

Aus der Klinik für Neurologie
der Medizinischen Fakultät Charité – Universitätsmedizin Berlin

DISSERTATION

**Korrelate der verdeckten Verschiebung
visueller Aufmerksamkeit im Alpha-Band des
menschlichen EEG**

zur Erlangung des akademischen Grades
Doctor medicinae (Dr. med.)

vorgelegt der Medizinischen Fakultät
Charité – Universitätsmedizin Berlin

von

Annika Brigitta Nietzel
aus Bonn

Gutachter: 1. Prof. Dr. med. S. A. Brandt
 2. Prof. Dr. H. Heekeren
 3. PD Dr. med. H. Obrig

Datum der Promotion: 08.04.2011

In Gedenken an Bernd-Ulrich Meyer und Simone Röricht

Inhaltsverzeichnis

1	EINLEITUNG	1
1.1	Selektive visuelle Aufmerksamkeit	2
1.1.1	Behaviorale Effekte	5
1.1.2	Neurowissenschaftliche Modelle	7
1.2	Synchronisierte neuronale Aktivität und visuelle Aufmerksamkeit	11
1.3	Anatomisch-funktionelle und methodische Grundlagen	14
1.3.1	Das visuelle System	14
1.3.2	Das Elektroenzephalogramm	18
1.3.2.1	Elektrogenese des EEG-Signals	18
1.3.2.2	Technik der Elektroenzephalografie	20
1.3.2.3	Frequenzbänder	23
1.3.2.4	Frequenzspezifische Analyse	28
1.4	Fragestellung und Hypothesen	29
2	MATERIAL UND METHODEN	32
2.1	Versuchspersonen	32
2.2	Versuchsaufbau	32
2.2.1.	EEG-Ableitung	32
2.2.2	Stimuluspräsentation und Messung der manuellen Reaktionszeit	33
2.3.	Paradigma	34
2.4.	Versuchsablauf und Bestimmung der Stimulusgröße	37
2.5.	Datenbearbeitung und statistische Analyse	38
2.5.1	Vorverarbeitung der EEG- und Verhaltens- Daten	38
2.5.2	Feststellen der individuellen Alpha-Frequenz	39
2.5.3	Berechnung der oszillatorischen Alpha-Aktivität und Festlegung der <i>Regions of Interest (ROIs)</i>	40
2.5.4	Lateralisierungsindizes	42
2.5.5	Statistische Analyse	42

3	ERGEBNISSE	45
3.1	Bestimmung der individuellen Stimulusgröße / Trainingsdurchgänge	45
3.2	Versuchsdurchgänge	47
3.2.1	Effekte des Hinweisreizes auf Entdeckungsraten und Reaktionszeiten	47
3.2.2	Reizverarbeitung: Linkes vs. rechtes Gesichtsfeld	49
3.2.3	Effekte des Hinweisreizes auf die Alpha-Band Aktivität	49
3.2.4	Alpha-Band-Aktivität vs. Verhalten: Lateralisierungsindizes	56
3.2.5	Alpha-Band-Aktivität vs. Verhalten: „ <i>trial-by-trial</i> “	58
4	DISKUSSION	64
4.1	Zusammenfassung der Ergebnisse	64
4.2	Interpretation und Einordnung der Befunde	65
4.2.1	Verhaltensdaten	65
4.2.2	Kognitiver „Linksdrall“ und Pseudoneglect	65
4.2.3	Alpha-Aktivität und Aufmerksamkeit	67
4.2.3.1	Alpha-Synchronisation vs. Alpha-Desynchronisation	68
4.2.3.2	Alpha-Aktivität und Reizverarbeitung	71
4.2.4	Entstehungsort der EEG-Effekte - okzipital oder parietal ?	75
4.2.5	Synopsis	77
4.3	Ausblick	77
5	ZUSAMMENFASSUNG	79
	LITERATURVERZEICHNIS	81
	DANKSAGUNG	98
	LEBENS LAUF	99
	PUBLIKATIONEN	101
	SELBSTSTÄNDIGKEITSERKLÄRUNG	103

„Everyone knows what attention is. It is the taking possession of the mind, in clear and vivid form, of one out of several possible objects or trains of thought. Focalisation, concentration of consciousness are of its essence. It implies withdrawal from some things in order to deal effectively with others“
William James (1890)

„Exploring the rhythms of the brain, revered by the pioneers of electroencephalography but now mostly dismissed as irrelevant to neural information processing, may even come back into fashion.“
Michael Stryker (1989)

1 Einleitung

Jeder kennt aus der persönlichen Erfahrung das Gefühl, etwas „aus dem Augenwinkel“ zu beobachten.

Wie ist es möglich, Aufmerksamkeit auf eine bestimmte Position im Raum zu richten, ohne dabei die Augen zu bewegen? Wird dabei der beobachtete Ort oder das Objekt aus der übrigen Szenerie hervorgehoben? Werden nicht beachtete Teile der Umgebung aktiv ausgeblendet? Oder geschieht beides zur gleichen Zeit?

Die Relevanz dieser Fragen wird deutlich, wenn man sich vergegenwärtigt, dass es im Alltag ständig erforderlich ist, aus der Vielzahl der auf den Organismus einströmenden Stimuli die für das eigene Verhalten relevanten Reize auszuwählen. Die Fähigkeit, visuelle Aufmerksamkeit selektiv im Raum auszurichten, auch unabhängig von der Blickposition, ist somit notwendig, um das Verhalten optimal an die gegebene Situation anzupassen und effizientes und störungsfreies Handeln zu ermöglichen. Beeinträchtigungen der räumlichen Aufmerksamkeit, die sowohl nach umschriebenen zerebralen Substanzdefekten (z.B. in Form eines Neglects nach einem Schlaganfall), im Rahmen von neurologischen Systemerkrankungen wie M. Alzheimer und M. Parkinson, als auch in Verbindung mit psychiatrischen Erkrankungen wie der Schizophrenie auftreten können, führen für die betroffenen Patienten häufig zu einer erheblichen Behinderung.

Die neuronalen Grundlagen visuell-räumlicher Aufmerksamkeit zu verstehen ist daher von großem wissenschaftlichen Interesse. Bekannt ist, dass die gezielte Ausrichtung von Aufmerksamkeit im Raum zu umschriebenen, retinotopen Aktivitätsänderungen in visuellen Hirnarealen führt. Jüngere Studien gehen hierbei von einer besonderen Bedeutung synchronisierter Nervenzellaktivität in spezifischen Frequenzbereichen (z.B. Alpha- oder Gamma-Band) aus. Diese Arbeit soll dazu dienen, die bislang vorhandenen neuronalen Modelle zu überprüfen und zu präzisieren. Insbesondere soll der Versuch unternommen werden, bekannte Aufmerksamkeitseffekte auf behavioraler Ebene ana-

tomisch-funktionell zu untermauern und zu quantifizieren. Hierzu werden neuropsychologische Verhaltensexperimente mit einem Hinweisreiz-Paradigma, das eine Aufmerksamkeitsausrichtung ohne Augenbewegungen erfordert, und Messungen der elektrischen Gehirnaktivität mittels Elektroenzephalografie (EEG) kombiniert.

1.1 Selektive visuelle Aufmerksamkeit

Um aus der riesigen Gesamtmenge sich ständig ändernder Informationen unserer Umwelt die für unser Verhalten relevanten Reize zu extrahieren, ist ein Mechanismus notwendig, der diese Informationen bewertet und unter ihnen eine Teilmenge auswählt: *Aufmerksamkeit*. Diese macht es möglich, unsere begrenzten neuronalen Ressourcen nur auf einige wenige wichtige Reize zu lenken und dafür unwichtigere Reize zu vernachlässigen oder ganz zu ignorieren (Müller und Krummenacher 2006).

Bereits Ende des 19. Jahrhunderts befassten sich Forscher wie z.B. William James (James 1890) mit der Frage, ob und wie Aufmerksamkeit die bewusste Wahrnehmung eines Reizes verändert. James Verständnis von Aufmerksamkeit basierte noch stark auf phänomenologischen Konzepten wie Klarheit und Lebendigkeit, doch auch er sah Wahrnehmung nicht mehr als passiven sondern als aktiven Prozess an. Im Rahmen aufkommender Theorien zur Informationsverarbeitung wurde das Gehirn zunehmend als ein aktiv modulierendes System aufgefasst, in dem die ankommenden Reize nicht naturgetreu abgebildet, sondern in elektrophysikalische Impulse übersetzt werden. Selektiver Aufmerksamkeit wurde erstmals eine entscheidende Rolle dabei zugeschrieben, dass das Gehirn aus diesen Erregungsmustern subjektive Repräsentationen der Umwelt konstruieren kann. Mitte des 20. Jahrhunderts rückte das Phänomen der „sensorischen Überladung“, wie es bei mehreren gleichzeitig eintreffenden Signalen auftreten kann, in den Mittelpunkt der Aufmerksamkeitsforschung. Von zentraler Bedeutung waren dabei zwei Fragen: Welche Faktoren beeinflussen selektive Aufmerksamkeit und welches sind die Konsequenzen, sowohl für die beachteten als auch für die nicht beachteten Informationen. Erste Untersuchungen, wie z.B. Cherrys Paradigma des dichotischen Hörens (Cherry 1953) basierten auf diesen Fragen und bildeten gemeinsam mit Welfords Theorie der Psychologischen Refraktär-Periode (Welford 1952) die Grundlage der Forschung im Gebiet der selektiven Aufmerksamkeit. Broadbent fasste die Untersuchungsbefunde in seiner Filter-Theorie zusammen (Broadbent 1958). Diese geht davon

aus, dass mehrere gleichzeitig dargebotene und von einem Sinnesorgan verarbeitete Stimuli in paralleler Weise - d. h. gleichzeitig - an einen Zwischenspeicher weitergeleitet werden. Diesem Speicher nachgeschaltet befindet sich ein Filter, der die Signale aufgrund ihrer physikalischen Merkmale untersucht und nur einen davon wie durch eine Art „Flaschenhals“ („*Bottleneck*“) zu höheren semantischen Verarbeitungsmechanismen weiterleitet. Broadbent ging von einer Informationsauswahl auf den frühen Stufen der Reizverarbeitung aus („*Early Selection*“). Andere Theorien postulierten, dass die gesamte visuelle Information zunächst detailliert verarbeitet und Aufmerksamkeit erst im Anschluss daran gezielt ausgerichtet wird („*Late Selection*“). Die Grundlagen der selektiven Aufmerksamkeit wären demnach nicht einfache sensorische Merkmale, sondern komplex analysierte Repräsentationen der visuellen Umwelt (Deutsch und Deutsch 1963). Neuere Forschungsergebnisse zeigen, dass der Ort der Informationsselektion flexibel sein kann und wahrscheinlich von Art und Komplexität der zu bewältigenden Aufgabe abhängig ist (Lavie 1995).

Im Mittelpunkt dieser Arbeit steht die durch Aufmerksamkeitsprozesse gesteuerte Selektion von Informationen aus der visuellen Umwelt. Jede visuelle Szene konfrontiert den Betrachter mit einer Vielzahl von Objekten, die ganz unterschiedliche Reizmerkmale besitzen, wie z.B. Form, Farbe oder Bewegung. Auf jedes dieser Merkmale kann Aufmerksamkeit gezielt ausgerichtet werden. Nahezu alle Selektionsprozesse finden jedoch in einem räumlichen Medium statt und sind zumindest in Teilen ortsbezogen (Müller und Krummenacher 2006).

Die Lenkung von Aufmerksamkeit auf einen bestimmten Punkt im Blickfeld ist in unserem täglichen Leben eng mit Augenbewegungen verbunden. Komplexe Situationen werden häufig mit Hilfe einer Abfolge schneller, sakkadierter Fixationen erfasst, um relevante Objekte foveal zu präsentieren und in den Aufmerksamkeitsfokus zu rücken. Dies kann aber auch unabhängig von den Augenbewegungen geschehen und „verdeckt“ („*covert*“) erfolgen, d.h. ohne den eigentlichen Fixationsfokus zu verändern. Diese Beobachtung wurde bereits von Helmholtz gemacht (Helmholtz 1867): Er stellte während eines seiner Experimente fest, dass er - ohne die Augen von einem zentralen Fixationskreuz fortzubewegen - die Buchstaben in einer bestimmten Region, die durch einen Lichtblitz selektiv erhellt wurde, erkennen konnte, wenn er noch vor dem Aufblitzen des Lichts seine Aufmerksamkeit auf diese richtete. Alle übrigen Bereiche blieben in diesem Moment unkenntlich (vgl. Abb.1). Helmholtz leitete daraus den Gedanken ab,

dass Unterschiede in der Qualität der Wahrnehmung von der willentlichen Aufmerksamkeitslenkung auf bestimmten Positionen abhängen.



Abb. 1: Darstellung von Helmholtz' Experiment zur verdeckten Verschiebung von Aufmerksamkeit (Erläuterungen im Text). Aus Engel et al. (2005)

Helmholtz' Beobachtungen inspirierten die „Spotlight-Metapher“, die die ortsbasierten Theorien der Aufmerksamkeit stark geprägt hat (Posner et al. 1980). Visuelle Aufmerksamkeit wird als eine Art geistiger Scheinwerfer („*Spotlight*“) interpretiert, der sich wie der Lichtkegel einer Taschenlampe in einem dunklen Raum bewegt und dadurch selektiv Reize ins Bewusstsein hebt. Innerhalb des Spotlights erfolgt eine Reizverarbeitung schneller und gründlicher als außerhalb. Der Begriff der „*Zoom Lens*“ (Eriksen und St James 1986) beschreibt die Vorstellung, dass der Aufmerksamkeitsfokus in Abhängigkeit von der Größe des zu betrachtenden Reizmaterials in seiner Ausdehnung variabel ist. Visuelle Aufmerksamkeit wird hierbei mit einem Kameraobjektiv mit variabler Brennweite verglichen, das je nach Einstellung große oder kleine Bereiche abbilden kann. Dabei nehmen mit wachsender Größe des beachteten Bereichs die Effektivität und die Genauigkeit der Informationsverarbeitung ab.

Beide Konzepte gehören zu den gebräuchlichsten Modellen der Aufmerksamkeitsforschung. Ihr Reiz liegt vor allem in ihrer bildhaften Eingängigkeit, welche das Entwickeln von experimentellen Paradigmen und das Ableiten wissenschaftlicher Fragestellungen erleichtert. Schon lange ist bekannt, dass beide Modelle die Komplexität der tatsächlichen Aufmerksamkeitsmechanismen nicht vollständig und teilweise sogar fehlerhaft beschreiben (Shaw und Shaw 1977, Cave und Bichot 1999). Neuere Untersuchungen

zeigen beispielsweise, dass die Vorstellung eines grundsätzlich unteilbaren Aufmerksamkeitsfokus als überholt gelten muss und es möglich ist, den attentionalen „Scheinwerferkegel“ auf verschiedene, nicht zusammenhängende Positionen im Blickfeld zu richten (Kraft et al. 2005, Malinowski et al. 2007) Dennoch wird auch in diesen Arbeiten teilweise das Spotlight-Modell herangezogen, um die experimentelle Fragestellung zu verdeutlichen.

1.1.1 Behaviorale Effekte

In der über hundertjährigen Geschichte experimentalpsychologischer Forschung sind zahlreiche Untersuchungsmethoden entwickelt worden, um Auswirkungen selektiver Ausrichtung visueller Aufmerksamkeit auf Verhaltensebene zu charakterisieren.

