatial reference frames in cortex. *Neuron*, *20*, 15-24.
- Connor, C. E., Gallant, J.L., Preddie, D.C. & Van Essen, D.C. (1996). Responses in area V4 depend on the spatial relationship between stimulus and attention. *J. Neurophysiol.*, *75*(3), 1306-1308.
- Connor, C.E. (2000). Monkeys see things our way. *Curr. Biol.*, *10*(22), 836-838.
- Corbetta, M., Miezin, F.M., Dobmeyer, S., Shulman, G.L. & Petersen, S.E. (1990). Attentional modulation of neural processing of shape, color, and velocity in humans. *Science*, *248*(22), 1556-1559.

- Corbetta, M., Miezin, F.M., Dobmeyer, S., Shulman, G.L. & Petersen, S.E. (1991). Selective and divided attention during visual discriminations of shape, color, and speed: functional anatomy by positron emission tomography. *J. Neurosci.*, *11*(8), 2383-2402.
- Corbetta, M., Miezin, F.M., Shulman, G.L. & Petersen, S.E. (1993). A PET study of visuospatial attention. *J. Neurosci.*, *13*(3), 1202-1226.
- Corbetta, M., Akbudak, E., Conturo, T. E., Snyder, A. Z., Ollinger, J. M., Drury, H. A., Linenweber, M. R., Petersen, S. E., Raichle, M. E., Van Essen, D. C. & Shulman, G. L. (1998). A common network of functional areas for attention and eye movements. *Neuron*, *21*(4), 761-73.
- Corbetta, M. & Shulman, G.L. (1998). Human cortical mechanisms of visual attention during orienting and search. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Biol. Sci.*, *353*(1373),1353-1362.
- Corbetta, M., Kincade, J.M., Ollinger, J.M., McAvoy, M.P. & Shulman, G.L. (2000). Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex. *Nat. Neurosci.*, *3*(3), 292-297.
- Cowey, A. & Walsh, V. (2000). Magnetically induced phosphenes in sighted, blind and blindsighted observers. *Neuroreport*, *11*(14), 3269-73.
- Crick, F. & Koch, C. (1990). Towards a neurobiological theory of consciousness. *Sem. Neurosci.*, *2*, 263-75.
- Crouzeix, A., Yvert, B. Bertand, O. Pernier, J. (1999). An evaluation of dipole reconstruction with spherical and realistic head models in MEG. *Clin. Neurophys.*, *110*, 2176-88.
- Curran, T., Tucker, D. M., Kutas, M. & Posner, M. I.(1993). Topography of the N400: brain electrical activity reflecting semantic expectancy. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, *88*(3), 188-209.
- Dale, A.M. (1999). Optimal experimental design for event-related fMRI. *Hum. Brain Mapp.*, *8*(2-3), 109-14.
- Dale, A. M. & Halgren, E. (2001). Spatiotemporal mapping of brain activity by integration of multiple imaging modalities. *Curr. Opin. Neurobiol.*, *11*(2), 202-8.
- Descartes, R. (1632). *Meditationes de prima philosophia*. Amsterdam: Elsevier.
- Desimone, R., Lagae, L., Gulyas, B. & Orban, G. A. (1985). Contour, color and shape analysis beyond the striate cortex. *Vision Res.*, *25*(3), 441-452.
- Desimone, R. & Ungerleider, N. (1989). Neural mechanisms of visual processing in monkeys. In "Handbook of Neuropsychology (Vol.2)", Boller, F. & Grafman, J. (ed.). New York: Elsevier: pp. 267-299.
- Desimone, R. and J. Duncan (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annu. Rev. Neurosci.*, *18*, 193-222.
- Desimone, R. (1998). Visual attention mediated by biased competition in extrastriate visual cortex. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Biol. Sci.*, *353*(1373),1245-1255.
- DeValois, R. L. & DeValois, K.K. (1978). *Spatial Vision*. New York: Plenum Press.
- DeYoe, E. A., Carman, G.J., Bandettini, P., Glickman, S., Wieser, J., Cox, R., Miller, D. & Neitz, J. (1996). Mapping striate and extrastriate visual areas in human cerebral cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, *93*, 2382-2386.

- DiRusso, F., Martinez, A., Sereno, M., Pitzalis, S. & Hillyard, S. The cortical sources of the early components of the visual evoked potential. *Hum. Brain Mapp.*, in press.
- Driver, J. & Baylis, G. C. (1989). Movement and visual attention: the spotlight metaphor breaks down. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, *15*(3), 448-56.
- Driver, J., Baylis, G. C. & Rafal, R. D. (1992). Preserved figure-ground segregation and symmetry perception in visual neglect. *Nature*, *360*(6399), 73-5.
- Driver, J. & Mattingley, J.B. (1999). Parietal neglect and visual awareness. *Nat. Neurosci.*, *1*, 17-22.
- Duncan, J. (1980). The locus of interference in the perception of simultaneous stimuli. *Psychol. Rev.*, *87*(3), 272-300.
- Duncan, J. (1984). Selective attention and the organization of visual information. *J. Exp. Psychol. Gen.*, *113*(4), 501-17.
- Duncan, J., Humphreys, G. & Ward, R. (1997). Competitive brain activity in visual attention. *Curr. Opin. Neurobiol.*, *7*(2), 255-61.
- Dupont, P., Dupont, P., De Bruyn, B., Vandenberghe, R., Rosier, A. M., Michiels, J., Marchal, G., Mortelmans, L. & Orban, G. A. (1997). The kinetic occipital region in human visual cortex. *Cereb. Cortex*, *7*(3), 283-92.
- Egly, R. & Homa, D. (1984). Sensitization of the visual field. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, *10*(6), 778-793.
- Egly, R., Driver, J. & Rafal, R. D. (1994). Shifting visual attention between objects and locations: evidence from normal and parietal lesion subjects. *J. Exp. Psychol. Gen.*, *123*(2), 161-77.
- Eimer, M. (1993). Spatial cueing, sensory gating and selective response preparation: an ERP study on visuo-spatial orienting. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, *88*, 408-420.
- Eriksen, B. A. & Eriksen, C.W. (1974). Effects of noise letters upon the identification of a target letter in a nonsearch task. *Percept. Psychophys.*, *16*(1), 143-149.
- Eriksen, C.W. & Rohrbaugh, J.W. (1970). Some factors determining efficiency in selective attention. *Am. J. Psychol.*, *83*, 330-43.
- Eriksen, C.W. & Hoffman, J.E. (1972). Temporal and spatial characteristics of selective encoding of visual displays. *Percept. Psychophys.*, *26*, 201-204.
- Eriksen, C.W. & Yeh, Y.Y. (1985). Allocation of attention in the visual field. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, *5*, 583-97.
- Fisher, D.L. (1982). Limited channel model of automatic detection: Capacity and scanning in visual search. *Psychol. Rev.*, *89*, 662-92.
- Fischer, B. & Boch, R. (1981). Selection of visual targets activates prelunate cortical cells of trained rhesus monkeys. *Exp. Brain Res.*, *41*, 431-433.
- Fodor, J.A. (1983). *Modularity of mind*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Friedrich, F. J., R., Egly, R., Rafal, R. D., Beck, D. (1998). Spatial attention deficits in humans: a comparison of superior parietal and temporal-parietal junction lesions. *Neuropsychology*, *12*(2), 193-207.

- Fries, W. (1984). Cortical projections to the superior colliculus in the macaque monkey. *J. Comp. Neurol.*, *230*, 55-76.
- Friston, K. J., Fletcher, P., Josephs, O., Holmes, A., Rugg, M. D. & Turner, R. (1998). Event-related fMRI: characterizing differential responses. *Neuroimage*, *7(1)*, 30-40.
- Fuchs, M., Wagner, M., Wischmann, H.-A., Köhler, T., Theissen, A. Drenckhahn, R. & Buchner, H. (1998). Improving source reconstruction by combining electric and biomagnetic data. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, *107*, 93-111.
- Gandhi, S.P., Heeger, D.J., Boynton, G.M. (1999). Spatial attention affects brain activity in human primary visual cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, *96(6)*, 3314-9.
- Gevins, A., Cuttillo, B., Du Pousseau, D. Leong, H., Martin, N., Smith, M.E., Bressler, S. (1994). Imaging the spatiotemporal dynamics of cognition with high-resolution Evoked potential methods. *Hum. Brain Mapp.*, *1*, 101-116.
- Gevins, A. (1998). The future of electroencephalography in assessing neurocognitive functioning. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, *106*, 165-172.
- Gilbert, C. D. (1994). Learning. Neuronal dynamics and perceptual learning. *Curr. Biol.*, *4(7)*, 627-9.
- Gilbert, C., Ito, M., Kapadia, M. & Westheimer, G. (2000). Interactions between attention, context and learning in primary visual cortex. *Vision Res.*, *40*, 1217-1226.
- Gitelman, D. R., Nobre, A.C., Parrish, T.B., LaBar, K.S., Kim, Y.-H., Meyer, J.R. & Mesulam, M.-M. (1999). A large-scale distributed network for covert spatial attention. Further anatomical delineation based on stringent behavioural and cognitive controls. *Brain*, *122*, 1093-1106.
- Goldberg, M. E. & Wurtz, R.H. (1972). Activity of superior colliculus in behaving monkey. *J. Neurophysiol.*, *35*, 773-87.
- Goldberg, M. E. & Bushnell, M.C. (1981). Behavioral enhancement of visual responses in monkey cerebral cortex. *J. Neurophysiol*, *46*, 773-87.
- Gomez Gonzales, C. M., Clark, V.P, Fan, S., Luck, S.J. & Hillyard, S.A. (1994). Sources of attention-sensitive visual event-related potentials. *Brain Topogr.*, *7(1)*, 41-51.
- Gratton, G. (1997). Attention and probability effects in the human occipital cortex: an optical imaging study. *Neuroreport*, *8(7)*, 1749-53.
- Graziano, M.S.A., Yap, G.S. & Gross, C.G. (1994). Coding of visual space by premotor neurons. *Science*, *266*, 1054-7.
- Grill-Spector, K., Kushnir, T., Edelman, S., Itzhak, Y. & Malach, R. (1998). Cue-invariant activation in object-related areas of the human occipital lobe. *Neuron*, *21*, 191-202.
- Grossberg, S. (2000). The complementary brain: unifying brain dynamics and modularity. *TICS*, *4(6)*, 233-246.
- Haberlandt (1997). *Cognitive Psychology*. New York: Plenum Press.