Der bekannteste experimentelle Ansatz zur Untersuchung der verdeckten Ausrichtung von Aufmerksamkeit stammt von Posner und Kollegen (Posner 1980). Mit einem sog. „*Cueing*“-Paradigma sollte die Frage beantwortet werden, ob das Wissen über den Ort, an dem ein visuelles Signal erscheinen wird, die Effizienz der nachfolgenden Informationsverarbeitung beeinflusst.

Grundprinzip ist der Einsatz eines ortsbezogenen Hinweisreizes („*Spatial Cue*“), d. h. eines Hinweisreizes, der zu Beginn eines jeden Versuchsdurchganges mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit die Position eines nachfolgenden Zielreizes anzeigt. Es können also zwei Bedingungen miteinander verglichen werden: sog. „valide“ Bedingungen, in denen der Hinweisreiz die richtige Zielreizposition anzeigt (und daher die Aufmerksamkeit auf den Zielreiz gerichtet sein sollte) und sog. „invalide“ Bedingungen, in denen der Hinweisreiz die falsche Zielreizposition anzeigt (und die Aufmerksamkeit daher nicht auf den Zielreiz gerichtet sein sollte). Diese Bedingungen werden häufig mit einer neutralen Bedingung verglichen, in denen der Hinweisreiz nur als zeitliches Warnsignal dient, aber keine Informationen über den Ort des Zielreizes enthält. Die Probanden müssen üblicherweise während des gesamten Versuchablaufs einen zentralen Punkt auf dem Bildschirm fixieren und lediglich den Fokus ihrer Aufmerksamkeit auf andere räumlichen Positionen als den Fixationspunkt lenken.

In Posners klassischem Versuchsaufbau sollten die Versuchsperson auf das Erscheinen des Zielreizes so schnell wie möglich mit einem Tastendruck reagieren. Es zeigten sich relativ zu den neutralen Versuchsdurchgängen schnellere Reaktionszeiten nach

validen und längere Reaktionszeiten nach invaliden Hinweisreizen. Dieses Ergebnis wurde als Beleg für die „Kosten“ und „Nutzen“ selektiver Aufmerksamkeitslenkung interpretiert.

Das „Spatial-Cueing“- Paradigma Posners führte zu einer großen Zahl an darauf aufbauenden, ähnlich konstruierten Aufmerksamkeitsstudien. Variiert wurde dabei u.a. die Art des Hinweisreizes. Das Original-Paradigma setzte einen sog. *endogenen*, symbolischen Hinweisreiz (richtungsweisender Pfeil am Ort der Fixation) ein, der zunächst eine Interpretation erforderte, auf Grundlage derer eine Ausrichtung der Aufmerksamkeit erfolgte. Eine weitere Möglichkeit, die Ausrichtung visueller Aufmerksamkeit zu vermitteln sind sog. *exogene* Hinweisreize, die zeitlich kurz vor dem Zielreiz an derselben Stelle (peripher) erscheinen. Besonders effektive exogene Triggerreize sind transiente Luminanzänderungen am indizierten Ort.

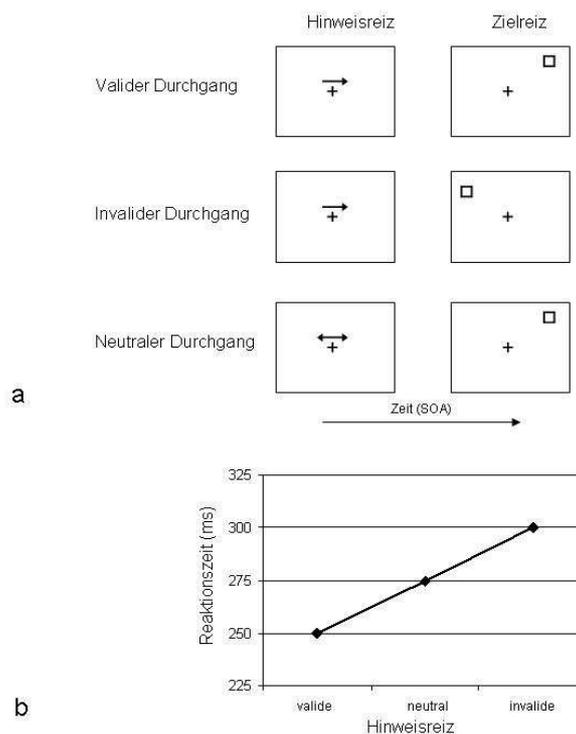


Abb. 2: Posners „Spatial-Cueing“- Paradigma. a) Der endogene Hinweisreiz (Cue) zeigt entweder die Zielreizposition korrekt an (valide) oder weist in die falsche Richtung (invalide). In neutralen Durchgängen enthält der Hinweisreiz keine Information über die Position des Zielreizes. b) Resultierende Reaktionszeiten auf Zielreize in Abhängigkeit von der Hinweisreizvalidität (modifiziert nach Posner et al. 1980).

Es wird allgemein von der Vorstellung ausgegangen, dass die Ausrichtung des Aufmerksamkeitsfokus im Fall von endogenen Reizen bewusst und willentlich kontrolliert

wird („*top-down*“), exogene Hinweisreize jedoch zu einer stimulusgetriebenen, rein reflexhaften Orientierung führen („*bottom-up*“), wobei beide Mechanismen nicht klar voneinander zu trennen sind (Müller und Krummenacher 2006).

Weiterhin spielt die Zeitverzögerung zwischen Hinweisreiz und Zielreiz („*Stimulus Onset Asynchrony*“, SOA) eine wichtige Rolle: Ab einem Intervall von ca. 300 ms kommt es zu einem Inhibitionseffekt, der zu einer verlangsamten Detektion von Stimuli an einer zuvor durch einen peripheren Hinweisreiz angezeigten Position führt, der sog. „*Inhibition of Return*“ (IOR) (Klein 2000). Die funktionelle Bedeutung der IOR kann in einer gesteigerten Effizienz visueller Suchvorgänge gesehen werden, indem sie die Hinwendung zu neuen, noch nicht beachteten Positionen im visuellen Feld erleichtert und redundante Mehrfachinspektionen einer bereits aufmerksam beachteten Position verhindert.

Eine selektive räumliche Aufmerksamkeitsausrichtung hat nicht nur Auswirkungen auf Reaktionszeiten, sie erniedrigt auch die Wahrnehmungsschwelle für visuelle Stimuli (Lu und Doshier 1998, Cameron et al. 2002) und führt zu einer verbesserten Diskriminierung von Objekteigenschaften wie Form (Henderson 1996), Orientierung (Cheal et al. 1991) und Helligkeit (Downing 1988).

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass sich der Fokus visuell-räumlicher Aufmerksamkeit durch Vorinformationen gezielt auf bestimmte Positionen im Sehfeld lenken lässt. Als klassisches Untersuchungsparadigma gilt dabei die sog. Cueing-Methode von Posner: Durch sie lassen sich sowohl der behaviorale „Nutzen“ an zuvor durch Hinweisreize angezeigten und somit aufmerksam beachteten Positionen, als auch „Kosten“ an den nicht mit den Hinweisreizen übereinstimmenden Positionen darstellen. Die Effekte eines solchen Hinweisreizes lassen sich sowohl für einfache Reaktionszeiten als auch auf der Ebene von Diskriminationsleistungen finden und beruhen sehr wahrscheinlich auf einer selektiven, durch Aufmerksamkeitsprozesse gesteuerten Reizverarbeitung

1.1.2 Neurowissenschaftliche Modelle

Experimente wie die von Posner und Kollegen zeigten auf behavioraler Ebene, dass die Verarbeitung visueller Informationen an attendierten Positionen beschleunigt ist. Um die neuronale Grundlage visuell-räumlicher Aufmerksamkeitslenkung näher zu untersuchen, wurden in den letzten Jahren mehrere Techniken eingesetzt, wobei vor allem die

Messung der Aktivität einzelner Neurone im Kortex wacher Tiere mittels Mikroelektroden, elektrophysiologische Methoden wie EEG und Magnetoenzephalografie (MEG) sowie bildgebende Verfahren wie Positronen-Emissions-Tomografie (PET) und funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT) von Bedeutung sind (Treue 2006).

Eine der ersten Arbeiten, die anhand von Einzellableitungen Effekte von selektiver Aufmerksamkeit auf die Reizverarbeitung auf neurophysiologischer Ebene demonstrierte, stammt von Moran und Desimone (Moran und Desimone 1985). Sie präsentierten zwei Reize innerhalb des rezeptiven Feldes (RF) eines im extrastriären visuellen Kortex (V4) von Makaken abgeleiteten Neurons: Einen Reiz mit der von dem Neuron bevorzugter Farbe und Orientierung und einen mit orthogonaler, nicht bevorzugter Orientierung und Farbe. Die Aktivität i.S. der neuronalen Feuerrate stieg an, wenn Aufmerksamkeit selektiv auf den von dem Neuron präferierten Reiz gerichtet wurde und fiel ab, wenn der Stimulus zwar gezeigt aber nicht beachtet wurde, weil ein nicht bevorzugter Reiz attendiert werden sollte. Dieser Befund wurde als Ausdruck der Filterfunktion des attentionalen Systems gedeutet und begründete die sog. Wettstreit-Theorie („*Biased Competition*“). In dieser dient Aufmerksamkeit vor allem der Selektion eines Verarbeitungsschwerpunktes aus der Reihe vielfältiger um begrenzte neuronale Ressourcen konkurrierender Reize (Desimone und Duncan 1995). Aufmerksamkeit hat dabei einen verstärkenden Einfluss auf die neuronale Verarbeitung behavioral relevanter Stimuli, vermutlich durch ein Zusammenspiel der Erhöhung des Einflusses des präferierten Reizes und gleichzeitiger Abschwächung inhibierender Effekte irrelevanter Stimuli (Treue 2006). Die Entdeckung, dass gerichtete Aufmerksamkeit die neuronale Antwort erhöht, wenn ein Stimulus im betreffenden RF erscheint, konnte von anderen Studien, die Einzellableitungen im visuellen Kortex vornahmen, bestätigt werden (Luck et al. 1997, McAdams und Maunsell 1999, Reynolds et al. 2000).

Eine solche Modulation neuronaler Aktivität basierend auf einer Übereinstimmung von rezeptiven Feldern mit der Position des „Scheinwerferkegels“ der Aufmerksamkeit lässt sich auch beim Menschen darstellen. In ereigniskorrelierten Potentialen (EKP), wie sie im EEG durch Präsentation visueller Stimuli ausgelöst werden können, führten Stimuli innerhalb des visuellen Aufmerksamkeitsfokus zu erhöhten Amplitudenwerten (Mangun und Hillyard 1991, Heinze et al. 1994, Di Russo et al. 2003). fMRT-Untersuchungen zeigten, dass Reize an selektiv beachteten Raumpositionen zu einem stärkeren lokalen Anstieg der Sauerstoffsättigung (gemessen als *Blood Oxygenation Level Dependent* -

BOLD - Signal) in retinotopen Arealen des visuellen Kortex führen, als Reize an unbeachteten Orten (Gandhi et al. 1999, Somers et al. 1999, Pessoa et al. 2003).

Neben den „positiven“ Effekten auf die neuronale Sensitivität in Gebieten attentionaler Fokussierung wurde ebenfalls nachgewiesen, dass in kortikalen Bereichen, die das visuelle Feld außerhalb des momentanen „Scheinwerferkegels“ repräsentieren, eine Inhibition neuronaler Aktivität auftritt. Dies zeigt sich z.B. in Studien an frühen visuellen Arealen des Makaken in einer Suppression zellulärer metabolischer Aktivität in neuronalen Repräsentationen peripher zu einem attendierten Stimulus (Vanduffel et al. 2000). Beim Menschen bilden sich vergleichbare Phänomene als eine Hemmung neuronaler Aktivität in nicht-beachteten Arealen im fMRT (Smith et al. 2000, Slotnick et al. 2003) und in elektrophysiologischen Untersuchungen (Hopf et al. 2006) ab. Die erhöhte Aktivität und verstärkte Reizverarbeitung in beachteten Bereichen geht also Hand in Hand mit einer verringerten Aktivität in umgebenden, unbeachteten Bereichen. Dieser auch als „Push-Pull Mechanismus“ bezeichnete Effekt ist umso stärker ausgeprägt, je größer die Kapazitätsbelastung des Aufmerksamkeitssystems ist und umfasst weite Teile des Gesichtsfeldes (Pinsk et al. 2004). Das Ausblenden ablenkender Reize wird von einigen Autoren als ein aktiver, aufmerksamkeitsfordernder Vorgang beschrieben (Watson und Humphreys 1997).

Lange Zeit wurde die Frage, ob und wie weit die aufmerksamkeitsbedingte Modulation in sehr frühe Stadien der visuellen Verarbeitung reicht, kontrovers diskutiert. In älteren Studien wurde berichtet, dass räumliche Aufmerksamkeitsverschiebung lediglich im extrastriaten visuellen Kortex zu Aktivitätsänderungen führt, während in der primären Sehrinde (V1) keine Effekte zu beobachten waren (Heinze et al. 1994, Luck et al. 1997). Neuere Studien konnten retinotop Korrelate selektiver Aufmerksamkeitsausrichtung nicht nur in V1 nachweisen (Tootell et al. 1998, Brefczynski und DeYoe 1999, Silver et al. 2007), sondern erste Modulationseffekte bereits im Corpus geniculatum laterale, also auf dem Weg von der Retina zum Kortex, darstellen (O'Connor et al. 2002).

Aufmerksamkeit hat jedoch nicht nur einen Einfluss auf die *Verarbeitung* eingehender sensorischer visueller Informationen. In mehreren Studien konnte gezeigt werden, dass die Aktivität in visuellen Arealen schon bei der räumlichen Ausrichtung von Aufmerksamkeit in Erwartung eines Reizes, also noch *bevor* dieser erscheint, moduliert wird. (Luck et al. 1997, Brefczynski und DeYoe 1999, Kastner et al. 1999, Hopfinger et al.

2000, Müller et al. 2003, Silver et al. 2007, Sylvester et al. 2008). Die gemessenen Veränderungen erscheinen trotz der Abwesenheit eines visuellen Stimulus stark ortsgebunden, retinotop organisiert und bilden ebenfalls das beschriebene Muster von Aktivitätserhöhung in Gebieten, die mit der erwarteten Stimuluspositionen korrespondieren, und Inhibition in nichtbeachteten Bereichen ab. Ihre Funktion könnte darin liegen, die neuronale Verarbeitung von Stimuli, deren Erscheinen an einer bestimmten Position im Blickfeld erwartet wird, vorzubereiten und daher zu beschleunigen.

Auf neuronaler Ebene lässt sich auch zwischen der Auswirkung der Aufmerksamkeitslenkung (lokal erhöhte neuronale Aktivität, s.o.) und der top-down Kontrolle dieser Aktivitätsveränderung unterscheiden. Als letztere werden Aktivierungen in frontalen und parietalen Arealen angesehen, die neben den Effekten in sensorischen Arealen mit Verschiebung räumlicher Aufmerksamkeit einhergehen. Im frontalen Kortex finden sich dabei hauptsächlich Aktivierungen im Bereich der frontalen und der supplementären Augenfelder. Im parietalen Kortex werden verschiedene Bereiche des Sulcus intraparietalis und des Lobus parietalis superior aktiv. Dieses Aktivierungsmuster bildet ein frontoparietales Netzwerk ab, das die Ausrichtung visuell-räumlicher Aufmerksamkeitslenkung maßgeblich kontrolliert (Donner et al. 2000, Hopfinger et al. 2000, Kastner und Ungerleider 2000, Corbetta und Shulman 2002, Bressler et al. 2008). Dieses Ergebnis bildgebender Verfahren steht in Einklang mit Läsionsstudien (Mesulam 1981) und Verhaltensuntersuchungen an hirngeschädigten Patienten (Heilman 1997), die ebenfalls Gehirnregionen in Frontal- und Parietallappen mit der Steuerung von Aufmerksamkeit in Einklang brachten.

Zusammenfassend konnte belegt werden, dass die willentliche Verschiebung visueller Aufmerksamkeit auf einen bestimmten Ort im Sehfeld mit einer Modulation von Aktivität in den korrespondierenden neuronalen Repräsentationen der retinotop organisierten visuellen Kortexareale einhergeht. Selektive Aufmerksamkeit kann nicht nur durch Fazi- litation der Verarbeitung relevanter Reize erzielt werden, sondern auch durch Inhibition ablenkender Reize. Es wird postuliert dass die Aktivitätsänderung der betreffenden Nervenzellen selektiv durch höhere kortikale Areale (v.a. im Bereich des präfrontalen und parietalen Kortex) gesteuert wird und Ausdruck der Filterfunktion des attentionalen Systems ist

1.2 Synchronisierte neuronale Aktivität und visuelle Aufmerksamkeit

Intuitiv wird als Grundlage der durch bildgebende Verfahren für alle visuellen Areale einschließlich V1 beschriebenen retinotopen Aktivitätsmodulation durch räumliche Aufmerksamkeit eine Modulation der *Feuerrate* eines Neurons oder einer Population von Neuronen angenommen. Einzellableitungen in sehr frühen visuellen Arealen wie V1 zeigen jedoch im Gegensatz zu Messungen in höheren Arealen in vielen Studien nur eine sehr geringe oder keine Erhöhung der neuronalen Feuerrate durch selektive Aufmerksamkeit (Moran und Desimone 1985, Luck et al. 1997, McAdams und Maunsell 1999).

Dass neuronale Information nicht nur über eine Erhöhung der Feuerrate sondern auch über eine zeitliche Synchronisierung von Aktionspotentialen codiert werden kann, ist seit einiger Zeit Gegenstand intensiver Forschung (Malsburg 1981, Singer 1999, deCharms und Zador 2000). Bekannt ist, dass zeitlich präzise korrelierte, also *synchronisierte*, Aktivität von Nervenzellen einen stärkeren Effekt auf nachgeschaltete Neurone hat als ungeordnete. Es wird davon ausgegangen, dass diese Synchronisation nicht nur einen Einfluss auf direkt umgebende Zellpopulationen hat, sondern auch dazu dient, räumlich entfernt liegende Neuronengruppen zu funktionell kooperierenden Verbänden - sog. „*Assemblies*“ - zusammenzuschliessen.

Bezogen auf das visuelle System konnte gezeigt werden, dass der Grad der Synchronisation von neuronaler Aktivität einen entscheidenden Einfluss darauf hat, welche auf die Netzhaut auftreffenden Stimuli weiter verarbeitet und damit für die bewusste Wahrnehmung relevant werden (Fries et al. 1997, Wilke et al. 2006) Eine willentliche top-down gesteuerte Ausrichtung von Aufmerksamkeit führt zu einer Veränderung des zeitlich korrelierten Oszillationsmuster von Nervenzellen (Engel et al. 2001): So konnte u.a. demonstriert werden, dass Neurone mit überlappenden RFs in der Area V4 von Makaken ihre Entladungsraten synchronisierten, wenn Aufmerksamkeit selektiv auf den von ihnen präferierten Stimulus gerichtet wurde. Die *Feuerrate* an sich veränderte sich dabei kaum (Fries et al. 2001). Darüber hinaus konnte gezeigt werden, dass ein Zusammenhang zwischen dem Ausmaß der Synchronisation und der Güte der Reizverarbeitung auf Verhaltensebene besteht (Womelsdorf et al. 2006). Neben lokalen Effekten erzeugen Aufmerksamkeitsprozesse auch interareale Synchronisationsphänomene,

was u.a. auf verschiedenen hierarchischen Ebenen des visuellen Systems der Katze dargestellt werden konnte (Stein et al. 2000).

Ergebnisse von Untersuchungen am menschlichen Gehirn mittels EEG oder MEG zeigten ein ähnliches Muster: Visuelle Aufmerksamkeit beeinflusst die Synchronisation neuronaler Aktivität (Tallon-Baudry et al. 2005, Vidal et al. 2006, Kim et al. 2007), welche wiederum funktionelle Relevanz in Bezug auf Reaktionszeiten (Andino et al. 2005) und Genauigkeit in der Reizwahrnehmung (Linkenkaer-Hansen et al. 2004, Nakatani et al. 2005) aufweist. Mehrere Studien am Menschen berichten dabei auch über gebietsübergreifende synchronisierte Aktivität im Zusammenhang mit selektiver Aufmerksamkeit, die v. a. frontoparietale und frontotemporale Verbindungen abbilden (Gross et al. 2004, Andino et al. 2005). Dies steht im Einklang mit den durch bildgebende Verfahren identifizierten Hirnarealen, die an der Steuerung von Aufmerksamkeitsprozessen beteiligt sind und impliziert eine funktionelle Rolle synchronisierter Aktivität innerhalb eines breit agierenden, räumlich distribuierten attentionalen Netzwerks (Womelsdorf und Fries 2007).

Ein wichtiges Ergebnis zahlreicher Studien ist, dass die Synchronisation neuronaler Aktivität mit einer Modulation oszillatorischer Aktivität in spezifischen Frequenzbereichen einhergeht. Welche funktionelle Bedeutung den einzelnen Frequenzbändern dabei zukommt und wie diese möglicherweise auch miteinander interagieren („*Cross-frequency Interaction*“, vgl. u.a. Palva und Palva 2007, Tallon-Baudry 2009) ist bislang erst in Ansätzen verstanden und Gegenstand vieler laufender Untersuchungen.

Vor allem das *Gamma-Frequenzband* (> 30 Hz) wurde in einer Vielzahl von Studien untersucht. Synchronisierte Gamma-Aktivität wird als ein dynamischer Mechanismus zur Integration der Aktivität räumlich distribuerter Neuronenverbände diskutiert (Fell et al. 2003) und scheint an einer Vielzahl von an Aufmerksamkeit gebundenen Prozessen beteiligt zu sein. U.a. soll sie eine Rolle beim „Zusammenbinden“ („*Binding*“) kortikal verteilter Informationen zu einer kohärenten Objektrepräsentationen spielen (Singer 1993, Engel et al. 1997), die selektive Verarbeitung attendierter Stimuli begünstigen (Tallon-Baudry et al. 2005) und die mnestiche Speicherung von visuellen Stimuli beeinflussen (Herrmann et al. 2004).

In den letzten Jahren haben sich vermehrt Hinweise darauf ergeben, dass auch Modulationen oszillatorischer Aktivität im *Alpha-Frequenzband* (8-14 Hz) eine funktionelle

Rolle im Bereich visueller Aufmerksamkeit zukommt. Im Folgenden wird der Stand der Forschung bei Durchführung und vor Veröffentlichung von Ergebnissen dieser Arbeit, d.h. bis 2006, dargestellt:

Synchronisierte Alpha-Oszillationen werden klassischerweise als Ausdruck kortikaler Inhibitions-Phänomene interpretiert, die z.B. durch Hemmung neuronaler Aktivität in nicht aufgaben-relevanten Arealen und Blockierung interferierender Informationen agieren (Klimesch 1996, Pfurtscheller 2003). In Einklang mit dieser Vorstellung zeigten Einzellableitungen in der Area V4 des Makaken eine *Reduzierung* synchronisierter Aktivität im Alpha-Frequenzbereich bei Neuronen, die durch einen attendierten Stimulus aktiviert wurden (Fries et al. 2001). Darüber hinaus konnten EEG- und MEG-Untersuchungen am Menschen zeigen, dass sich aufmerksamkeitsabhängige Prozesse in Erwartung eines visuellen Stimulus als räumlich selektive Modulationen oszillatorischer Alpha-Aktivität abbilden lassen (Klimesch, Doppelmayr et al. 1998, Bastiaansen et al. 2001, Babiloni et al. 2004). In Versuchsanordnungen, die eine (verdeckte) Ausrichtung visuell-räumlicher Aufmerksamkeit auf eine bestimmte Position im Raum verlangten, traten die gemessenen Veränderungen *vor* Auftreten des Zielreizes über parieto-okzipitalen Hirnarealen auf und zeigten ein differentielles Verteilungsmuster je nach Lage des attentionalen Focus: Über der Hemisphäre *kontralateral* zu den *beachteten* Positionen, wurde eine *Desynchronisation* der Aktivität innerhalb des Alpha-Bandes gemessen (Sauseng et al. 2005, Yamagishi et al. 2005). Durch Kombination mit bildgebenden Verfahren konnten diese Desynchronisationsphänomene teilweise dem primären visuellen Kortex zugeordnet werden (Yamagishi et al. 2005), sie erscheinen jedoch unabhängig von einer Änderung externer Reize im Sehfeld und werden daher internen Aufmerksamkeitsprozessen zugeschrieben (Sauseng et al. 2005). Daher wird diese örtlich umschriebene Reduzierung oszillatorischer Aktivität im Alpha-Band als Ausdruck einer erhöhten kortikalen Exzitabilität von Arealen interpretiert, die den aufmerksam beachteten Bereich des Sehfelds verarbeiten (Sauseng et al. 2005, Yamagishi et al. 2005).

Gleichzeitig berichten andere Studien von einer *Synchronisation* der Aktivität innerhalb des Alpha-Bandes über posterioren Hirnarealen *kontralateral* zu *unbeachteten* Orten, also *ipsilateral* zu der Raumposition, auf die Aufmerksamkeit gerichtet wurde (Worden et al. 2000, Kelly et al. 2006). Gestützt auf Untersuchungen, die Alpha-Synchronisation mit einer aktiven Inhibition visueller Stimuli beim Wechsel zwischen verschiedenen Reizmodalitäten zusammenbringen (Foxe et al. 1998, Fu et al. 2001) wird postuliert,

dass erhöhte oszillatorische Aktivität im Alpha-Band dazu dienen könnte, visuelle Stimuli, die für das aktuelle Handeln bzw. die Aufgabenerfüllung irrelevant sind, aktiv von einer Reizverarbeitung „abzuschirmen“.

Eine Studie von Ergenoglu und Kollegen (Ergenoglu et al. 2004) konnte einen Zusammenhang zwischen der momentanen Ausprägung von Alpha-Aktivität und behavioraler Leistung in einem Signal-Entdeckungs-Paradigma herstellen: In Versuchsdurchgängen mit erfolgreich entdeckten visuellen Stimuli wurde vor Reizpräsentation eine signifikant niedrigere Alpha-Aktivität gemessen als vor nicht wahrgenommenen Stimuli.

Zusammengefasst ist davon auszugehen, dass die Ausrichtung visueller Aufmerksamkeit mit frequenzspezifischer, von top-down Einflüssen abhängiger Modulation der Synchronisation zwischen Neuronenpopulationen einhergeht. Im Bereich des Alpha-Bandes wurden in Erwartung eines visuellen Stimulus diese Modulationen über dem posterioren Kortex gemessen, wobei Erhöhungen und Erniedrigungen der oszillatorischen Aktivität lateralisiert zum Focus der Aufmerksamkeit auftreten. Dies könnte Ausdruck von gleichzeitig agierenden exzitatorischen und inhibitorischen Mechanismen sein, die zusammen einer bevorzugten Verarbeitung selektiv beachteter visueller Information dienen.

1.3 Anatomisch-funktionelle und methodische Grundlagen

1.3.1 Das visuelle System

Der besondere Stellenwert, den das visuelle System für Menschen und andere Primaten einnimmt, lässt sich bereits an der Größe und Anzahl der an der Bildanalyse beteiligten Gehirnareale ablesen. Neben der primären Sehrinde (V1), die etwa 15 % der gesamten Großhirnrinde ausmacht, wurden bisher mehr als 30 verschiedene visuelle Areale identifiziert. Insgesamt etwa 60 % des Kortex sind an der Wahrnehmung, Interpretation und Reaktion auf visuelle Reize beteiligt (Ungerleider 1995).

Die Verarbeitung visueller Stimuli beginnt in der Retina, wo Lichtreize auf die Photorezeptoren der Netzhaut treffen. Über die retinalen Ganglienzellen, deren Axone die Sehnerven bilden, erfolgt dann die Weiterleitung der visuellen Information zum Kortex. Hierbei erhält eine Ganglienzelle immer von denselben Photorezeptoren, die auf Reize in einem bestimmten Bereich des visuellen Feldes reagieren, erregende Impulse. Dieser relativ genau kartierbare Bereich des Gesichtsfeldes, in dem visuelle Reize eine neu-

ronale Antwort hervorrufen, wird als das rezeptive Feld der Nervenzelle bezeichnet. Benachbarte retinale Ganglienzellen besitzen auch benachbarte, zum Teil überlappende, rezeptive Felder und projizieren wiederum zu benachbarten Neuronen der nächst höheren zerebralen Verarbeitungsebenen. Diese räumliche Ordnung, die als *Retinotopie* bezeichnet wird, bleibt von der Rezeptorebene in der Retina bis zur Repräsentation in den visuellen Rindenarealen des Okzipitallappens weitgehend erhalten, auch wenn die rezeptiven Felder von Stufe zu Stufe zunehmend größer werden. Resultat ist eine Art neuronale topographische Karte der visuellen Umgebung.

Nachdem die visuellen Afferenzen die Retina über die Nervi optici verlassen haben, kreuzt am Chiasma opticum der Teil der Nervenfasern, der aus der nasale Retinahälfte stammt, zur Gegenseite und zieht gemeinsam mit den ungekreuzten temporalen Sehinformationen als Tractus opticus zur jeweils kontralateralen Hemisphäre (vgl. Abb. 3). Der Großteil der Information aus dem linken Gesichtsfeld wird so an die rechte Großhirnhälfte geleitet, während Information aus dem rechten Gesichtsfeld vorwiegend in die linke Großhirnhälfte gelangt.

Die wichtigste subkortikale Schaltstation zwischen Retina und Sehrinde befindet sich im Corpus geniculatum laterale (CGL) des Thalamus, wohin 90 % der Fasern des Tractus opticus projizieren. Eine wesentliche Funktion des CGL besteht vermutlich in einer nicht-linearen Reorganisation der visuellen Afferenzen, in der die foveale Information überrepräsentiert ist, sowie in einer Kontrastverschärfung durch inhibitorische Interneurone, welche ca. 30 % der Zellen des CGL ausmachen (Brandt 2001).

Die Neuronen des CGL projizieren über die sog. Sehstrahlung in den im Okzipitallappen entlang des Sulcus calcarinus gelegenen primären visuellen Kortex, auch striärer Kortex genannt. Diese entspricht dabei der Area 17 nach Brodmann und V1 (synonym dem korrespondierenden Areal beim Affen). Die rechte und linke Hirnhälfte erhalten jeweils die visuelle Information aus dem kontralateralen visuellen Halbfeld (s.o.), wobei es außerdem zu einer umgekehrten Abbildung der oberen und unteren Quadranten kommt.