- Harms, L. & Bundesen, C. (1983). Color segregation and selective attention in a nonsearch task. *Percept. Psychophys.*, 33, 11-19.
- Harter, M. R., Miller, S.L., Price, N.J., LaLonde, M.E. & Keyes, A.L. (1989). Neural processes involved in directing attention. *J. Cogn. Neurosci.*, 1(3), 223-237.
- Hasnain, M. K., Fox, P. T. & Woldorff, M.G. (1998). Intersubject variability of functional areas in the human visual cortex. *Hum. Brain. Mapp.*, 6(4), 301-15.
- Haxby, J. V., Grady, C.L., Horwitz, B., Ungerleider, L.G., Mishkin, M., Carson, R.E., Herscovitch, P., Schapiro, M.B. & Rapoport, S.I. (1991). Dissociation of object and spatial visual processing pathways in human extrastriate cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 88, 1621-1625.
- Haxby, J.V., Horwitz, B., Ungerleider, L.G., Maisog, J.M., Pietrini, P. & Grady, C.L. (1994). The functional organization of human extrastriate cortex: a PET-rCBF study of selective attention to faces and locations. *J. Neurosci.*, 14, 6336-6353.
- He, Z. J. and K. Nakayama (1995). Visual attention to surfaces in three-dimensional space. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92(24), 11155-9.
- Heilman, K.M. & Valenstein, E. (1972). Frontal lobe neglect in man. *Neurology*, 22, 660-4.
- Heinze, H.J., Luck, S.J., Mangun, G.R. & Hillyard, S.A. (1990). Visual event-related potentials index focused attention within bilateral stimulus arrays. I. Evidence for early selection. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, 75(6), 511-27.
- Heinze, H.J., Mangun, G.R., Burchert, W., Hinrichs, H., Scholz, M., Munte T.F., Gos, A., Scherg, M., Johannes, S., Hundeshagen, H. & Hillyard, S.A. (1994). Combined spatial and temporal imaging of brain activity during visual selective attention in humans. *Nature*, 372(6506), 543-6.
- Hier, D.B., Davis, K.R., Richardson, E.P. & Mohr, J.P. (1977). Hypertensive putaminal hemorrhage. *Ann. Neurol.*, 1, 152-9.
- Hillyard, S. A. & Münte, T.F. (1984). Selective attention to color and location: an analysis with event-related brain potentials. *Percept. Psychophys.*, 36(2), 185-198.
- Hillyard, S. A., Münte, T.F. & Neville, H.J. (1985). Visual-spatial attention, orienting and brain physiology. In "Mechanisms of attention : attention and performance XI", M. I. Posner & O. S. Marin (ed.). Hillsdale, NJ: Erlbaum, pp. 63-84.
- Hillyard, S. A. & Mangun, G.R. (1987). Sensory gating as a physiological mechanism for visual selective attention. In "Current trends in event-related potential research", R. Johnson, J. W. Rohrbaugh & R. Parasuraman (ed.). Amsterdam: Elsevier, pp.61-67.
- Hillyard, S. A. & Anllo-Vento L. (1998). Event-related brain potentials in the study of visual selective attention. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95(3), 781-7.
- Hillyard, S. A., Vogel, E. K. & Luck, S. (1998b). Sensory gain control (amplification) as a mechanism of selective attention: electrophysiological and neuroimaging evidence. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 353, 1257-1270.
- Hinrichs, H., Scholz, M., Tempelmann, C., Woldorff, M.G., Dale, A.M. & Heinze, H.J. (2000). Deconvolution of Event-Related fMRI Responses in Fast-Rate

- Experimental Designs: Tracking Amplitude Variations. *J. Cogn. Neurosci.*, 12, 76-89.
- Hopf, J.-M. & Mangun, G.R. (2000). Shifting visual attention in space: an electrophysiological analysis using high spatial resolution mapping. *Clin. Neurophysiol.*, 1-17.
- Hopfinger, J.B., Buonocore, M.H. & Mangun, G.R. (2000). The neural mechanisms of top-down attentional control. *Nat. Neurosci.*, 3(3), 284-91.
- Horowitz, T. & Treisman, A. (1994). Attention and apparent motion. *Spat. Vis.*, 8, 193-219.
- Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. (1965). Binocular interaction in striate cortex of kittens reared with artificial squint. *J. Neurophysiol.*, 28(6), 1041-59.
- Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J. Physiol*, 195(1), 215-43.
- Huerta, M.F., Krubitzer, L.A. & Kaas, J.H. (1986). Frontal eye fields as defined by intracortical microstimulation in squirrel monkeys, owl monkeys, and macaque monkeys, I: Subcortical connections. *J. Comp. Neurol.*, 253, 415-39.
- Hughes, H.C. (1984). Effects of flash luminance and positional expectancies on visual response latencies. *Percept. Psychophys.*, 36, 177-86.
- Hupé, J. M., James, A.C., Payne, B.R., Lomber, S. G., Girard, P. & Bullier, J.(1998). Cortical feedback improves discrimination between figure and background by V1, V2 and V3 neurons. *Nature*, 394, 784-787.
- Hupe, J. M., James, A. C., Girard, P., Lomber, S. G., Payne, B. R. & Bullier, J. (2001). Feedback connections act on the early part of the responses in monkey visual cortex. *J. Neurophysiol.*, 85(1), 134-45.
- Ilmoniemi, R. J. (1993). Models of source currents in the brain. *Brain Topogr.*, 5(4), 331-6.
- Ito, M., Westheimer, G. , Gilbert, C.D. (1998). Attention and perceptual learning modulate contextual influences on visual perception. *Neuron*, 20, 1191-1197.
- Ito, M. & Gilbert, C.D. (1999). Attention modulates contextual influences in the primary visual cortex of alert monkeys. *Neuron*, 22(3), 593-604.
- Itti, L. & Koch, C. (2000). A saliency-based search mechanism for overt and covert shifts of visual attention. *Vision Res.*, 40, 1489-1506.
- James, W. (1890/1950). *Principles of Psychology*. Dover Publications.
- Jäncke, L., Mirzazade, S. & Shah, N. J. (1999). Attention modulates the blood oxygen level dependent response in the primary visual cortex measured with functional magnetic resonance imaging. *Naturwissenschaften*, 86(2), 79-81.
- Johnston, J.A. & Dark, V.J. (1986). Selective attention. *Ann. Rev. Psych.*, 37, 43-75.
- Jones, B. H. (1970). Responses of single neurons in cat visual cortex to a simple and a more complex stimulus. *Am. J. Physiol.*, 218(4), 1102-7.
- Jones, E.G. & Powell, T.P.S. (1970). An anatomical study of converging sensory pathways within the cerebral cortex of the monkey. *Brain*, 9, 793-820.

- Josephs, O. & Henson, R.N. (1999). Event-related functional magnetic resonance imaging: modelling, inference and optimization. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Biol. Sci.*, *354(1387)*, 1215-28.
- Jonides, J. (1980). Towards a model of the mind's eye's movement. *Can. J. Psychol.*, *34(2)*, 103-12.
- Jonides, J. & Irwin, D. E. (1981). Capturing attention. *Cognition*, *10(1-3)*, 145-50.
- Jonides, J., Irwin, D. E. & Yantis, S. (1983). Failure to integrate information from successive fixations. *Science*, *222(4620)*, 188.
- Juola, J. F., Bouwhuis, D. G., Cooper, E. E. & Warner, C. B. (1991). Control of attention around the fovea. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, *17(1)*, 125-41.
- Kahneman, D., Treisman, A. & Gibbs, B. (1992). The reviewing of object files. *Cog. Psychol*, *24*, 175-219.
- Kapadia, M. K., Ito, M., Gilbert, C. D. & Westheimer, G. (1995). Improvement in visual sensitivity by changes in local context: parallel studies in human observers and in V1 of alert monkeys. *Neuron*, *15(4)*, 843-56.
- Karnath, O., Ferber, S. & Himmelbach, M. (2001). Spatial awareness is a function of the temporal not the posterior parietal lobe. *Nature*, *411*, 950-3.
- Kastner, S., Nothdurft, H.-C. & Pigarev, I.N. (1997). Neuronal correlates of pop-out in cat striate cortex. *Vision Res.*, *37(4)*, 371-376.
- Kastner, S., De Weerd, P., Desimone, R. & Ungerleider, L.G. (1998). Mechanisms of directed attention in the human extrastriate cortex as revealed by functional MRI. *Science*, *282(5386)*, 108-11.
- Kastner, S., Pinsk, M.A., De Weerd, P., Desimone, R. & Ungerleider, L.G. (1999). Increased activity in human visual cortex during directed attention in the absence of visual stimulation. *Neuron*, *22(4)*, 751-61.
- Kastner, S., Nothdurft, H. C. & Pigarev, I. N. (1999). Neuronal responses to orientation and motion contrast in cat striate cortex. *Vis. Neurosci.*, *16(3)*, 587-600.
- Kastner, S., De Weerd, P. & Ungerleider, L.G.(2000). Texture segregation in the human visual cortex: a functional MRI study. *J. Neurophysiol.*, *83*, 2453-2457.
- Kim, Y.-H., Gitelman, D.R., Nobre, A.C., Parrish, T.B., LaBar, K.S. & Mesulam, M.-M. (1999). The large-scale neural network for spatial attention displays multifunctional overlap but differential asymmetry. *Neuroimage*, *9*, 269-277.
- Knierim, J. J. & van Essen, D. C. (1992). Neuronal responses to static texture patterns in area V1 of the alert macaque monkey. *J. Neurophysiol.*, *67(4)*, 961-80.
- Koch, C. & Ullman, S. (1985). Shifts in selective visual attention: towards the underlying neural circuitry. *Human Neurobiol.*, *4*, 219-227.
- Kramer, A.F. & Jacobson, A. (1991). Perceptual organization and focused attention. *Percept. Psychophys.*, *50*, 267-84.
- LaBerge, D. (1983). Spatial extent of attention to letters and words. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, *9*, 371-79.

- Lamme, V. A. F. (1995). The neurophysiology of figure-ground segregation in primary visual cortex. *J. Neurosci.*, *15*(2), 1605-1615.
- Lamme, V. A. F., Super, H. & Spekreijse, H. (1998). Feedforward, horizontal, and feedback processing in the visual cortex. *Curr Opin Neurobiol.*, *8*, 529-535.
- Lamme, V.A. & Spekreijse, H. (2000). Contextual modulation of primary visual cortex activity representing attentive and conscious scene perception. In "The New Cognitive Neurosciences", M.S. Gazzaniga (ed.). Cambridge, MA: MIT Press. pp. 279–290.
- Lange, J.J., Wijers, A.A., Mulder, L.J. & Mulder, G. (1998). Color selection and location selection in ERPs: differences, similarities and 'neural specificity'. *Biol. Psychol.*, *48*(2), 153-82.
- Lavie, N. & Tsal, Y. (1994). Perceptual load as a major determinant of the locus of selection in visual attention. *Percept. Psychophys.*, *56*(2), 183-197.
- Lee, T. S., Mumford, D., Romero, R. & Lamme, V. A. (1998). The role of the primary visual cortex in higher level vision. *Vision Res.*, *38*(15-16), 2429-54.
- Levitt, J. B. & Lund, J. S. (1997). Contrast dependence of contextual effects in primate visual cortex. *Nature*, *387*(6628), 73-6.
- Li, C. Y. & Li, W. (1994). Extensive integration field beyond the classical receptive field of cat's striate cortical neurons--classification and tuning properties. *Vision Res.*, *34*(18), 2337-55.
- Li, Z. (1999). Contextual influences in V1 as a basis for pop out and asymmetry in visual search. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, *96*, 10530-10535.
- Logothetis, N. K., Pauls, J., Augath, M., Trinath, T. & Oeltermann, A. (2001). Neurophysiological investigation of the basis of the fMRI signal. *Nature*, *412*(6843), 150-7.
- Luck, S. J., Heinze, H.J., Mangun, G.R. & Hillyard, S.A. (1990). Visual event-related potentials index focused attention within bilateral stimulus arrays: II. Functional dissociation of P1 and N1 components. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, *75*, 528-542.
- Luck, S. J., Girelli, M., McDermott, M. T. & Ford, M. A. (1997). Bridging the gap between monkey neurophysiology and human perception: an ambiguity resolution theory of visual selective attention. *Cognit. Psychol.*, *33*(1), 64-87.
- Luck, S.J., Chelazzi, L., Hillyard, S.A. & Desimone, R. (1997). Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex. *J. Neurophysiol.*, *77*(1), 24-42.
- Luck, S.J. & Girelli, M. (1998). Electrophysiological approaches to the study of selective attention. In "The attentive Brain", R. Parasuraman (ed.). Cambridge: MIT Press, pp. 71-94.
- Luck, S. J. (1999). Direct and indirect integration of event-related potentials, functional magnetic resonance images, and single-unit recordings. *Hum. Brain Mapp.*, *8*(2-3), 115-201.
- Lukrez (1973). *De rerum natura*. Stuttgart: Reclam.
- Luria, A.R. (1973). *The working brain*. Harmondsworth, England: Penguin Press.

- Lynch, J. C., Mountcastle, V. B., Talbot, W.H. & Yin, T.C.T. (1977). Parietal lobe mechanisms for directed visual attention. *J. Neurophysiol.*, *40*(2), 362-389.
- Lynch, J.C., Graybiel, A.M. & Lobeck, L.J. (1985). The differential projection of two cytoarchitectonic subregions of the inferior parietal lobule of macaque upon the deep layers of the superior colliculus. *J. Comp. Neurol.*, *235*, 241-254.
- Malach, R., Reppas, J.B., Benson, R.R., Kwong, K.K. , Jiang, H., Kennedy, W.A., Ledden, P.J., Brady, T.J., Rosen, B.R. & Tootell, R.B.H. (1995). Object-related activity revealed by functional magnetic resonance imaging in human occipital cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, *92*, 8135-8139.
- Malebranche, N. (1980). *Search after truth*. Indianapolis: Bobbs-Merrill.
- Mangun, G. R. & Hillyard, S.A. (1987). The spatial allocation of visual attention as indexed by event-related brain potentials. *Human Factors*, *29*, 195-211.
- Mangun, G. R., Hopfinger, J., Kussmaul, C., Fletcher, E., Heinze, H.J. (1997). Covariations in PET and ERP measures of spatial selective attention in human extrastriate visual cortex. *Hum. Brain Mapp.*, *5*, 273-279.
- Mangun, G. R., Buonocore, M., Girelli, M. & Jha, A. (1998). ERP and fMRI measures of visual spatial selective attention. *Hum. Brain Mapp.*, *6*, 383-389.
- Marshall, J. C. & Halligan, P. W. (1988). Blindsight and insight in visuo-spatial neglect. *Nature*, *336*, 766-767.
- Marshall, J. C. & Halligan, P. W. (1994). Left in the dark: the neglect of a theory. *Neuropsych. Rehab.*, *4*, 161-7.
- Marshall, J. C. & Halligan, P. W. (1995). Within- and between-task dissociations in visuo-spatial neglect: a case study. *Cortex*, *31*(2), 367-76.
- Martinez, A., Anllo-Vento, L., Sereno, M.I., Frank, L.R., Buxton, R.B., Dubowitz, D.J., Wong, E.C., Hinrichs, H., Heinze, H.J. & Hillyard, S.A. (1999). Involvement of striate and extrastriate visual cortical areas in spatial attention. *Nat. Neurosci.*, *2*(4), 364-9.
- Martinez, A., DiRusso, F., Anllo-Vento, L., Sereno, M.I., Buxton, R.B. & Hillyard, S.A. (2001). Putting spatial attention on the map: timing and localization of stimulus selection processes in striate and extrastriate visual areas. *Vision Res.*, *41*(10-11), 1437-57.
- Maunsell, J.H. & van Essen, D.C. (1983). The connections of the middle temporal area (MT) and their relationship to a cortical hierarchy in the macaque monkey. *J. Neurosci.*, *3*, 2563-86.
- Maunsell, J.H. & Newsome, W.T. (1987). Visual processing in monkey extrastriate cortex. *Annu. Rev. Neurosci.*, *10*, 363-401.
- Maunsell, J.H. & McAdams, C.J. (2000). Effects of attention on neuronal response properties in visual cerebral cortex. In "The New Cognitive Neurosciences", M.S. Gazzaniga (ed.). Cambridge, MA:Mass: MIT Press, pp. 315-324.
- Maylor, E.A. (1985). Fascillatory and inhibitory components of orienting in visual space. In "Attention and performance XI", M.I. Posner & O.S.M. Martin (ed.). Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum, pp. 531-556.