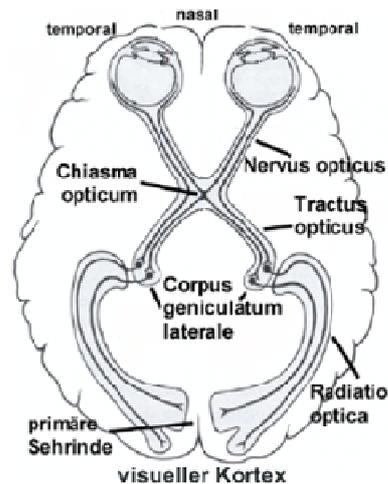


Abb. 3: Verlauf der Sehbahn von der Retina bis zum striären Kortex mit Kennzeichnung der wichtigsten beteiligten Strukturen. Modifiziert nach Manson und Kandel (1991)

Bereits auf der Ebene der retinalen Ganglienzellen und des CGL verarbeiten getrennte Neuronenpopulationen unterschiedliche Merkmale eines visuellen Stimulus. Diese funktionelle Spezialisierung, die auf dem Prinzip der Eigenschaftsextraktion (Hubel und Wiesel 1977) basiert, setzt sich bis in die Großhirnrinde fort. Die kortikalen Neurone sind dabei in funktionellen Modulen, so genannten Kolumnen, organisiert, die sich jeweils auf die Verarbeitung eines Teilaspektes eines visuellen Reizes spezialisiert haben. Selektives Antwortverhalten findet man im Bezug auf Kontrast-, Farb-, Bewegungsrichtungs- und Kontureigenschaften eines Objektes (Brandt 2001).

Der primäre visuelle Kortex wird umschlossen durch die ebenfalls retinotop organisierten sog. extrastriären Areale V2 und V3. V4 und V5 (MT) liegen bereits im temporo-okzipitalen Übergangsbereich. Jenseits von V1 erfolgt die Analyse visueller Informationen klassischerweise entlang zweier Pfade: Ein *ventraler* Pfad projiziert über V2, wo auf Konturerfassung von Objekten spezialisierte Zellen sitzen (Gegenfurtner et al. 1996) in das weiter anterior gelegene Areal V4, welches als das wichtigste farbverarbeitende Areal angesehen wird (Zeki 1980). Dieses wiederum projiziert in den lateralen okzipitalen Komplex (LOC) sowie inferiore temporale Areale (TEO und TE), in denen Formen und auch bereits komplexere, figurale Objektmerkmale repräsentiert sind (Tanaka 1997). Dieser Verarbeitungsweg wird auch als „Was-Pfad“ bezeichnet, da er insgesamt der Ermittlung der Identität von Objekten dient (Ungerleider und Mishkin 1982).

Der *dorsale* Pfad führt über die Areale V3 und V3A, deren Neurone richtungsspezifisch auf bewegte Konturen reagieren (Felleman und Vanessen 1987), zu V5 (MT). Dieses

Areal extrahiert weitere Aspekte der Bewegung sowie der räumlichen Tiefe (Zeki 1980). Von V5 aus verlaufen Projektionen in den posterioren parietalen Kortex (PPC), welcher als ein multimodales Assoziationszentrum fungiert, das der Analyse von Objektbewegungen sowie ihrer Position im Raum dient. Der dorsale Pfad wird daher auch als „Wo-Pfad“ bezeichnet (Ungerleider und Mishkin 1982). Außerdem ist der PPC an der Integration visueller und somatosensorischer Informationen sowie der Transformation visueller Reize in motorische Handlungen beteiligt. Aus diese Grund wird der ventrale Pfad von einigen Autoren auch „Wie-Pfad“ genannt (Goodale und Milner 1992).

Beide Pfade, welche auf allen Verarbeitungsstufen über laterale Projektionen verbunden sind, konvergieren schließlich in präfrontalen und prämotorischen Kortexarealen (vgl. Abb. 4). Der dorsolaterale Bereich des präfrontalen Kortex (PFC) verarbeitet dabei v.a. räumliche Informationen, objektspezifische Informationen gelangen bevorzugt in ventrolaterale Anteile des PFC (Goldman-Rakic et al. 1984). Das frontale Augenfeld (*Frontal Eye Field*, FEF) ist verantwortlich für willkürliche sakkadierte Augenbewegungen auf ein gewähltes Blickziel (Schall und Thompson 1999).

Gemäß der traditionellen Vorstellung wurde Informationsverarbeitung innerhalb des visuellen Systems als serieller Prozess verstanden, in welchem jede Verarbeitungsstufe ihren Input von einer hierarchisch niedrigeren erhält und an eine höhere weitergibt. So erklärte man sich u.a. die mit steigender synaptischer Distanz zur Retina auftretende zunehmende Größe und Komplexität der rezeptiven Felder von Neuronen im visuellen Kortex. Aufgrund des unidirektionalen, allein von den Stimuluseigenschaften abhängigen Informationsflusses von tieferen zu höheren Verarbeitungsstationen wurde von einer „*bottom-up*“-Verarbeitung sensorischer Signale gesprochen.

Bereits anatomische Untersuchungen zeigen jedoch, dass neben den *bottom-up*-Verbindungen gleichwertige, reziproke Projektionen in umgekehrter Richtung von hierarchisch höheren zu niedrigeren Arealen bestehen (Felleman und Van Essen 1991). Diese sog. „*top-down*“-Verbindungen bilden die Grundlage für eine aktive Wahrnehmung, die nicht nur durch sensorische Reize determiniert ist, sondern von kognitiven Zustandsvariablen wie Erfahrungen und Erwartungen, Gedächtnis und Aufmerksamkeitslage beeinflusst wird. Zahlreiche psychophysische und physiologische Befunde demonstrieren die Effekte solcher interner Zustände auf die sensorische Reizverarbei-

tung und bilden deren neuronale Korrelate ab (Desimone und Duncan 1995, Posner und Gilbert 1999, Pessoa et al. 2003).

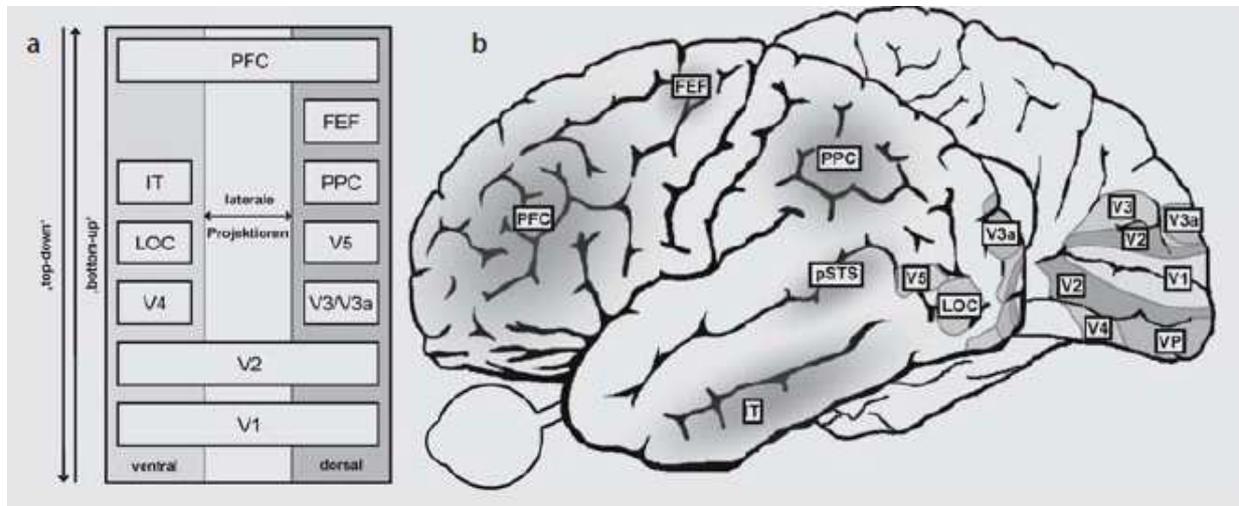


Abb. 4: Visuelles System a) Schematische, stark vereinfachte Darstellung der hierarchischen Organisation b) Anatomische Lage der wichtigsten visuellen Areale (Einzelheiten s. Text), linke Hemisphäre in lateraler Ansicht und rechte Hemisphäre in medialer Ansicht. Aus Bergmann und Siebner (2007)

1.3.2 Das Elektroenzephalogramm

Informationsverarbeitung im Gehirn ist an die elektrische Aktivität von Nervenzellen gekoppelt. Der Begriff „Elektroenzephalogramm“ (EEG) beschreibt die Möglichkeit, die elektrische Aktivität von Nervenverbänden des Gehirns an der Schädeloberfläche abzuleiten. Die Verwendung dieser Methode zur Untersuchung neuropsychologischer Fragestellungen geht zurück auf die Arbeiten des Jenaer Psychiaters Hans (Berger 1929). Elektrische Potentialschwankungen werden dabei in Mikrovolt (μV) gemessen und gegen die Zeit aufgetragen. Die EEG-Messung erlaubt dadurch eine dynamische Verlaufsbeobachtung der Gehirnaktivität mit sehr hoher zeitlicher Auflösung im Millisekundenbereich.

1.3.2.1 Elektrogenese des EEG-Signals

Die an der Kortexoberfläche gemessenen Spannungsschwankungen sind im Wesentlichen eine Folge zeitlich und räumlich aufsummierter meist exzitatorischer (EPSP) aber auch inhibitorischer (IPSP) postsynaptischer Potentiale kortikaler Pyramidenzellen (Zschocke 2002). Diese Zellen finden sich über den gesamten Kortex verteilt und sind

senkrecht zur Kortexoberfläche ausgerichtet, wobei sich die Dendriten in den oberflächlichen Schichten I und II, die Somata in den tiefer gelegenen Schichten III-VI befinden. Folge der postsynaptischen Potentiale ist eine Bewegung von Ladungsträgern (Ionen) in den Spalten des Extrazellulärraumes (EZR). An den Gewebswiderständen entstehen dabei Potentialdifferenzen, die bei entsprechender Ableitung als kortikale Feldpotentiale nachweisbar sind. Die Verteilung dieser Feldpotentiale in der Hirnrinde lässt sich am besten mit einer sogenannten Dipolstruktur beschreiben. Der Begriff „Dipol“ bezeichnet in der Physik elektromagnetischer Felder eine Ladungsverteilung mit positiver und negativer Polarität, wobei definitionsgemäß die Richtung des Stromflusses vom positiven zum negativen Pol angegeben wird.

Beispielhaft lässt sich dies für den Fall eines EPSPs an den apikalen Dendriten der Pyramidenzellen, welche eine dominierende Rolle für die Generierung der im Spontan-EEG messbaren Spannungsänderungen spielen, so darstellen: Die Depolarisation der Dendritenmembranen bewirkt einen Einstrom von positiv geladenen Natriumionen durch die Dendritenmembran. Der Intrazellulärbereich (IZR) wird dadurch positiv geladen, während der Extrazellulärbereich einen Überschuss an negativ geladenen Teilchen aufweist. Im Bereich unter der Synapse entsteht ein negatives Feldpotential. Der postsynaptisch gelegene Bereich des Zellsoma weist relativ dazu gesehen eine negativere intrazelluläre Ladung und eine positivere extrazelluläre Ladung auf, hier ist das Feldpotential positiv. Extrazellulär fließt der Strom also aufwärtsgerichtet vom Ort der positiveren Ladung (Soma) in Richtung der negativeren Ladung (apikale Dendriten), intrazellulär ist die Richtung des Stromflusses entsprechend umgekehrt. Der Bereich des einwärts gerichteten Stromflusses über der Zellmembran, hier an den apikalen Dendriten, wird Senke („Sink“) genannt, der Orte des Stromaustritts an dem positive Ladungsträger die Zellen verlassen, hier das Soma, wird Quelle („Source“) genannt.

Diese Darstellung gilt in gleicher Weise auch für die IPSP hemmender Synapsen, jedoch mit umgekehrten Ladungsvorzeichen. Obwohl EPSP und IPSP entgegengesetzte elektrische Dipole hervorrufen, können sie abhängig vom Ort der synaptischen Aktivierung auch zu gleichartigen Potentialschwankungen in der Oberflächenableitung führen: Ein oberflächennahes EPSP hat den gleichen Effekt wie ein an den tiefergelegenen Somata der Pyramidenzellen generiertes IPSP und umgekehrt.

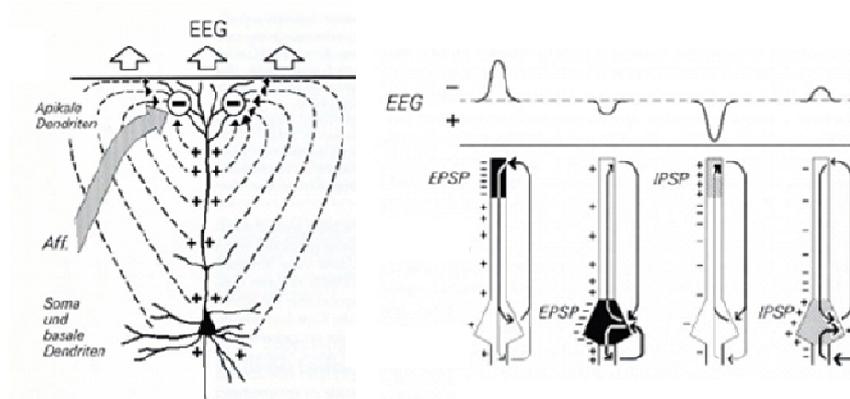


Abb. 5: Dipolbildung, Ladungsverteilung und Stromfluss unterhalb eines EEG-Ableitungsortes (Einzelheiten siehe Text). Aus Zschocke (2002).

Die Aktivität eines einzelnen Neurons oder gar eines einzelnen postsynaptischen Potentials lässt sich nicht an der Schädeloberfläche ableiten. Erst bei gleichzeitiger Aktivität vieler Synapsen addieren sich zahlreiche Dipole zu einem komplexen „Summendipol“. Man geht davon aus, dass 10^4 - 10^7 gleichzeitig oszillierende Nervenzellen benötigt werden, um eine auf dem Skalp messbare Potentialschwankung auszulösen (Lopes da Silva 2004). Die hierzu notwendige Synchronisierung der Zellaktivitäten wird vor allem über thalamokortikale Afferenzen gewährleistet (Steriade et al. 1993). Auch räumliche Struktur und Richtung der Dipole sind von maßgeblicher Bedeutung für die Ausbreitung kortikaler Feldpotentiale. Aufgrund der speziellen Zytoarchitektur des Kortex tragen vor allem die Pyramidenzellen mit ihren sämtlich senkrecht zur Kortexoberfläche verlaufenden Dendriten, die ein gleichgerichtetes, nach außen „offenes“ Dipolfeld bilden, maßgeblich zur Entstehung des EEG bei.

1.3.2.2 Technik der Elektroenzephalografie

Um die beschriebenen Potentialschwankungen an der Schädeloberfläche abzugreifen, werden zumeist Becherelektroden aus einer Silberlegierung verwendet, die zur Verbesserung der Übergangswiderstände zwischen Kopfhaut und Elektrode mit einer gut leitenden Paste gefüllt werden.

Voraussetzung für eine funktionell-anatomische Interpretation der EEG-Daten ist eine standardisierte und somit zwischen Versuchspersonen vergleichbare Positionierung der Elektroden auf der Schädeloberfläche mit einem möglichst genauen Bezug zu den darunter liegenden zerebralen Strukturen.

Zu diesem Zweck wurde Ende der 1950er Jahre mit dem in Abbildung 6 dargestellten 10-20-System eine Standardisierung von 19 Elektrodenpositionen etabliert (Jasper 1958).