- McAdams, C.J., Maunsell, J.H. (1999). Effects of attention on orientation-tuning functions of single neurons in macaque cortical area V4. *J. Neurosci.*, *19*(1), 431-41.
- Mc Fie, J. & Zangwill, O.L. (1960). Visual-constructive disabilities associated with lesions of the left cerebral hemisphere. *Brain*, *83*, 243-60.
- Mehta, A.D., Ulbert, I. & Schroeder, C.E. (2000a). Intermodal selective attention in monkeys. I: Distribution and timing of effects across visual areas. *Cereb. Cortex*, *10*(4), 343-58.
- Mehta, A.D., Ulbert, I. & Schroeder, C.E. (2000a). Intermodal selective attention in monkeys. II: Physiological mechanisms of modulation. *Cereb. Cortex*, *10*(4), 359-70.
- Menon, R. S. & Kim S.G. (1999). Spatial and temporal limits in cognitive neuroimaging with fMRI. *TICS*, *3*(6), 207-216.
- Mesulam, M.-M., Van Hoesen, G.W, Pandya, D.N. & Geschwind, N. (1977). Limbic and sensory connections of the inferior parietal lobule (area PG) in the rhesus monkey. *Brain Res.*, *136*, 393-414.
- Mesulam, M.-M. (1981). A cortical network for directed attention and unilateral neglect. *Ann. Neurol.*, *10*, 309-325.
- Mesulam, M.-M. (1990). Large-scale neurocognitive networks and distributed processing for attention, language and memory. *Ann. Neurol.*, *28*, 597-613.
- Morecraft, R.J., Geula, C. & Mesulam, M.-M. (1993). Architecture of connectivity within a cingulo-fronto-parietal neurocognitive network for directed attention. *Arch. Neurol.*, *50*, 279-284.
- Moran, J. & Desimone, R. (1985). Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science*, *229*, 782-784.
- Morrow, L. A. & Ratcliff, G. (1988). The disengagement of covert attention and the neglect syndrome. *Psychobiology*, *16*(3), 261-269.
- Motter, B.C. (1993). Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli. *J. Neurophysiol.*, *70*(3), 909-19.
- Motter, B. C. (1994a). Neural correlates of attentive selection for color or luminance in extrastriate area V4. *J. Neurosci.*, *14*(4), 2178-2189.
- Motter, B. C. (1994b). Neural correlates of feature selective memory and pop-out in extrastriate area V4. *J. Neurosci.*, *14*(4), 2190-2199.
- Motter, B. C. (1998). Neurophysiology of visual attention. In "The attentive Brain", R. Parasuraman (ed.). Cambridge: MIT Press, pp. 51-70.
- Mountcastle, V.B., Motter, B.C., Steinmetz, M.A. & Duffy, C.J. (1984). Looking and seeing: Visual functions of the parietal lobe. In " Dynamic aspects of neocortical functions", Edelman, G.M., Gall, W.E. & Cowan, W.M. (ed.). New York: Wiley, pp. 123-48.
- Müller H. & Rabbitt, P. (1989). Reflexive and voluntary orienting of visual attention. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, *15*, 315-30.
- Nakayama, K. & Mackeben, M. (1989). Sustained and transient components of focal visual attention. *Vision Res.*, *29*(11), 1631-47.

- Neisser, U. (1967). *Cognitive Psychology*, Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall.
- Nelson, J. I. & Frost, B. J. (1978). Orientation-selective inhibition from beyond the classic visual receptive field. *Brain Res.*, *139*, 359-365.
- Neumann, O. (1971). Aufmerksamkeit. In "Historisches Wörterbuch der Philosophie", J. Ritter (ed.). Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft. S. 635-645.
- Nobre, A. C., Sebestyen, G.N., Gitelman, D.R., Mesulam, M.M., Frackowiak, R.S.J. & Frith, C.D. (1997). Functional localization of the system for visuospatial attention using positron emission tomography. *Brain*, *120*, 515-533.
- Nobre, A. C., Gitelman, D.R., Dias, E.C. & Mesulam, M.M. (2000). Covert visual spatial orienting and sccades: Overlapping visual systems. *Neuroimage*, *11*, 210-6.
- Nobre, A. C., Sebestyen, G.N. & Minussi, C. (2000). The dynamics of shifting visuospatial attention revealed by event-related potentials. *Neuropsychologia*, *38*, 964-974.
- Nothdurft, H. C., Gallant, J.L. & Van Essen, D.C. (1999). Response modulation by texture surround in primate area V1: correlates of 'popout' under anesthesia. *Vis. Neurosci.*, *16*, 15-34.
- Nothdurft, H. C. (2000). Saliency from feature contrast: variations with texture density. *Vision Res.*, *40(23)*, 3181-200.
- O'Craven, K. M., Rosen, B.R., Kwong, K.K., Treisman, A. & Savoy, R.L. (1997). Voluntary attention modulates fMRI activity in human MT-MST. *Neuron*, *18*, 591-598.
- O'Keefe, J. (1993). Hippocampus, Theta and spatial memory. *Curr. Opin. Neurobiol.*, *3*, 917-24.
- Olshausen, B. A., Anderson, C.A. & Van Essen, D.C. (1993). A neurobiological model of visual attention and invariant pattern recognition based on dynamic routing of information. *J. Neurosci.*, *13(11)*, 4700-4719.
- Olson, I. R., Chun, M. M. & Allison, T. (2001). Contextual guidance of attention: Human intracranial event-related potential evidence for feedback modulation in anatomically early temporally late stages of visual processing. *Brain*, *124(7)*, 1417-1425.
- Pandya, D. N. & Kuypers, H.G.J.M. (1969). Cortico-cortical connections in the rhesus monkey. *Brain Res.*, *13*, 13-36.
- Pandya, D.N. , Van Hoesen, G.W & Mesulam, M.-M. (1981). Efferent connections of cingulate gyrus in the rhesus monkey. *Exp. Brain Res.*, *42*, 319-330.
- Parasuraman, R. & Davies, D.R. (1984). *Varieties of attention*. San Diego: Academic Press.
- Pascual-Leone, A. & Walsh, V. (2001). Fast backprojections from the motion to the primary visual area necessary for visual awareness. *Science*, *292(5516)*, 510-2.
- Paterson, A. & Zangwill, O.L. (1944) Disorders of space perception association with lesions of right cerebral hemisphere. *Brain*, *67*, 331-58.
- Perkel, D.H, Gerstein, G & Moore, G (1967). Neural spike trains and stochastic point processes. *Biophys. J.*, *7*, 391-418.

- Posner, M. I. (1980). Orienting of attention. *Quart. J. Exp. Psych.*, 32, 3-25.
- Posner, M. I, Snyder, C.R.R. & Davidson, B.J. (1980). Attention and the detection of signals. *J. Exp. Psych.: General*, 109, 160-174.
- Posner, M. I, Cohen, Y. & Rafal, R.D. (1982). Neural system control of spatial attention. *Phil. Trans. Royal Soc. London*, B208, 187-198.
- Posner, M. I, Walker, J.A., Friedrich, F.A. & Rafal, R.D. (1984). Effects of parietal injury on covert orienting of attention. *J. Neurosci.*, 4, 1863-1874.
- Posner, M. I. & Cohen, Y. (1984). Components of visual attention. In "Attention and performance X", H. Bouma and D. Bowhuis (ed.). Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum, pp. 531-556.
- Posner, M.I. (1990). Hierarchical distributed networks in the neuropsychology of selective attention. In "Cognitive Neuropsychology and Neurolinguistics", A. Caramazza (ed.). Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum, pp. 187-210.
- Posner, M. I. & Petersen, S.E. (1990). The attention system of the human brain. *Annual Review of Neurosciences*, 13, 25-42.
- Posner, M. I. & Rothbart, M.K. (1991). Attentional mechanisms and conscious experience. In "The neuropsychology of consciousness", A. D. Milner & M. D. Rugg (ed.). London: Academic Press, pp. 91-112.
- Posner, M.I. (1995). Attention in Cognitive Neuroscience: An overview. In "Handbook of Cognitive Neuroscience", M. Gazzaniga (ed.). Cambridge, MA: MIT Press, pp. 615-24.
- Posner, M.I. & Gilbert, C.D. (1999). Attention and primary visual cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96(6), 2585-7.
- Prinzmetal, W., Presti, D.E. & Posner, M.I. (1986). Does attention affect visual feature integration ? *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, 12, 361-69.
- Pylyshyn, Z., Burkell, J., Fisher, B., Sears, C., Schmidt, W. & Trick, L. (1994). Multiple parallel access in visual attention. *Can. J. Exp. Psychol.*, 48(2), 260-83.
- Rademacher, J., Steinmetz, H., Galaburda, A.M. (1995). Topographische Variationen der primären menschlichen Cortices: Bedeutung für die funktionelle Hirnanatomie. In "Verhandlungen der Deutschen Gesellschaft für Neurologie 9 - Topographische Diagnostik des Gehirns", Lang, W., Deecke, L., Hopf, H.C. (Hrsg.). Wien: Springer, 6-9.
- Rafal, R. D. & Posner, M.I. (1987). Deficits in human visual spatial attention following thalamic lesions. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 84, 7349-7353.
- Raiguel, S. E., Lagae, L., Gulyas, B. & Orban, G. A.(1989). Response latencies of visual cells in macaque areas V1, V2 and V5. *Brain Res.*, 493(1), 155-9.
- Rees, G., Frackowiak, R. & Frith, C.D. (1997). Two modulatory effects of attention that mediate object categorization in human cortex. *Science*, 275, 835-838.
- Remington, R. W. (1980). Attention and saccadic eye movements. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, 6(4), 726-44.
- Remington, R. & Pierce, L. (1984). Moving attention: evidence for time-invariant shifts of visual selective attention. *Percept. Psychophys.*, 35(4), 393-9.

- Ress, D., Backus, B.T. & Heeger, D.J. (2000). Activity in primary visual cortex predicts performance in a visual detection task. *Nat. Neurosci.*, 3(9), 940-5.
- Reuter-Lorenz, P.A. & Fendrich, R. (1992). Oculomotor readiness and covert orienting: Differences between central and peripheral precues. *Percept. Psychophys.*, 52, 336-344.
- Reynolds, J. H., Chelazzi, L., Luck, S. & Desimone, R. (1994). Sensory interactions and effects of selective spatial attention in macaque area V2. *Soc. Neurosci. Abstr.*, 20, 1054.
- Rizzolatti, G., M. & Camarda, R. (1987). Neural circuits for spatial attention and unilateral neglect. In "Neurophysiological and neuropsychological aspects of spatial neglect", M. Jeannerod (ed.). Amsterdam: Elsevier, pp. 289-313.
- Robbins, T.W. (1998) . Arousal and attention. In "The attentive brain", R. Parasuraman (ed.). Cambridge: MIT Press, pp. 189-221.
- Robinson, D. L., Goldberg, M.E. & Stanton, G.B. (1978). Parietal association cortex in the primate: sensory mechanisms and behavioral modulations. *J. Neurophysiol.*, 41(4), 910-932.
- Robinson, S.E. (1989). Environmental noise cancellation for biomagnetic measurements. In "Advances in Biomagnetism", S.J. Williamsen & M. Hoke, (ed.). New York: Plenum Press, pp. 721-24.
- Rockland, K.S. & Pandya, D.N. (1979). Laminar origins and terminations of cortical connections of the occipital lobe in the rhesus monkey. *Brain Res.*, 179, 3-20.
- Roelfsema, P.R., Lamme, V.A., Spekreijse, H. (1998). Object-based attention in the primary visual cortex of the macaque monkey. *Nature*, 395(6700), 376-81.
- Roelfsema, P. R., Lamme, V.A., Spekreijse, H. (2000). The implementation of visual routines. *Vision Res.*, 40: 1385-1411.
- Rolls, E. T. & Tovee, M. J. (1995). The responses of single neurons in the temporal visual cortical areas of the macaque when more than one stimulus is present in the receptive field. *Exp. Brain Res.*, 103, 409-420.
- Rubin, E. (1915). *Visuell wahrgenommene Figuren*. Kopenhagen: Glydendalske.
- Saint-Cyr, J.A., Ungerleider, L.G. & Desimone, R. (1990). Organization of visual cortical inputs to the striatum and subsequent outputs to the pallido-nigral complex in the monkey. *J. Comp. Neurol.*, 298, 129-56.
- Schall, J. D. & Hanes, D.P. (1993). Neural basis of saccade target selection in frontal eye field during visual search. *Nature*, 366, 467-469.
- Schall, J. D., Morel, A., King, D.J. & Bullier, J. (1995). Topography of visual cortex connections with frontal eye field in macaque: convergence and segregation of processing streams. *J. Neurosci.*, 15(6), 4464-4487.
- Salin, P. A. & Bullier, J. (1995). Corticocortical connections in the visual system: structure and function. *Physiol Rev*, 75(1), 107-154.
- Selemon, L. D. & Goldman-Rakic, P. (1988). Common cortical and subcortical targets of the dorsolateral prefrontal and posterior parietal cortices in the rhesus monkey: evidence for a distributed neural network subserving spatially guided behavior. *J. Neurosci.*, 8(11), 4049-4068

- Sengpiel, F. & Hübner, M. (1999). Visual attention: spotlight on the primary visual cortex. *Curr. Biol.*, 9, 318–321.
- Sereno, M.I., Dale, A.M., Reppas, J.B., Kwong, K.K., Belliveau, J.W., Brady, T.J., Rosen, B.R. & Tootell, R.B. (1995). Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging. *Science*, 268(5212), 889-93.
- Shallice, T. & Burgess, P. (1991). Deficits in strategy application following frontal lobe damage in man. *Brain*, 114, 727-41.
- Shaw, M.L. (1980). Identifying attentional and decision-making components in information processing. In "Attention and Performance VIII", R.S. Nickerson (ed.). Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum.
- Shulman, G. L., Remington, R. W. & McLean, J. P. (1979). Moving attention through visual space. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, 5(3), 522-6.
- Shulman, G. L., Corbetta, M., Buckner, R.L., Raichle, M.E., Fiez, J.A., Miezin, F.M. & Petersen, S.E. (1997). Top-down modulation of early sensory cortex. *Cereb. Cortex*, 7, 193-206.
- Sillito, A. M., Grieve, K.L., Jones, H.E., Cudeiro, J. & Davis, J. (1995). Visual cortical mechanisms detecting focal orientation discontinuities. *Nature*, 378, 492-469.
- Silva, L. R., Amitai, Y. & Connors, B. W. (1991). Intrinsic oscillations of neocortex generated by layer 5 pyramidal neurons. *Science*, 251(4992), 432-5.
- Skelton, J.M. & Eriksen, C.W. (1976). Spatial characteristics of selective attention in letter matching. *Bull. Psychonom. Soc.*, 7, 136-8.
- Smith, A. T., Singh, K. D. & Greenlee, M. W. (2000). Attentional suppression of activity in the human visual cortex. *Neuroreport*, 11(2), 271-7.
- Snyder, L. H., Batista, A.P. & Andersen, R.A. (1998). Change in motor plan, without a change in the spatial locus of attention, modulates activity in posterior parietal cortex. *J. Neurosci.*, 18, 2814-2819.
- Somers, D.C., Dale, A.M., Seiffert, A.E., Tootell, R.B. (1999). Functional MRI reveals spatially specific attentional modulation in human primary visual cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96(4), 1663-8.
- Sperling, G. & Reeves, A. (1980). Measuring the reaction time of an unobservable response: A shift of visual attention. In "Attention and Performance VIII", R.S. Nickerson (ed.). Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum.
- Sperling, G. (1984). A unified theory of attention and signal detection. In "Varieties of attention", R. Parasuraman & D.R. Davies (ed.). San Diego: Academic Press.
- Spitzer, H., Desimone, R. & Moran, J. (1988). Increased attention enhances both behavioral and neuronal performance. *Science*, 240, 338-340.
- Standage, G. P. & Benevento, L. A. (1983). The organization of connections between the pulvinar and visual area MT in the macaque monkey. *Brain Res.*, 262, 88-294.
- Steinmetz, M. A., Connor, C.E., Constantinidis, C. & McLaughlin, J.R. (1994). Covert attention suppresses neuronal responses in area 7a of the posterior parietal cortex. *J. Neurophysiol.*, 72(2), 1020-1023.