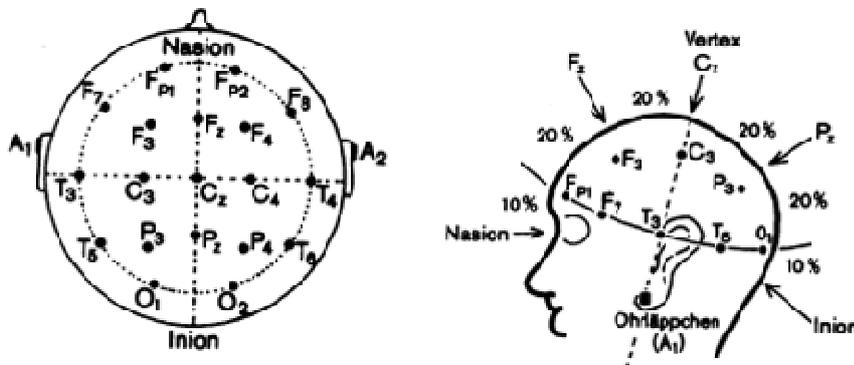


Abb. 6: Internationales 10-20-System: Orientierungspunkte und Elektrodenpositionen

Das System geht von vier Fixpunkten des Kopfes aus: Dem Nasion (Übergang Nasenrücken - Stirn), dem Inion, das als Einbuchtung am Hinterhauptsknochen fühlbar ist, und den beiden präaurikulären Punkten, die als Vertiefung unterhalb des Jochbeins auf der Höhe des Ohrs ertastet werden können. Zwischen diesen Bezugspunkten wird die Entfernung gemessen und nach dem Schema 10 %, 20 %, 20 %, 20 %, 20 %, 10 % aufgeteilt. Dabei sind die Elektroden zur Medianlinie symmetrisch und beim Erwachsenen im Abstand von 5-7cm angeordnet. Die Bezeichnung der Positionen erfolgt anhand der entsprechenden anatomischen Bezeichnungen der darunter liegenden Gehirnareale. Dabei steht „F“ für Elektroden des Frontallappens, „T“ für den Temporallappen, „P“ für den Parietallappen, „O“ für den Okzipitallappen und „C“ meint Elektroden über dem Sulcus centralis. Zusätzlich werden die Elektroden nummeriert, wobei die Höhe der Zahl die Entfernung der Elektrode vom Zentrum des Kopfes widerspiegelt (Ausnahme: zentrale Positionen werden mit „z“ abgekürzt). Ungerade Zahlen kennzeichnen die linke Hemisphäre, gerade Zahlen werden für die rechte Hemisphäre verwendet (Zschocke 2002).

Nach Homan und Kollegen (Homan et al. 1987) kann mit diesem Standard eine korrekten Elektrodenpositionierung über dem gewünschten Hirnareal in etwa 80 % der Fälle erzielt werden. Für moderne Messsysteme wurden in der Folgezeit erweiterte Versionen, wie das 10-10-System (die relative Unterteilung der Längs- und Querreihen erfolgt durchgängig in 10 %-Schritten) entwickelt. Eine Erhöhung der Elektrodenzahl ist insbesondere für topographische Analysen und Quellenlokalisierung sinnvoll.

Zur Ableitung elektrischer Signale von einer Elektrodenanordnung gibt es grundsätzlich zwei verschiedene Methoden: Bipolare Ableitungen und Referenzableitungen.

Bei der *bipolaren Ableitung* wird jeweils die Potentialdifferenz zweier Elektroden miteinander verglichen. Gleichsinnige Potentialveränderungen werden dabei nicht registriert sondern lediglich der Unterschied zwischen den Elektroden.

Bei der *Referenzableitung* wird die Potentialdifferenz zwischen einer differentiellen Elektrode, die über einer bestimmten Hirnregion liegt und als „aktive“ Elektrode bezeichnet wird, und einem gemeinsamen „inaktiven“ Bezugspunkt bestimmt, der als Referenz („*Common Reference*“) bezeichnet wird. Als Referenz kann hierbei eine meist am Ohr-läppchen angebrachte Bezugselektrode dienen, oder aber eine technisch gebildete Durchschnittsreferenz („*Common Average Reference*“) aus den gemittelten Potentialen aller einzelner Ableitpunkte. Aus referenziellen Ableitungen lassen sich nachträglich bipolaren Montagen errechnen.

Zur besseren Hervorhebung von lokalen Veränderungen hat sich die Methode der *Quellableitung* erwiesen, die auf einer referenziellen Ableitung beruht. Es wird die Potentialdifferenz zwischen der Quellelektrode und dem Mittelwert der umgebenden Elektroden berechnet (Hjorth 1975).

Da sich die gemessenen Potentialschwankungen in einem Bereich von 5 bis 200 μV bewegen, wird ein empfindlicher Messverstärker verwendet, der die Signale im mV-Bereich sichtbar macht. Durch die Abtastfrequenz („*Sampling Rate*“) wird festgelegt, wie oft pro Sekunde das EEG-Signal abgegriffen wird.

Als Artefakt bezeichnet man ins EEG eingestreute Potentiale, die einen extrazerebralen Ursprung haben (Ebe und Homma 2002), diese können eine Auswertung der Daten erheblich erschweren. Sog. „biologische Artefakte“ sind auf den Patienten zurückzuführen und haben ihren Ursprung in extrazerebralen Spannungsquellen des Körpers. Dazu zählen unter anderem Augenartefakte (Lid - und Bulbusbewegungen), die elektrische Herz- und Muskelaktivität, Schwitzen, sowie Atem- und Körperbewegungen. Zu den exogenen Artefakten gehören Elektrodenartefakte, welche vor allem auf einen schlechten Elektrodensitz oder Elektroden- und Kabeldefekte zurückzuführen sind. Zu Wechselstrom- Artefakten kann es kommen, wenn Ableitkabel defekt sind, Elektroden schlecht befestigt sind, der Übergangswiderstand zwischen Kopfhaut und Elektrode zu groß ist, eine schlechte Erdung vorliegt oder elektromagnetische Induktion vorhanden

ist. In das EEG-System eingebaute Hoch- und Tiefpassfilter sollen eine Artefaktbildung verringern.

1.3.2.3 Frequenzbänder

Im Spontan-EEG, welches unabhängig von äußeren Stimuli aufgezeichnet wird, zeigen sich hinsichtlich der Frequenz und der Amplitude charakteristische EEG-Wellen. Berger beobachtete als Erster, dass sich im Ruhezustand des Organismus sichtbare, langsame Wellen mit großer Amplitude in schnelle Wellen mit kleineren Amplituden umwandeln, sobald der Aktivierungszustand angehoben wird. Er schloss daraus, dass diese spezifischen Frequenz- und Amplitudenmuster Korrelate des aktuellen „Arousalniveaus“ des Organismus darstellen.

Klinisch und wissenschaftlich relevant ist der Frequenzbereich von 0,3 Hz bis 70 Hz. Das spontan abgeleitete Wach-EEG eines gesunden Erwachsenen wird hauptsächlich von mittleren (8-14 Hz) und schnellen (14-30 Hz) Oszillationen dominiert. Aufgrund einer internationalen Konvention werden die auftretenden Oszillationen bestimmten Frequenzbändern zugewiesen. Diese Einteilung gründet auf der Feststellung, dass bestimmte Bewusstseins- bzw. Aktivierungszustände häufig vom Auftreten typischer EEG-Frequenzen begleitet sind. Man nimmt an, dass für die Entstehung der typischen EEG-Rhythmen vor allem der Thalamus verantwortlich ist. Die rhythmisch entladenden Schrittmacherzellen des Thalamus unterliegen dabei dem Einfluss der *Formatio reticularis*, die über das eher unspezifisch wirkende aufsteigende retikuläre Aktivierungssystem die psychische Aktivität vom Schlaf bis zur angespannten Erregung beeinflusst.

Man unterscheidet folgende in Abbildung 7 aufgelistete Hauptfrequenzbereiche, wobei die Übergänge zwischen den einzelnen Frequenzbändern zum Teil fließend sind, sowohl was Frequenz und Amplitude betrifft als auch bezogen auf ihre funktionelle Bedeutung.

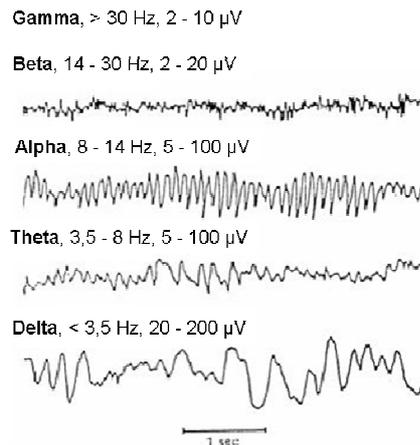


Abb. 7: Hauptfrequenzbänder des EEG, Frequenz in Hz, Amplitudenbereich in μ V

In Folgenden soll ein Überblick über Auftreten und Besonderheiten der einzelnen Frequenzbänder gegeben werden, das für diese Arbeit relevante Alpha-Band wird hierbei besonders ausführlich charakterisiert:

Delta-Aktivität (< 3,5 Hz) zeigt sich vor allem in den tieferen Schlafstadien, bei komatösen Zuständen und physiologisch bei Säuglingen und Kleinkindern, wo sie als Indikator für noch nicht ausgereifte Gehirnfunktionen gilt.

Der als *Theta* bezeichnete Frequenzbereich zwischen 4 und 8 Hz ist ebenfalls charakteristisch für das noch unreife Wach-EEG bei Kindern und kann beim Erwachsenen mit zwei unterschiedlichen kognitiven Zuständen in Verbindung gebracht werden: Einerseits tritt er in Stadien niederer Aktivierung auf - zum Beispiel während des Einschlafens und dösendem Wachzustand („*Drowsiness*“). Andererseits wird das Theta-Band mit aktiver und effizienter Verarbeitung von Lern- und Gedächtnisaufgaben in Verbindung gebracht (Klimesch 1999). Synchronisation in diesem Bereich soll in erster Linie dem Enkodieren von neuer Information sowie dem episodischen Gedächtnis dienen (Bastiaansen und Hagoort 2003). Für die in diesem Rahmen auftretende Theta-Aktivität konnte eine Beteiligung des Hippokampus nachgewiesen werden (Buzsaki 2002).

Beta-Wellen werden dem breiten Frequenzbereich zwischen 14 und 30 Hz zugeordnet und sind am ausgeprägtesten über frontalen und zentralen Hirnarealen sichtbar. Beta-Aktivität tritt im Zusammenhang mit mentaler oder körperlicher Aktivität auf und steht allgemein für ein hohes Arousalniveau. Systematische Veränderungen der oszillatorischen Beta-Aktivität lassen sich u.a. bei vorgestellten und ausgeführten Bewegungen sowie bei entsprechender Stimulation über sensomotorischen Arealen beobachten

(Neuper und Pfurtscheller 2001). Darüber hinaus wird synchronisierte Beta-Aktivität mit einer verbesserten Verarbeitung visueller Reize und integrativen Funktionen im Rahmen eines Aufmerksamkeitsnetzwerks in Verbindung gebracht (Wrobel 2000).

Das *Gamma-Band* (> 30 Hz), das in der klinischen EEG-Diagnostik keine Rolle spielt, wird wissenschaftlich erst seit einigen Jahren verstärkt untersucht, u.a. da es erst seit dem Einsatz der digitalen Signalaufnahme möglich ist, Oszillationen mit so hohen Frequenzen und gleichzeitig kleinen Amplituden ($2-10 \mu\text{V}$) zuverlässig abzubilden. Wie in Kapitel 1.2 dargestellt wird synchronisierter Gamma-Aktivität eine funktionelle Rolle bei einer Vielzahl kognitiver Prozesse v.a. im Bereich der Repräsentanz und Analyse visueller Objekte zugeschrieben.

Der *Alpha-Rhythmus* ist der dominierende Rhythmus im Wach-EEG des erwachsenen Gehirns und umfasst den Frequenzbereich von 8 bis 14 Hz. Am prominentesten zeigen sich die Alpha-Oszillationen in parietalen und okzipitalen Ableitungen bei geschlossenen Augen und entspanntem Wachzustand. Durch Lichteinfall (Öffnen der Augen), andere afferente Stimuli und erhöhte mentale Aktivität wird die Alpha-Aktivität vorübergehend geringer oder verschwindet ganz (Niedermeyer 2004). Abbildung 8 zeigt ein typisches Beispiel für diese sogenannte Alpha-Blockade, wobei es hier durch das Öffnen der Augen zur Desynchronisation des zuvor okzipital deutlich sichtbaren Alpha-Rhythmus kommt (auch „Berger-Effekt“ genannt).

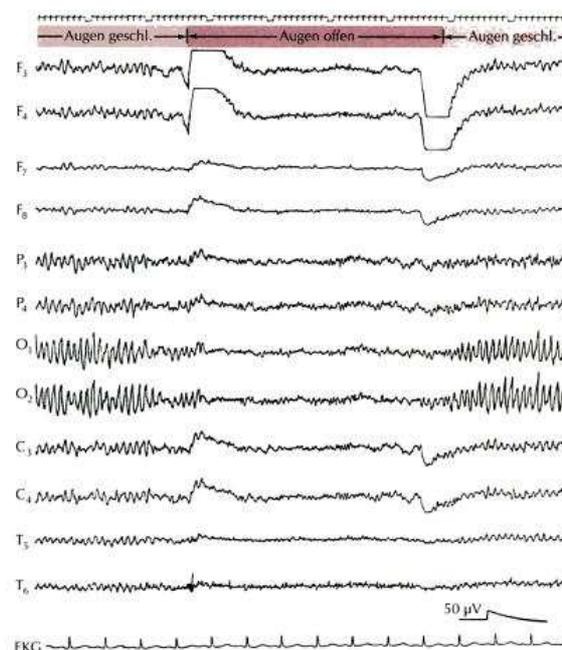


Abb. 8: Alpha-Blockade bei Augenöffnung. Aus Ebe und Homma (2002)

Obwohl gemeinhin alle Oszillationen im Bereich von 8-14 Hz als Alpha-Wellen bezeichnet werden, lässt sich von dem über posterioren Arealen gemessenen Alpha-Rhythmus ein weitgehend unabhängiger, „zentraler“ Alpha-Rhythmus abgrenzen, der auch als Mü-Rhythmus bezeichnet wird. Dieser Mü-Rhythmus liegt zwar im gleichen Frequenzbereich, reagiert aber nicht auf das Öffnen der Augen, sondern desynchronisiert bei Bewegungen und somato-sensorischer Stimulation.

Die Alpha-Frequenz ist typischerweise altersabhängig, sie liegt bei 20-jährigen bei durchschnittlich 11 Hz und nimmt mit steigendem Alter ab bis auf nur noch etwa 8 Hz bei 70-jährigen (Kopriner et al. 1984). Doch auch in altershomogenen Gruppen treten teilweise deutliche Unterschiede in der Lage der Frequenzbänder auf, die insbesondere in dem Grenzbereich zwischen Theta- und langsamem Alpha-Bereich dazu führen können, dass die gleichen Frequenzwerte bei einer Person dem Theta- und bei einer anderen Person dem Alpha-Bereich zugeordnet werden müssen. Daher wird die Verwendung individueller Frequenzbänder empfohlen, die in ihrer Lage und Ausdehnung am „Alpha-Peak“, der größten Signalamplitude im Bereich des Alpha-Bands, ausgerichtet werden. Dieser Alpha-Peak wird auch als *individuelle Alpha-Frequenz* (IAF) bezeichnet (Doppelmayr et al. 1998, Klimesch 1999).