- Steinmetz, M. A. & Constantinidis, C. (1995). Neurophysiological evidence for a role of posterior parietal cortex in redirecting visual attention. *Cereb. Cortex*, *5*, 448-456.
- Super, H., Spekreijse, H. & Lamme, V.A.F. (2001). Two distinct modes of sensory processing observed in monkey primary visual cortex (V1). *Nat. Neurosci.*, *4*(3), 304-310.
- Talairach, J. & Tournoux, P. (1988). Co-planar stereotaxic atlas of the human brain: 3-dimensional proportional system: an approach to cerebral imaging. Stuttgart: Thieme Verlag.
- Tanaka, K., Saito, H.-A., Fukada, Y. & Moriyma, M. (1991). Coding visual images of objects in the inferotemporal cortex of the macaque monkey. *J. Neurophysiol.*, *66*(1), 170-189.
- Tipper, S. P. & Driver, J. (1988). Negative Priming between pictures and words in a selective attention task. *Mem. Cognition*, *16*, 64-70.
- Tipper, S. P., Driver, J. & Weaver, B. (1991). Object-centred inhibition of return of visual attention. *Q. J. Exp. Psychol.*, *43*(2), 289-98.
- Tootell, R. B. H., Reppas, J.B., Kwong, K.K., Malach, R., Born, R.T., Brady, T.J., Rosen, B.R. & Belliveau, J.W. (1995). Functional analysis of human MT and related visual cortical areas using magnetic resonance imaging. *J. Neurosci.*, *15*(4), 3215-3230.
- Tootell, R. B., Dale, A. M., Sereno, M. I. & Malach, R. (1996). New images from human visual cortex. *Trends Neurosci*, *19*(11), 481-9.
- Tootell, R.B., Mendola, J.D., Hadjikhani, N.K., Ledden, P.J., Liu, A.K., Reppas, J.B., Sereno, M.I. & Dale, A.M. (1997). Functional analysis of V3A and related areas in human visual cortex. *J. Neurosci.*, *17*(18), 7060-78.
- Tootell, R.B., Hadjikhani, N., Hall, E.K., Marrett, S., Vanduffel, W., Vaughan, J.T. & Dale, A.M. (1998). The retinotopy of visual spatial attention. *Neuron*, *21*(6), 1409-22.
- Tootell, R. B. H. & Hadjikhani, N. (2000). Attention - brains at work! *Nat. Neurosci.*, *3*(3), 206-208.
- Toth, L. J., Rao, S. C., Kim, D. S., Somers, D. & Sur, M.(1996). Subthreshold facilitation and suppression in primary visual cortex revealed by intrinsic signal imaging. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, *93*(18), 9869-74.
- Treisman, A. (1969). Strategies and models of selective attention. *Psych. Rev.*, *76*, 282-299.
- Treisman, A. & Gelade, G. (1980). A feature-integration theory of attention. *Cog. Psychol.*, *12*, 97-136.
- Treisman, A. (1985). Preattentive Processing in vision. *Computer Vis. Graph. Image Process.*, *31*, 156-77.
- Treisman, A. (1988). Features and objects: the Fourteenth Bartlett Memorial Lecture. *Q. J. Exp. Psychol.*, *40A*(2), 201-237.
- Treue, S. & Maunsell, J. H. R. (1996). Attentional modulation of visual motion processing in cortical areas MT and MST. *Nature*, *382*(8), 539-541.

- Tsal, Y. (1983). Movements of attention across the visual field. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, *9*(4), 523-30.
- Tsotsos, J. K., Culhane, S.M. & Cutzu, F. (2001). From foundational principles to a hierarchical selection circuit for attention. in "Visual attention and cortical circuits", J. Braun, C. Koch & J. L. Davis (ed.). Cambridge, MA: MIT Press, pp. 285-306.
- Ungerleider, L.G. & Haxby, J.V. (1994). 'What' and 'where' in the human brain. *Curr. Opin. Neurobiol.*, *4*, 137-65.
- Ungerleider, L.G. (1995). Functional brain imaging studies of cortical mechanisms for memory. *Science*, *270*, 769-775.
- Vallar, G. (2001). Extrapersonal visual unilateral spatial neglect and its neuroanatomy. *NeuroImage*, *1*(2), 53-8.
- Vandenberghe, R., Duncan, J., Dupont, P., Ward, R., Poline, J. B., Bormans, G., Michiels, J., Mortelmans, L. & Orban, G. A. (1997). Attention to one or two features in left or right visual field: a positron emission tomography study. *J. Neurosci.*, *17*(10), 3739-50.
- Vandenberghe, R., Duncan, J., Arnell, K. M., Bishop, S. J., Herrod, N. J., Owen, A., Minhas, P. S., Dupont, P., Pickard, J. D. & Orban, G. A. (2000). Maintaining and shifting attention within left or right hemifield. *Cereb. Cortex*, *10*(7), 706-13.
- Van der Heijden, A.H.C. & Eerland, E. (1983). The effect of cueing in a visual signal detection task. *Q. J. Exp. Psychol.*, *25*, 496-503.
- Van der Heijden, A.H.C., Schreuder, R. & Wolters, G. (1985). Enhancing single-item recognition accuracy by cueing spatial locations in vision. *Q. J. Exp. Psychol.*, *37A*, 427-34.
- Van der Heijden, A.H.C., Schreuder, R., De Loor, M. & Hagenzieker, M. (1987). Early and late selection: Visual letter confusion in a bar probe task. *Acta Psychol.*, *65*, 75-89.
- Van der Heijden, A.H.C., Neerinx, M. & Wolters, G. (1989). Location cueing benefits with exposure duration variations. *Bull. Psychonom. Soc*, *27*, 35-38.
- Van der Heijden, A.H.C. (1992). *Selective attention in vision*. London: Rutledge.
- Vidyasagar, T.R. (1998). Gating of neuronal responses in macaque primary visual cortex by an attentional spotlight. *Neuroreport*, *9*(9), 1947-52.
- Vidyasagar, T.R. (1999). A neuronal model of attentional spotlight: parietal guiding the temporal. *Brain Res. Brain Res. Rev.*, *30*(1), 66-76.
- Waldvogel, D., van Gelderen, P., Muellbacher, W., Ziemann, U., Immisch, I. & Hallett, M. (2000). The relative metabolic demand of inhibition and excitation. *Nature*, *406*(6799), 995-8.
- Watanabe, T., Harner, A.M., Miyauchi, S., Sasaki, Y., Nielsen, M., Palomo, D. & Mukai, I. (1998a). Task-dependent influences of attention on the activation of human primary visual cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, *95*, 11489-11492.
- Watanabe, T., Sasaki, Y., Miyauchi, S., Putz, B., Fujimaki, N., Nielsen, M., Takino, R. & Miyakawa, S. (1998). Attention-regulated activity in human primary visual cortex. *J. Neurosci.*, *79*, 2218-2221.

- Watson, R. T., Heilman, K.M., Cauthen, J.C. & King, F.A. (1973). Neglect after cingulectomy. *Neurol.*, 23, 1003-1007.
- Watt, R. J. & Phillips, W.A. (2000). The function of dynamic grouping in vision. *TICS*, 4(12), 447-454.
- Webster, M.J. & Ungerleider, L.G. (1998). Neuroanatomy of visual attention. In "The attentive brain", R. Parasuraman (ed.). Cambridge: MIT Press, pp. 19-35.
- Weller, R.E. (1988). Two cortical visual systems in Old World and New World monkeys. In "Progress in brain research (Vol.75)", T.P. Hicks & G. Benedek (ed.). Amsterdam: Elsevier, pp. 293-306.
- Wertheimer, M. (1923). Untersuchungen zur Lehre von der Gestalt. *Psychol. Forsch.*, 4, 301-50.
- Weliky, M. & Katz, L. C. (1994). Functional mapping of horizontal connections in developing ferret visual cortex: experiments and modeling. *J. Neurosci.*, 14(12), 7291-305.
- Wijers, A.A., Lange, J.J., Mulder, G. & Mulder, L.J. (1997). An ERP study of visual spatial attention and letter target detection for isoluminant and nonisoluminant stimuli. *Psychophysiol.*, 34(5), 553-65.
- Wilson, F.A.W., O'Scalaidhe, S.P. & Goldman-Rakic, P.S. (1993). Dissociation of object and spatial processing domains in primate prefrontal cortex. *Science*, 260, 1955-8.
- Woldorff, M.G. (1993). Distortion of ERP averages due to overlap from temporally adjacent ERPs: analysis and correction. *Psychophysiol.*, 30(1), 98-119.
- Woldorff, M.G., Fox, P.T., Matzke, M., Lancaster, I.L., Veeraswamy, S., Zamarripa, F., Seboldt, M., Glass, T., Gao, J.H., Martin, C.C. & Jerabek, P. (1997). Retinotopic organization of early visual spatial attention effects as revealed by PET and ERPs. *Hum. Brain Mapp.*, 5, 280-286.
- Wolfe, J. (1999). Visual search: Preattentive processing and the guidance of visual attention. In "Neural bases and psychological aspects of consciousness", C. Taddei-Ferretti & C. Musio (ed.). Singapore: World Scientific, pp. 144-65.
- Wolff, C. (1738). *Psychologia empirica*. Frankfurt: Officina libraria rengeriana.
- Worden, M., Wellington, R. & Schneider, W. (1996). Determining the locus of attentional selection with functional magnetic resonance imaging. *NeuroImage*, 3, 244.
- Wurtz, R. H. & Mohler, C.W. (1976a). Enhancement of visual responses in monkey striate cortex and frontal eye fields. *J. Neurophysiol.*, 39(4), 766-772.
- Wurtz, R. H. & Mohler, C.W. (1976b). Organization of monkey superior colliculus: Enhanced visual response of superficial layer cells. *J. Neurophysiol.*, 39(4), 732-65.
- Yamaguchi, S., Tsuchiya, H. & Kobayashi, S. (1994). Electroencephalographic activity associated with shifts of visuospatial attention. *Brain*, 117, 553-62.
- Yantis, S. (1988). On analog movements of visual attention. *Percept. Psychophys.*, 10, 601-21.
- Yantis, S. & Johnson, D. (1990). Mechanisms of attentional priority. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, 16, 812-25.

- Yantis, S. & Jones, E. (1991). Mechanisms of attentional selection: Temporally modulated priority tags. *Percept. Psychophys.*, *50*, 1661-78.
- Yeterian, E. H. & Van Hoesen, G.W. (1978). Cortico-striate projections in the rhesus monkey. *Brain Res.*, *139*, 43-63.
- Yin, T.C.T. & Mountcastle, V.B. (1977). Visual input to the visuomotor mechanisms of the monkey's parietal lobe. *Science*, *197*, 1381-3.
- Xiong, J., Gao, J.-H., Lancaster, J.L., Fox, P.T. (1995). Clustered pixels analysis for functional MRI activation studies of the human brain. *Hum. Brain Mapp.*, *3*, 287-301.
- Zenger, B., Braun, J. & Koch, C. (2000). Attentional effects on contrast detection in the presence of surround masks. *Vision Res.*, *40*, 3717-3724.
- Zilles, K. & Rehkämper, G. (1998). *Funktionelle Neuroanatomie*. Heidelberg: Springer.
- Zipser, D. & Andersen, R.A. (1988). A back-propagation programmed network that simulates response properties of a subset of posterior parietal neurons. *Nature*, *331*, 679-684.

VI. Abkürzungsverzeichnis

ANOVA	V arianz a nalyse
BEM	B oundary e lement m odel
BOLD	B lood o xigenation l evel d ependent
CF	C alcarine F issur
ECD	E quivalent c urrent d ipol
EDAN	E arly d irecting a ttention n egativity
EEG	E lektro e nzephal o graphie
EKMF	E reigniskorreliertes M agnet f eld
EKP	E reigniskorreliertes P otential
FEF	F rontal e ye f ield
fMRI	functional M agnetic R esonance I maging
GL	G yrus l ingualis
GF	G yrus f usiformis
GOi	G yrus o ccipitalis i nferior
GOM	G yrus o ccipitalis m edius
GOs	G yrus o ccipitalis s uperior
GOF	G oodness o f f it
GTi	G yrus t emporalis i nferior
GTm	G yrus t emporalis m edius
IF	(Visuelles) I ntegrations f eld
INF	I nferior
IPS	I ntraparietaler S ulcus
LDAP	L ate d irecting a ttention p ositivity
LO	L ateral- o ccipitaler K omplex
LUQ	L inker u nterer visueller Q uadrant
MEG	M agnet e nzephal o graphie
MNI	M ontreal N eurological I nstitute
MST	m edio/ s uperiores t emporales A real
MT+	m edio- t emporales A real
PET	P ositronen e mission s tomographie
PG	P arietaler G yrus
RF	(Visuelles) r ezeptives F eld

ROI	Region of interest
RUQ	Rechter unterer visueller Quadrant
SPM99	Statistical parametric mapping (Version 1999)
SUP	superior
TE	Echo time
TI	Inversion time
TOs	Transversaler occipitaler Sulcus
TR	Repetition time
V1-8	Visuelle Areale 1-8
WBA	Weighted BOLD Analysis

VII. Anhang

1. Pilotstudie zu Experiment 1

1.1. Methode

In einem Vorexperiment wurde der genaue Einfluß der Aufmerksamkeitslenkung auf die Stimulusverarbeitung untersucht. Dazu nahmen 5 Versuchspersonen (männlich, Alter: 25,3 Jahre; Range: 23-28 Jahre) in einem Experiment teil, dessen Design bis auf die im Folgenden beschriebenen Unterschiede analog zu dem von Experiment 1 und 2 war. Die Unterschiede bestanden darin, daß lediglich die Bedingungen Aufmerksamkeit rechts und links dargeboten wurden. Zudem wurde nach Präsentation der 10 bilateralen Stimuli ein unilateraler Stimulus entweder auf der attendierten oder der nicht attendierten Seite dargeboten (Verhältnis 1:1). Die Probanden sollten bei jedem der unilateralen Stimuli eine Orientierungsentscheidung bezüglich des Zielreizes treffen. Im folgenden werden nur die Reaktionszeitbefunde für die unilateralen Reize dargestellt.

1.2. Ergebnisse

Die Reaktionszeiten betragen bei gleichbleibendem Aufmerksamkeitsfokus' 619 ms (+/- 72 ms Standardabweichung) bzw. 588 ms (+/- 76 ms Standardabweichung) für das linke bzw. rechte visuelle Hemifeld. Bei Verschiebung des Aufmerksamkeitsfokus betragen sie 643 ms (+/- 69 ms Standardabweichung) bzw. 620 ms (+/- 68 ms Standardabweichung) für das linke bzw. rechte visuelle Hemifeld.

Die statistische Analyse der Reaktionszeiten ergab, daß nur die attentionale Ausrichtung einen signifikanten Effekt auf die Reaktionszeit hat ($F(1,4) = 80,3$; $p < 0.001$); Repeated-Measurements-ANOVA mit den within-subject-Faktoren visuelles Hemifeld (links/rechts) und attentionale Ausrichtung (gleich/verschieden)), während das visuelle Hemifeld und die Hemifeld-attentionale Ausrichtungsinteraktion keinen Effekt zeigen ($F(1,4) = 0.541$; $p = 0.51$, bzw. $F(1,4) = 0,961$; $p = 0.39$).

2. Retinotopien aus Experiment 1

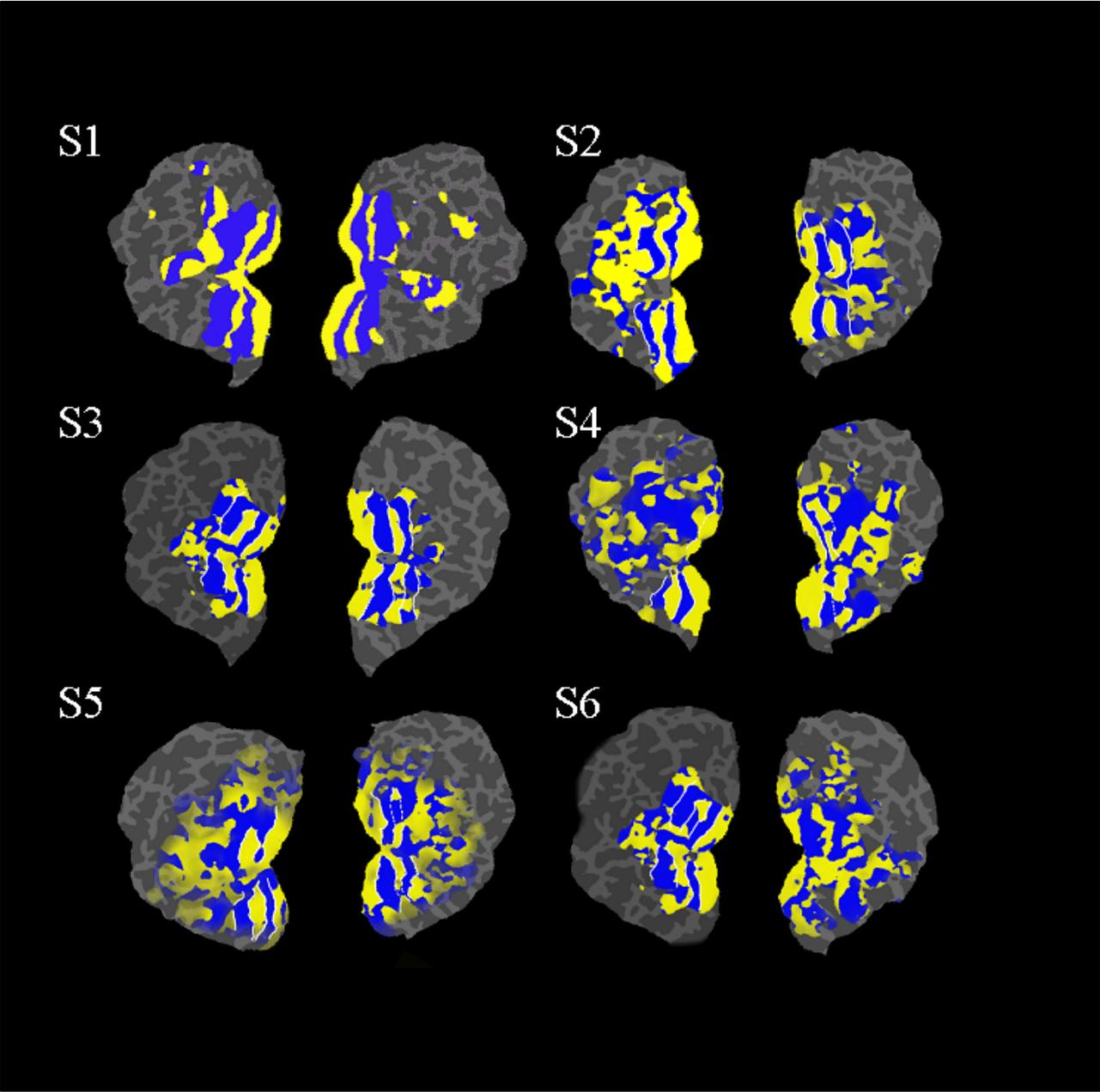


Abb.VII.2.1.: Retinotopien der 6 Einzelprobanden, die an Experiment 1 teilnahmen.