Der globale Alpha-Rhythmus wird klassischerweise als Zeichen für einen aktuellen Ruhezustand („*Idling State*“) aufgefasst und mit dem Fehlen von aktiver kognitiver Leistung in Verbindung gebracht (Adrian und Matthews 1934, Steriade et al. 1993, Pfurtscheller et al. 1996). In Erweiterung dieses alten Konzepts, in dem der Alpha-Rhythmus lediglich einen passiven und untätigen Zustand des Gehirns darstellt, wird mittlerweile die Einteilung der Alpha-Oszillationen in zwei Subtypen vorgeschlagen: Alpha Typ 1 entspricht dabei der spontanen Alpha-Aktivität, die in entspannten Ruhephasen unspezifisch über dem gesamten Kortex verteilt auftritt. Alpha Typ 2 beschreibt jene Oszillationen, die nach dem Zerfall des globalen Alphas bei mentalen Anforderungen eher räumlich selektiv und zeitlich begrenzt in verarbeitungsrelevanten Netzwerken auftreten und von der Art der kognitiven Anforderung abhängig sind (Klimesch 1996, Basar et al. 1997). Diese Oszillationen werden mittlerweile als Ausdruck eines aktiven kognitiven Prozesses interpretiert. Niedrige Alpha-Amplituden werden dabei üblicherweise mit aktiven neuronalen Verarbeitungsprozessen in Verbindung gebracht und hochamplitudige Alpha-Oszillationen als Ausdruck einer Inhibition und „Abkopplung“ von Kortexarealen angesehen, die momentan irrelevant für die kognitive Aufgabenbewältigung sind

(Pfurtscheller 2003, Klimesch et al. 2007). Welche Bedeutung Modulationen der Alpha-Aktivität hierbei im Rahmen visueller Aufmerksamkeitsprozesse zugeschrieben wird, wurde in Kapitel 1.2 beschrieben.

Einige Studien postulieren darüber hinaus eine unter funktionellen Gesichtspunkten notwendige Unterteilung des Alpha-Bandes in drei Subbänder: Zwei untere Alpha-Bänder, „*Lower-1 Alpha*“ (IAF - 4 Hz bis IAF - 2 Hz, durchschnittlich 6-8 Hz) und „*Lower-2 Alpha*“ (IAF - 2 Hz bis IAF, durchschnittlich 8-10 Hz) sowie dem oberen Alpha-Band, „*Upper Alpha*“ (IAF bis IAF + 2 Hz, durchschnittlich 10-12 Hz) (Klimesch, Doppelmayr et al. 1998, Klimesch 1999, Babiloni et al. 2004). Dies gründet auf Untersuchungsergebnissen, die diesen einzelnen Alpha-Subbändern unterschiedliche Funktionen zuweisen: Während *Lower-1 Alpha* vor allem mit phasischer Aufmerksamkeit und *Lower-2 Alpha* mit Prozessen in Erwartung eines Stimulus in Verbindung gebracht wird, gibt es Hinweise darauf, dass *Upper Alpha* in engem Zusammenhang mit der Verarbeitung von sensorischer und semantischer Information sowie mit dem Zugriff auf das Langzeitgedächtnis steht (Klimesch 1999).

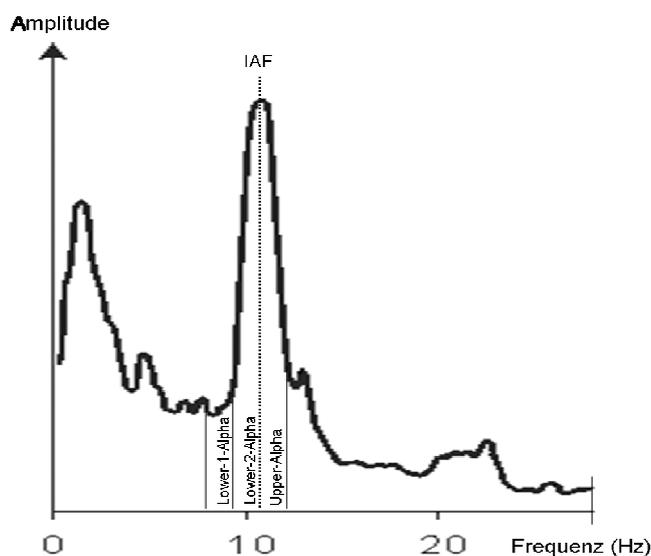


Abb. 9: Schematisches Beispielfrequenzspektrum mit individueller Alpha-Frequenz (IAF) und den drei Alpha-Subbändern.

1.3.2.4 Frequenzspezifische Analyse

Neben dem Aufzeichnen des Spontan-EEG und der Ableitung ereigniskorrelierter Potentiale (EKP) gibt es die Möglichkeit zur Analyse von ereignisbezogenen Veränderungen im Frequenzbereich.

Jeder Frequenzwert kann prinzipiell durch zwei Parameter, den Amplituden- und den Phasenwert, d.h. den momentanen Punkt innerhalb der Abfolge von positiven und negativen Auslenkungen, beschrieben werden. Untersucht man oszillatorische Aktivität in Reaktion auf einen triggernden Stimulus, lassen sich zwei Arten von Signalanteilen unterscheiden: Die so genannte *evozierte* Aktivität tritt in einer oder weniger gleich bleibenden, festen Phasen- und Latenzbeziehung zum auslösenden Reiz auf. Daher kann evozierte Aktivität durch Mittelungstechniken aus der EEG-Grundaktivität extrahiert werden. Der zweite Typ der ereignisbezogenen Aktivität, die so genannte *induzierte* Aktivität, tritt zwar ebenfalls in zeitlicher Verbindung zu einem äußeren Stimulus auf, weist dabei aber nicht notwendigerweise eine von Ereignis zu Ereignis feste Phasenbeziehung auf. Mit den üblichen Mittelungsverfahren lässt sie sich deshalb nur teilweise darstellen, da es durch die variable Phasenlage zu Auslöschungsphänomenen kommt. Induzierte Aktivität kann sichtbar gemacht werden, indem zunächst auf der Ebene der einzelnen Durchgänge unter Vernachlässigung der Phasen-Information die Aktivität einzelner Frequenz-Spektren extrahiert wird, bevor dann die Daten gemittelt werden (Bastiaansen et al. 2001).

Die postulierte funktionelle Relevanz des Alpha-Bandes im Rahmen von Aufmerksamkeitsprozessen beruht vor allem auf der Untersuchung von *induzierter*, also nicht streng phasengebundener Alpha-Aktivität (Yamagishi et al. 2005). Für das methodische Vorgehen im Rahmen einer solchen Analyse existieren viele unterschiedliche Bezeichnungen. Letztlich beschreiben alle frequenzspezifische, ereigniskorrelierte Modulationen neuronaler oszillatorischer Aktivität und unterscheiden sich teilweise hinsichtlich der Methode zur Berechnung der Frequenzwerte, teilweise aber auch nur in der Art der Normierung oder der Referenzierung gegen einen Ausgangswert vor dem triggernden Ereignis. Gebräuchliche Verfahren sind z.B. das der „*Event-related Desynchronization*“ (ERD) und „*Event-related Synchronization*“ (ERS) (Pfurtscheller und Aranibar 1977, Pfurtscheller und Lopes da Silva 1999), die sog. „*Induced Band Power*“ (IPB) (Klimesch, Russegger et al. 1998), die „*Event-related Spectral Perturbation*“ (ERSP) (Makeig

1993), die Methode der „*Temporal Spectral Evolution*“ (TSE) (Salmelin und Hari 1994), und neuere Methoden wie „*Wavelet-Analysen*“ (Li et al. 2007).

In dieser Arbeit wurde die TSE-Analyse angewendet, wie auch in anderen thematisch ähnlichen Publikationen (Worden et al. 2000, Rihs et al. 2007, Kelly, Gomez-Ramirez und Foxe 2008, Romei, Rihs et al. 2008, Rihs et al. 2009). Eine genaue Beschreibung der Vorgehensweise erfolgt in Kap. 2.5.3.

1.4 Fragestellung und Hypothesen

Wie genau das menschliche Gehirn gezielt visuelle Aufmerksamkeit auf eine bestimmte Position im Raum richtet, ist Gegenstand intensiver Forschung und noch nicht abschließend erklärt. Dass ein umschriebener Bereich des Blickfelds aus der Umgebung optisch herausgehoben und die Sensitivität für Reize an diesem Ort erhöht wird, kann prinzipiell nicht nur durch Faszilitation der Verarbeitung relevanter Reize erzielt werden, sondern auch durch Inhibition weniger relevanter Reize. Die Untersuchung synchronisierter neuronaler Aktivität im Alpha-Frequenzband lieferte Evidenz für beide Vorgänge, deren Vorhandensein bislang jedoch immer nur getrennt dargestellt werden konnte.

In dieser Arbeit wird die Hypothese aufgestellt, dass die selektive Ausrichtung visuell-räumlicher Aufmerksamkeit durch zwei entgegengesetzte Prozesse bestimmt wird, die als hemisphärenspezifische, divergierende Modulation oszillatorischer Alpha-Aktivität sichtbar werden: Zum einen in Form einer faszilitierenden Desynchronisation kontralateral zum beachteten visuellen Halbfeld und zum anderen als eine inhibitorischen Synchronisation kontralateral zum unbeachteten visuellen Halbfeld. Beide Phänomene treten eventuell, aber nicht notwendigerweise simultan auf. Die entscheidende Voraussage ist, dass die relative Asymmetrie der Alpha-Aktivität über den beiden Hemisphären vor Erscheinen eines Zielreizes die momentane Ausrichtung der Aufmerksamkeit abbildet und einen Vorhersagewert für die nachfolgende Verarbeitung des Stimulus auf Verhaltensebene hat.

Um dies zu testen, wurden die Ableitung ereigniskorrelierter oszillatorischer Alpha-Aktivität mit einer Messung von manuellen Reaktionszeiten und Entdeckungsraten für visuelle Stimuli innerhalb eines räumlichen Cueing-Paradigmas kombiniert. Um Hemisphärenasymmetrien anschaulich zu machen und eine Gegenüberstellung mit behavioralen Daten zu vereinfachen, wurden sowohl für die Alpha-Aktivität als auch für die ge-

messenen Antwortparameter Lateralisierungsindizes berechnet, in denen Seitendifferenzen in einem Wert zusammengefasst werden (genaue Berechnung siehe Kap. 2.5.4).

Im Einzelnen sollen folgende Fragestellungen beantwortet werden:

- 1.) Führt die durch einen Hinweisreiz gelenkte Ausrichtung visuell-räumlicher Aufmerksamkeit im Rahmen des verwendeten Versuchsparadigmas zu einem Verarbeitungsvorteil für attendierte Stimuli ?

Hypothese: Replikation der Ergebnisse des Posner-Paradigmas: Es lässt sich ein deutlicher perzeptueller Vorteil für Stimuli an beachteten Raumpositionen abbilden.

- 2.) Kommt es zu einer lateralisierten Modulation oszillatorischer Alpha-Aktivität je nach Richtung der Aufmerksamkeitsverlagerung (d.h. in der Phase zwischen Hinweisreiz und Zielreiz; vgl. Abb. 10) ?

Hypothese A: Es tritt eine Desynchronisation der posterioren Alpha-Aktivität *kontralateral* zur angezeigten Zielreizposition auf.

Hypothese B: Es tritt eine Synchronisation der posterioren Alpha-Aktivität *ipsilateral* zur angezeigten Zielreizposition auf.

Hypothese C: Beide Phänomene treten gleichzeitig auf.

- 3.) Hängen Reaktionszeiten und Entdeckungsraten für linke und rechte Stimuli mit einem Alpha-Lateralisierungsindex zusammen, d.h. hat die relative Ausprägung lateralisierte Alpha-Aktivität möglicherweise Einfluss auf die Verarbeitung visueller Reize im linken und rechten Gesichtsfeld ?

Hypothese: Zielstimuli werden umso effektiver verarbeitet, je deutlicher ausgeprägt die Lateralisierung der Alpha-Aktivität vor deren Auftreten ist. Dies würde z.B. für links präsentierte visuelle Reize bedeuten, dass sie umso schneller und präziser wahrgenommen werden je deutlicher die Alpha-Aktivität über der linken Hemisphäre überwiegt, d.h. je negativer der Alpha-Lateralisierungsindex ist. Der Index könnte daher als Indikator für die momentane Aufmerksamkeitslage dienen und einen Vorhersagewert für die Güte der Reizverarbeitung besitzen (vgl. Abb.10).

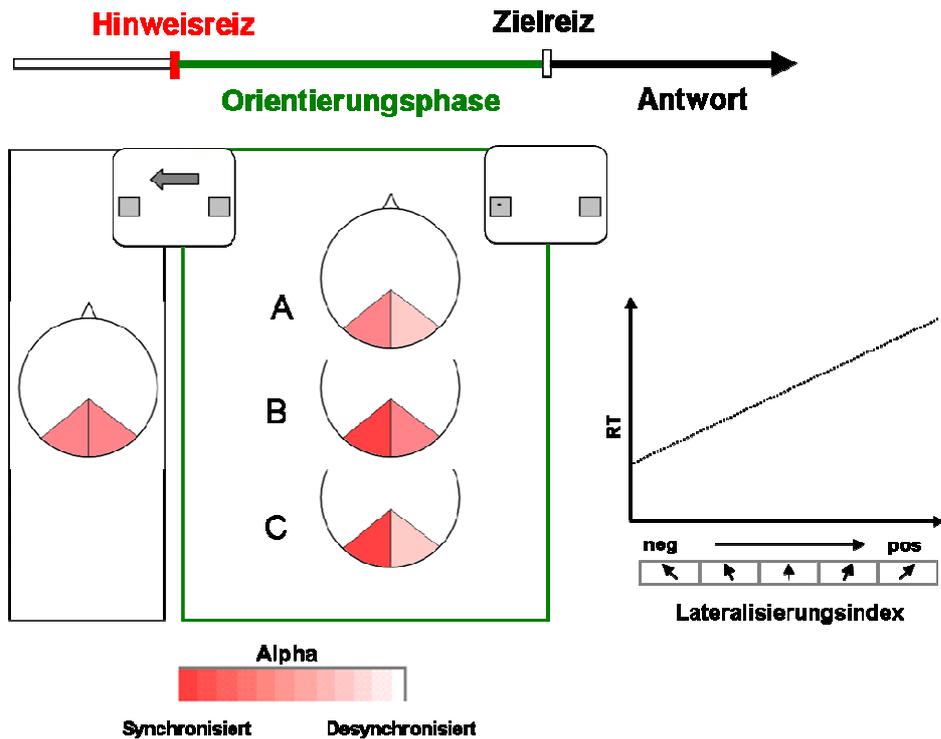


Abb. 10: Stark schematisierte Darstellung der aufgestellten Hypothesen, exemplarisch für links weisende Hinweisreize und links präsentierte Zielreize. Der Hinweisreiz führt zu einer seitendifferenten Modulation der posterioren Alpha-Aktivität, mit einem prinzipiellen Überwiegen synchronisierter Aktivität über der linken Hirnhälfte (Möglichkeiten A-C, s. Text). Diese Hemisphärendifferenz drückt sich in einem negativer werdenden Alpha-Lateralisierungsindex aus (genaue Berechnung des Index s. Kap. 2.5.4). Je negativer der Index, desto mehr wird von einer nach links ausgerichteten Aufmerksamkeitslage ausgegangen. Dementsprechend werden auf Antwortebene die schnellsten Reaktionszeiten auf linke Stimuli für die Versuchsdurchgänge mit den negativsten Index-Werten während der Orientierungsphase erwartet.

2 Material und Methoden

2.1 Versuchspersonen

Die vorliegende Studie wurde am Beth Israel Deaconess Medical Center in Boston, USA, durchgeführt. An den Experimenten nahmen 10 gesunde Probanden teil. Es handelte sich um 5 Frauen und 5 Männer im Alter von 21 bis 36 Jahren (mittleres Alter 26,2 Jahre). Nach dem Oldfield-Händigkeitsscore wurden 9 Probanden als rechtshändig und einer als ambidexter eingestuft (Oldfield 1971). Alle gaben eine normale Sehschärfe an oder trugen geeignete Korrekturgläser. Bei keiner der Versuchspersonen war eine neurologische oder psychiatrische Erkrankung bekannt. Alle Versuchspersonen wurden für ihre Teilnahme bezahlt. Sie waren naiv im Hinblick auf den Zweck der Untersuchung und gaben in Form einer Einverständniserklärung ihre Zustimmung zur Teilnahme an der Versuchsreihe. Das Versuchsprotokoll war zuvor durch die Ethikkommission (Investigational Review Board, Beth Israel Deaconess Medical Center, Boston) genehmigt worden.

Probandenzahlen zwischen 8 und 20 gelten in EEG-Studien kognitiver Prozesse als ausreichend (Worden et al. 2000, Ergenoglu et al. 2004, Kelly et al. 2006). Friston und Kollegen (Friston et al. 1999) lieferten für ähnlich niedrige Probandenzahlen bei fMRT-Untersuchungen eine statistische Begründung dafür, dass diese hinreichen, um Schlüsse auf die *typischen* Aktivierungsmuster in einer Normalpopulation (im Gegensatz zu *quantitativen* Schlüssen über Unterschiede neuronaler Verarbeitung zwischen unterschiedlichen Populationen) zu ziehen. Darüber hinaus begründet sich die statistische Aussagekraft durch die hohe Anzahl der Messwiederholungen pro Versuchsperson (vgl. Abschnitt 2.4).

2.2 Versuchsaufbau

2.2.1. EEG-Ableitung

Die elektrische Hirnaktivität der Probanden wurde über 45 nach dem internationalen 10-10 System auf der Kopfhaut angebrachten Elektroden mit einer Messrate von 200 Hz abgegriffen und digital aufgezeichnet (EEG-Apparatur hergestellt durch Ives EEG Solutions, Burlington, Ontario, Canada). Die Messpunkte wurden zuvor gereinigt und leicht angeraut. Die verwendeten Elektroden bestanden aus einem leitfähigen Plastik-Körper

mit einer inneren, dünnen Beschichtung aus Silber-Epoxid und wurden mit einer leitfähigen Paste auf der Kopfhaut befestigt. Die Daten wurden mittels einer bipolaren Montagetchnik aufgezeichnet und nachträglich mit einer aus den gemittelten Werten aller Elektroden gebildeten Durchschnittsreferenz verrechnet („*Common Average Reference*“). Ein vertikales und horizontales Elektroofokulogramm (EOG) wurde bipolar über 4 Elektroden abgeleitet, die sich ober- und unterhalb eines Auges und an den lateralen Canthi befanden. Die Impedanz betrug über allen Elektroden weniger als 10 k Ω . War der Widerstand größer, wurde die betroffene Elektrode entfernt, die Kopfhaut nochmals gereinigt und die Elektrode erneut angebracht. Entsprechend des Paradigmas (siehe Kap. 2.3) wurden vom Stimulationsrechner zwei Triggersignale ausgegeben, eines für den Hinweisreiz und eines für den Zielstimulus. Jedes Triggersignal wurde in einem eigenen Kanal zusätzlich zu den EEG- und EOG-Daten am Aufnahmegerät aufgezeichnet und gespeichert, um das Auftreten der Reize relativ zum EEG zu markieren.

2.2.2 Stimuluspräsentation und Messung der manuellen Reaktionszeit

Die visuellen Stimuli wurden auf einem 17-Zoll-Monitor mit einer Auflösung von 1024 x 786 Pixel und einer Bildwiederholfrequenz von 100 Hz bei schwacher Raumbelichtung präsentiert. Der Monitor war in einem Abstand von 28 cm mittig und auf Augenhöhe vor der Versuchsperson platziert und umfasste damit einen Sehwinkel von 88° horizontal und 66° vertikal. Mit Hilfe einer Kopf- und Kinnstütze wurde ein gleich bleibender Sehabstand während des gesamten Experimentes sichergestellt. Die visuellen Stimuli wurden mit der Software Adobe Photoshop® erstellt (Adobe Systems Inc., San Jose, USA) und mit Hilfe des Programms Psyscope (Carnegie Mellon University, Pittsburgh, USA) auf dem Bildschirm präsentiert. Der Bildschirmhintergrund war während des gesamten Versuchs homogen weiß (Rot/Grün/Blau (RGB) - Farbstufen 255:255:255), in der Bildschirmmitte befand sich ein schwarzes Fixationskreuz (RGB - Farbstufen 0:0:0) von 2,5 mm Breite (entsprechend einem Sehwinkel von 0,5°). Zu beiden Seiten des Fixationskreuzes befand sich in 12,2 cm Abstand und um 3,2 cm nach unten versetzt jeweils ein graues Quadrat (RGB-Farbstufen 155:155:155) mit einer Kantenlänge von 1,5 cm (entsprechend einem Sehwinkel von 3 x 3°). Die visuellen Stimuli wurden in der Mitte dieser Quadrate und somit mit einer Exzentrizität von 8° horizontal und 26,5° vertikal rechts und links des Fixationskreuzes präsentiert. Als Reize dienten kleine schwarze Rechtecke (RGB-Farbstufen 0:0:0), deren Größe für jede Versuchsperson individuell

aufgrund der persönlichen Reizschwelle festgesetzt wurde (siehe Versuchsablauf/Paradigma). Auditive Stimuli bestanden aus Sinustönen (Tönen mit nur einer einzigen Frequenz), die als Hinweisreiz eingesetzt wurden, und einem weißen Rauschen (Geräusch, in dem alle Frequenzen des hörbaren Bereichs mit gleich bleibender Amplitude vorhanden sind), das als Warnsignal den Beginn eines neuen Versuchsdurchgangs anzeigte. Die Lautstärke der Sinustöne wurde für jeden Probanden auf einen individuell als angenehm empfundenen Pegel eingestellt und das weiße Rauschen auf 30 % dieses Pegels gesetzt. Die Versuchspersonen trugen einen Kopfhörer, über den die Töne auf beide Ohren übertragen wurden.

Es wurden auditive anstelle der weit häufiger in Spatial-Cueing-Paradigmen eingesetzten visuellen Hinweisreize verwandt, da Desynchronisation im Alpha-Band regelhaft durch externe visuelle Reize hervorgerufen wird (Pfurtscheller et al. 1994). Daher könnten visuelle Hinweisreize zu einem Konfundierungseffekt führen. Durch den Einsatz auditiver Hinweisreize in der vorliegenden Arbeit werden potentielle Aktivitätsänderungen innerhalb Alpha-Bandes unabhängig von visueller Stimulation dargestellt.

Die manuellen Reaktionszeiten der Versuchspersonen als Antwort auf die Wahrnehmung der visuellen Reize (siehe Paradigma) wurden über Tastendruck auf einer Computertastatur aufgezeichnet. Millisekundengenaue Reaktionszeiten, korrekte und falsche Antworten wurden auf dem angeschlossenen Rechner (Power Mac, model 9600/200; Apple Computers, Cupertino, USA) durch das Programm Pscope registriert.

2.3. Paradigma

Aufgabe der Probanden war es, mit einem Tastendruck auf die Detektion visueller Stimuli zu reagieren, über deren wahrscheinlichen Erscheinungsort sie zuvor durch einen auditiven Hinweisreiz informiert worden waren. Die Versuchspersonen wurden instruiert, während der gesamten Dauer des Experimentes das in der Mitte des Bildschirms dargestellte Kreuz zu fixieren und Bewegungen des Kopfes, der Augen sowie Sakkaden zu vermeiden. Um dies zu erleichtern wurde eine Kopfstütze mit Kinnablage verwendet und die Augenbewegungen durch die Ableitung des EOG kontrolliert. Außer dem Fixationskreuz waren während des gesamten Versuchs zwei graue Quadrate auf dem Bildschirm sichtbar (s.o.). Diese befanden sich im linken und rechten unteren Gesichtsfeld

und dienten als Marker für die Position der visuellen Stimuli. Die Platzierung im unteren Gesichtsfeld wurde gewählt, da es Hinweise drauf gibt, dass das räumliche Auflösungsvermögen für Aufmerksamkeitsprozesse im unteren Gesichtsfeld höher ist als im oberen (Intriligator und Cavanagh 2001). Der Beginn eines jeden Versuchsdurchlaufs wurde durch ein auditives Warnsignal in Form von weißem Rauschen angekündigt. Das Signal wurde für die Dauer von 1400-1750 ms über die Kopfhörer eingespielt und wurde gefolgt von einem 50 ms langen ebenfalls auditiven Hinweisreiz (Sinuston). Dieser Hinweisreiz wurde randomisiert in unterschiedlichen Tonhöhen ausgegeben, entweder mit 100 Hz oder als 800 Hz-Ton. Nach einem 100 Hz-Ton war es Aufgabe der Probanden, ihre visuelle Aufmerksamkeit in das linke Gesichtsfeld zu lenken und auf dem grauen Marker-Quadrat zu konzentrieren. Der 800 Hz-Ton hingegen verlangte eine Verlagerung der Aufmerksamkeit auf den Positionsmarker im rechten Gesichtsfeld. Während dieser Aufgabe durften die Probanden keine Augen- oder Kopfbewegungen vornehmen. Nach einer Zeitspanne von 2560 ms wurde ein kleiner schwarzer Punkt als visueller Stimulus für 40 ms in der Mitte eines der grauen Quadrate eingeblendet. Dabei betrug die Wahrscheinlichkeit, dass der Stimulus auf der Seite erschien, die zuvor durch den Hinweisreiz angezeigt worden war, 66 %. Die Orientierungsphase, während der die Aufmerksamkeitsverlagerung durchgeführt werden sollte, wurde dabei bewusst lang gewählt um der Tatsache Rechnung zu tragen, dass das Versuchsparadigma zunächst die Dekodierung des auditiven Hinweisreizes verlangt, dann den Wechsel vom auditiven in den visuellen Modus und die gezielte Ausrichtung des Aufmerksamkeitsfokus, was ausreichend Zeit benötigt. Wenn die Versuchspersonen den Stimulus wahrgenommen hatten, sollten sie dieses durch einen Tastendruck auf der Computertastatur vor ihnen angeben. Unabhängig davon, ob die Richtung des Hinweisreizes mit der tatsächlichen Lokalisation des Stimulus übereinstimmte, sollte mit dem Zeigefinger der rechten Hand die Taste „B“ gedrückt werden, wenn der Zielreiz auf der linken Seite entdeckt wurde, und die Taste „M“ mit dem rechten Ringfinger, wenn ein Stimulus auf der rechten Seite wahrgenommen wurde. Dabei sollte nur auf tatsächlich gesehene Stimuli reagiert werden und keinesfalls geraten werden. Während der gesamten Zeit nach dem Hinweisreiz sollten die Probanden ihre Aufmerksamkeit auf dem jeweiligen Positionsmarker konzentrieren. 1280 ms nach dem Erscheinen des Stimulus wurde erneut ein weißes Rauschen über Kopfhörer eingespielt. Dies zeigte den Beginn eines neuen Durchlaufs an und teilte den Versuchspersonen mit, ihre Aufmerksamkeit von dem Positionsmarker zu lösen, wieder

auf das zentrale Fixationskreuz zu richten und auf einen neuen auditiven Hinweisreiz zu warten. Ein einzelner Durchlauf dauerte somit 5330-5680 ms.

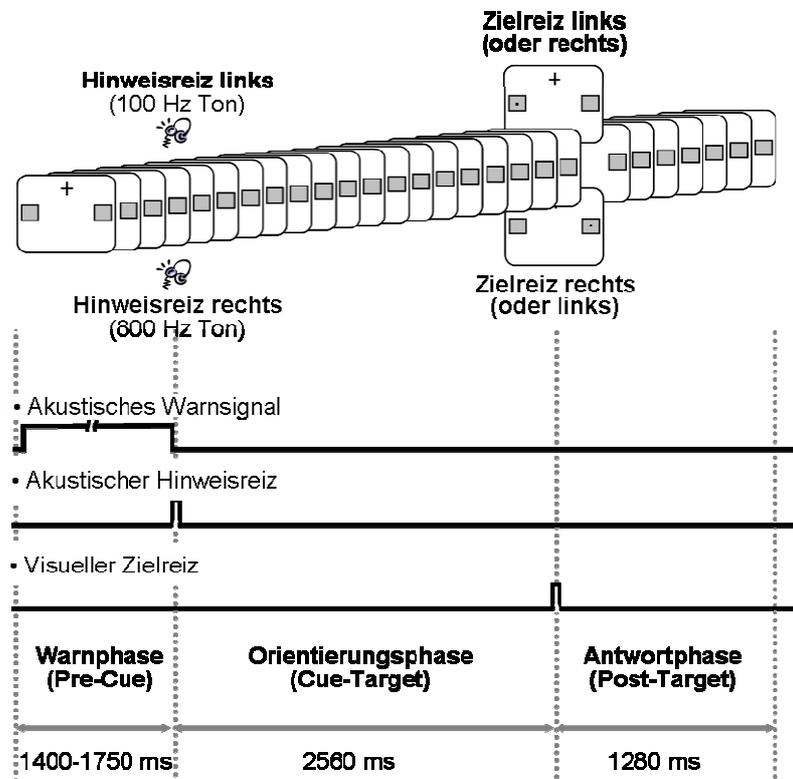


Abb. 11: Schematische Darstellung des Versuchsparadigmas

Das komplette Untersuchungsparadigma enthielt auch Hinweisreize, die die Versuchspersonen aufforderten, ihre Aufmerksamkeit gleichzeitig auf beide Positionsmarker zu richten, ebenso wie bilateral präsentierte Zielreize. Diese Konditionen sind in dieser Arbeit nicht enthalten, da sie zur Beantwortung spezifischer Fragestellungen im Rahmen einer unabhängigen Studie eingeführt wurden, in der die Auswirkung repetitiver Transkranieller Magnetstimulation (rTMS) über dem parietalen Kortex auf verschiedene Komponenten der Ausrichtung visuell-räumlicher Aufmerksamkeit getestet wurde (Thut et al. 2005).

2.4. Versuchsablauf und Bestimmung der Stimulusgröße

Das vorgestellte Paradigma wurde an zwei aufeinanderfolgenden Tagen durchgeführt. Am ersten Tag absolvierten die Versuchspersonen mehrere Trainingsdurchläufe, während derer die individuelle Stimulusanpassung vorgenommen wurde. Das tatsächliche Experiment mit der gleichzeitigen Ableitung des EEG fand am folgenden Tag statt.