3. EKP-Topographien aus Experiment 2

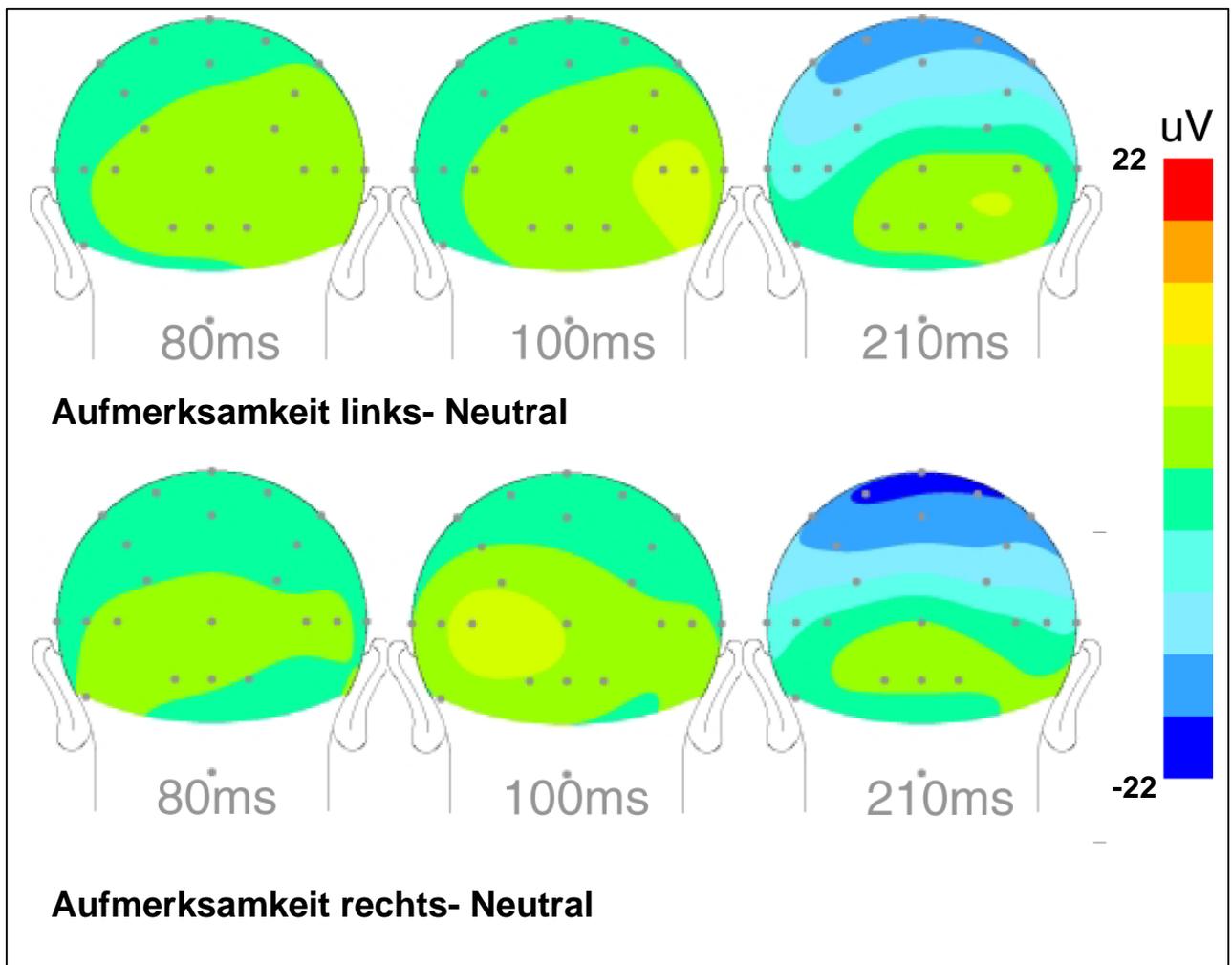


Abb.VII.3.1.: Topographische Darstellung der Differenzfeldverteilungen von Aufmerksamkeit links/rechts minus neutral (Gruppenmittel).

4. Sensorische Effekte der Einzelprobanden aus Experiment 3

S1	LH	RH
V1	(-12/-82/10 10.3)	(8/-86/0 5.1)
V2		(2/-86/8 9.4)
V3	(-14/-92/32 5.9)	(8/-88/28 8.9)
GOM	(-56/-70/6 12.4)	(48/-64/8 10.7)
GOi	(-42/-82/-8 4.7)	(54/-72/0 13.7)
GF	(-40/-58/-18 8.2)	(48/-64/-16 6.9)
PP	(-24/-62/52 7.4)	(30/-56/52 7.5)

S2	LH	RH
V1	(-10/-88/12/5.3)	(8/-88/6 5.1)
V2		
V3	(-14/-92/32 6.9)	(8/-98/28 7.9)
GOM	(-46/-60/4 8.4)	(42/-54/0 8.4)
GOi	(-48/-78/-8 4.6)	(54/-78/0 3.1)
GF	(-40/-58/-18 4.2)	(44/-62/-12 6.1)
PP	(-32/-68/52 5.3)	(36/-66/54 7.5)

S3	LH	RH
V1	(-4/-90/6 5.5)	(10/-88/10/6.5)
V2		
V3	(-4/-88/34 4.1)	(12/-88/30 5.2)
GOM	(-56 -66 12 10.4)	(64 -58 2 9.0)
GOi	(-40/-86/-12 6.2)	(40/-88/0 9.8)
GF	(-50 -58 -16 7.1)	(44 -66 -18 5.4)
PP	(-28/-46/56 4.6)	(34/-42/62 3.1)

Tab.VII.1.1.: Lokale Maxima der sensorischen Aktivierung aller Einzelprobanden hervorgerufen durch visuelle Stimuli über alle Stimulustypen. Zahlen in Klammern stehen für x/y/z-MNI-Koordinaten und T-Wert der sensorischen Stimuli. Abkürzungen: GF = Gyrus fusiformis , GOi/m = Gyrus occipitalis inferior/medius , PP= posterior parietaler Cortex

VIII. Curriculum vitae von Thomas Christopher Tömme Noesselt

20.5.1974	geboren in Wehrda als Sohn von Dipl.-Phys. Jürgen Noesselt und Gretel Noesselt-Schillig, geb. Schillig, Staatsangehörigkeit Deutsch
1980-1984	Besuch der Grundschule Rauschenberg
1984-1989	Besuch der humanistischen Stiftsschule St. Johann, Amöneburg, Deutschland
1989-1993	Besuch des humanistischen Gymnasiums Philippinum, Marburg, Deutschland
18.8.1993	Abitur am Gymnasium Philippinum
1.10.1993-31.3.1996	Ordentlicher Student der Psychologie an der Ruprecht-Karls-Universität, Heidelberg, Deutschland
19.9.1995	Vordiplom in Psychologie
1.4.1996-29.1.1999	Ordentlicher Student der Psychologie an der Heinrich-Heine-Universität, Düsseldorf
1.9.1996-30.9.1997	Praktikum am Institut für Medizin, Forschungszentrum Jülich, Deutschland
1.3.1997-31.1.1999	Stipendium der Studienstiftung des Deutschen Volkes
1.10.1997-1.3.1998	Praktikum an dem Department of Psychology, UCLA (University of California, Los Angeles, USA)
29.1.1999	Diplom in Psychologie
ab 1.2.1999	Wissenschaftlicher Mitarbeiter an der Klinik für Neurologie II, Otto-von-Guericke-Universität, Magdeburg,
1.2.2001-15.5.2001	Auslandsaufenthalt an dem Department of Psychology, Iowa University, Iowa City, USA

Magdeburg, den 4.3.2002

(Dipl.-Psych. Thomas Christopher Tömme Noesselt)

Danksagung

Ich möchte mich bei meinem Doktorvater Prof. Dr. Jäncke, sowie Prof. Dr. Heinze, Dr. Scholz, Dr. Tempelmann, Dipl.-Ing. Hagner, Dr. Hopf, Dr. Kanowski, Prof. Dr. Hillyard, Prof. Dr. Woldorff, Prof. Dr. Braun, Prof. Dr. Münte und Dr. Schönfeld für ihre Unterstützung bei meinem Promotionsvorhaben bedanken.

Magdeburg, den 4.3.2002