Die Trainingsdurchgänge boten den Probanden die Chance, sich mit der Aufgabenstellung vertraut zu machen. Vor allem das Konzept der Verlagerung visueller Aufmerksamkeit im Raum, ohne dabei Augenbewegungen durchzuführen, musste den Versuchspersonen erläutert werden und die Ausführung der Aufmerksamkeitsverlagerung in die durch die beiden unterschiedlichen Tonhöhen der Hinweisreize vorgegebene Richtung von ihnen geübt werden. Das Vorhandensein von Augenbewegungen wurde visuell kontrolliert. Die Größe der während des Experiments verwendeten visuellen Stimuli sollte sich an der Wahrnehmungsschwelle befinden. Da diese individuell unterschiedlich ist, wurden die Trainingsdurchgänge dazu genutzt, für jeden Probanden die passenden Stimulusgrößen festzustellen (vgl. Abb. 12). Dazu führten sie die Versuchsaufgabe in drei Blöcken mit jeweils 120 Durchgängen durch, während derer fünf verschiedene Stimulusgrößen präsentiert wurden. Nach jedem Block wurde die Anzahl der jeweils wahrgenommenen Stimuli pro Größe ausgewertet und die Probanden über ihr Ergebnis informiert. Im ersten Block wurden folgende Größen verwendet (Angabe in Pixel): 1 x 1, 2 x 2, 2 x 3, 3 x 3 und 3 x 4. Ein Pixel hatte die Ausdehnung von 0,24 x 0,24 mm, entsprechend 0,05° x 0,05° Sehwinkel, bei den rechteckigen Stimuli war die längere Ausdehnung auf der Horizontalen angeordnet. Diese Größen mussten in den nachfolgenden Blöcken bei zwei der zehn Probanden angepasst werden, da der größte Stimulus in weniger als 85 % gesehen worden war. Dieser sollte jedoch sicher oberhalb der Sehschwelle liegen und in nahezu 100 % wahrgenommen werden. Die maximalen verwendeten Stimulusgrößen bei diesen beiden Personen betragen 4 x 4 bzw. 5 x 5 Pixel. Aufgrund der Ergebnisse wurden für jeden Probanden zwei nebeneinander liegende Stimulusgrößen (T1, T2) im Bereich der Sehschwelle ausgewählt. Im Mittel betrug die Größe für T1 2,1 x 2,4 Pixel (0,1 x 0,12°), der Durchschnittswert für T2 war 2,4 x 3,1 Pixel (0,12 x 0,16°).

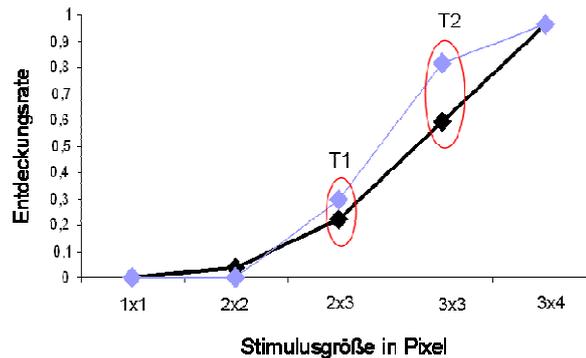


Abb. 12: Exemplarische Bestimmung der individuellen Stimulusgröße (Proband GT). Dargestellt sind die Entdeckungsraten für linke (schwarze Linie) und rechte (blaue Linie) Stimuli für die fünf verwendeten Stimulusgrößen. T1 und T2 (rot markiert) liegen im Bereich der Sehschwelle und wurden für die Versuchsdurchgänge ausgewählt.

Vor der Durchführung des Experiments am nächsten Tag wurden den Versuchspersonen noch einmal alle für die korrekte Durchführung wichtigen Punkte erläutert. Vermehrtes Blinzeln sollte unterlassen werden, um Artefakte in der EEG-Ableitung zu vermeiden. Augenbewegungen wurden wiederum visuell und zusätzlich über das abgeleitete EOG kontrolliert. Außerdem wurde erklärt, dass aufgrund der Sehschwellennähe der Stimuli wahrscheinlich nicht in jedem Durchgang tatsächlich ein Reiz entdeckt werde. Von geratenen Antworten sollte dennoch auf jeden Fall abgesehen werden. Der Tastendruck als Antwort auf gesehene Stimuli sollte so schnell aber auch so korrekt wie möglich nach deren Wahrnehmung abgegeben werden.

Während der Sitzung führten die Probanden die Versuchsaufgabe in insgesamt 288 Durchgängen durch, verteilt auf vier Blöcke mit jeweils 72 Durchgängen. Zwischen den einzelnen Blöcken gab es eine Pause von einer Minute, so dass die gesamte Messzeit ungefähr 30 Minuten betrug.

2.5. Datenbearbeitung und statistische Analyse

2.5.1 Vorverarbeitung der EEG- und Verhaltens- Daten

Die EEG-Daten wurden von der Aufnahmesoftware kontinuierlich mit einer Abtastfrequenz von 200 Hz am Aufnahmerechner gespeichert. Innerhalb des Programms Neuroscan (Scan 4.2., Neuroscan, Herndon, VA, USA) wurden die aufgezeichneten Triggerpunkte (Hinweisreiz und Stimulus) markiert. Nach der Aufnahme wurden dann die zur Analyse vorgesehenen einzelnen Versuchsdurchgänge zu Episoden von 5120 ms

Länge (1024 Zeitabschnitte á 5 ms) zurechtgeschnitten. Sie enthielten: 1280 ms vor dem Hinweisreiz (Warnphase), 2560 ms Intervall zwischen Hinweisreiz und Stimulus (Orientierungsphase), und 1280 ms nach Auftreten des Stimulus (Antwortphase). Anschließend wurden die bipolar aufgenommenen Daten mit einer aus dem Mittelwert aller Elektroden gebildeten Referenz verrechnet und nach visueller Kontrolle Durchgänge mit starker Artefaktbildung oder im EOG sichtbaren Augenbewegungen verworfen. Die Verhaltensdaten wurden durch den Stimulationsrechner aufgezeichnet. Folgende Daten wurden in codierter Form gespeichert: Richtungsvorgabe des Hinweisreizes, Lokalisation des Stimulus; bei Wahrnehmung des Stimulus: gedrückte Antworttaste, Reaktionszeiten. Durchgänge mit Reaktionszeiten, die außerhalb des Bereiches der zweifache Standardabweichung vom Mittelwert des Probanden lagen, wurden nicht in die weitere Analyse mit einbezogen, um Ausreißerwerte zu eliminieren.

2.5.2 Feststellen der individuellen Alpha-Frequenz

Aufgrund der interindividuellen Unterschiede in der Ausdehnung des Alpha-Frequenzbandes wurde vor einer weiteren Analyse der Daten für jede Versuchsperson die individuelle Alpha-Frequenz (IAF) bestimmt. Mit Hilfe einer Fourier-Analyse wurde für jeden Probanden die individuelle Frequenzverteilung innerhalb des aufgenommenen EEG ermittelt („Fast Fourier-Transformation“ (FFT)-Algorithmus der Neuroscan-Software). Diese Berechnung beruht auf der Annahme, dass jeder Zeitbereich des Original-Signals aus einer korrespondierenden Summe von Sinus- und Cosinus-Funktionen besteht, die jeweils durch einen Frequenz- und einen Amplitudenwert gekennzeichnet sind. Durch die Fourier-Analyse wird ermittelt, welche Frequenzen an der jeweiligen Elektrodenposition mit welchem Anteil in einem Signal von bestimmter Zeitdauer enthalten sind. Das Signal wird also von der zeitlichen Ebene in die Frequenzebene konvertiert. In einem Koordinatensystem wird auf der Abszisse die Frequenz und auf der Ordinate die Leistung in Mikrovolt angegeben.

Für unseren Datensatz wurden die individuellen Frequenzspektren aus den Ableitungen der posterioren Elektroden (parietal -P-, parieto-okzipital -PO- und okzipital -O) bestimmt, da in diesem Bereich Alpha-Oszillationen besonders deutlich ausgeprägt sind. Die Berechnungen wurden für den Zeitraum vor Auftreten des Hinweisreizes (1280 ms, Warnphase) durchgeführt, da die Alpha-Frequenz in weitgehendem Ruhezustand und

unverändert durch Korrelate der Signalverarbeitung nach Reizpräsentation ermittelt werden sollte. Eine FFT-Analyse wurde für jeden Durchgang einzeln mit einer Frequenzauflösung von 0,781 Hz vorgenommen und die Ergebnisse dann über sämtliche Durchgänge der Versuchsperson gemittelt. Der innerhalb des so dargestellten Spektrums abgrenzbare Gipfel im Alpha-Bereich wurde als IAF bezeichnet und als Ankerpunkt für die weitere Analyse benutzt. Das individuelle Alpha-Frequenzband wurde dann festgelegt als der Bereich, der 4 Hz unterhalb bis 2 Hz oberhalb der IAF umfasst. Im Mittel lag die IAF unserer Probanden bei 11,8 Hz (± 0.36 Hz Standardfehler), entsprechend reichte das untersuchte Frequenzband durchschnittlich von 7,8 bis 13,8 Hz. Dieses Fenster entspricht annähernd den in anderen Studien verwendeten Frequenzbändern: 8-14 Hz bei Worden et al. (2000), 8-13,5 Hz bei Kelly et al. (2006) und 6,89-14,31 Hz im Falle von Sauseng et al. (2005).

Um der Möglichkeit Rechnung zu tragen, dass eventuelle Effekte der Versuchsaufgabe in einem der beschriebenen Alpha-Subbänder besonders deutlich in Erscheinung treten, wurden sämtliche weitergehenden Analysen zunächst für jedes der drei Subbänder (*Lower-1 Alpha*, *Lower-2 Alpha*, *Upper Alpha*, s. Kap. 1.3.2.3) getrennt durchgeführt. Es zeigt sich allerdings, dass diese Aufteilung keinerlei Einfluss auf die Ergebnisse hatte und sich die Subbänder nicht wesentlich unterschieden. Ähnliches wurde auch in anderen Studien festgestellt, in denen die Alpha-Aktivität im Rahmen antizipatorischer visueller Aufmerksamkeit untersucht wurde (Bastiaansen et al. 2002, Sauseng et al. 2005). Daher werden im Folgenden nur die Ergebnisse vorgestellt, die auf der Analyse des gesamten individuellen Alpha-Bandes beruhen.

2.5.3 Berechnung der oszillatorischen Alpha-Aktivität und Festlegung der *Regions of Interest* (ROIs)

Um eine Veränderung der oszillatorischen Alpha-Aktivität während der Durchführung unserer Versuchsaufgabe zu erfassen, untersuchten wir die Veränderung der Amplitudenhöhe innerhalb der individuellen Alpha-Frequenz im Zeitverlauf jedes Durchgangs des Experiments. Dazu wurde mit leichten Abwandlungen die Methode der „*Temporal Spectral Evolution*“ (TSE, Salmelin und Hari 1994) angewandt, mit der eine ereignisbezogene De- bzw. Synchronisation im Alpha-Band dargestellt werden kann. Mit Hilfe der

Neuroscan-Software wurden die Berechnungen über jeder Elektrodenposition und für jede der beiden Reizkonditionen (Hinweisreiz links/rechts) durchgeführt.

Folgende Schritte wurden dabei für jede Versuchsperson durchlaufen (vgl. auch Abb.13):

- 1) Filterung der EEG-Rohdaten eines jeden Durchgangs innerhalb des individuell bestimmten Alpha-Frequenz-Bereichs
- 2) Rektifizierung („Gleichrichtung“, positive Werte bleiben unverändert, negative Werte werden in positive Werte des gleichen Betrags umgewandelt)
- 3) Beschneidung um 180 ms an Anfang und Ende einer Epoche um Filter-Artefakte zu eliminieren
- 4) Glättung der Daten durch Mittelung über jeweils 20 aufeinanderfolgende Zeitabschnitte (100 ms)
- 5) Mittelung über alle Versuchsdurchgänge

Ergebnis ist die Darstellung des Amplitudenverlaufs innerhalb des individuellen Alpha-Bandes als eine Funktion der Zeit, so dass Vorgänge im zeitlichen Zusammenhang mit dem Erscheinen des Hinweisreizes und des visuellen Stimulus sichtbar gemacht werden können.

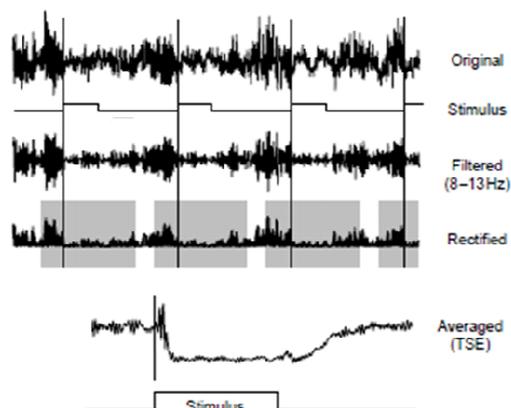


Abb. 13: Beispielhafte, graphische Darstellung der Berechnungsschritte der TSE-Methode. Grau unterlegte Flächen kennzeichnen die einzelnen Epochen, über die die Daten im letzten Schritt gemittelt wurden. Modifiziert nach Hari und Salmelin (1997).

Einige andere häufig angewandte Methoden, um ereignisbezogene Vorgänge in bestimmten EEG-Frequenzbändern darzustellen, arbeiten mit quadrierten Amplituden (sog. Bandleistung, „Power“, Angabe in μV^2) anstelle der absoluten Werte (Pfurtscheller

und da Silva 1999). Vorteil der unquadrierten, absoluten Amplitudenwerte ist, dass sie dieselbe Einheit (μV) haben wie die Ausgangsdaten, leichter mit ihnen verglichen werden können und zu einer besseren Visualisierung in einer graphischen Darstellung führen (Salmelin und Hari 1994).

Nach Berechnung des Alpha-Amplitudenverlaufs über allen Elektroden wurden für die weitere Analyse definierte Elektroden-Gruppen, sog. „*Regions of Interest*“ (ROIs), festgelegt. Hierfür wurden die Elektroden ausgewählt, die in der visuellen Begutachtung die stärkste an den Hinweisreiz gebundene Veränderung im Alpha-Amplitudenverlauf zeigten (links: P5, P7, PO7; rechts P6, P8, PO8, vgl. Kap. 3.2.3). Für weitere Berechnungen wurden dann die Daten innerhalb der beiden ROIs gemittelt.

2.5.4 Lateralisierungsindizes

Aus den Amplitudenverläufen über den ausgewählten Elektroden wurde ein Alpha-Lateralisierungsindex nach der folgenden Formel berechnet:

$$\text{Index } \alpha = \alpha (\text{rechte ROI}) - \alpha (\text{linke ROI}) / \text{Mittelwert } \alpha (\text{linke} + \text{rechte ROI})$$

Dieser Index ist negativ, wenn die Alpha-Aktivität vergleichsweise stärker über der linken Hemisphäre ausgeprägt ist ($\alpha \text{ links} > \alpha \text{ rechts}$) und wird positiv, wenn die Alpha-Aktivität über der rechten Hemisphäre vorherrschend ist ($\alpha \text{ rechts} > \alpha \text{ links}$).

Aus den Verhaltensdaten wurden Indizes für Reaktionszeit („*Reaction Time*“, RT) und Entdeckungsrate („*Detection Rate*“, DR) mit Hilfe der folgenden Formeln errechnet:

$$\text{Index RT} = \text{RT (linke Stimuli)} - \text{RT (rechte Stimuli)} / \text{mittlere RT (linke} + \text{rechte Stimuli)}$$

$$\text{Index DR} = \text{DR (rechte Stimuli)} - \text{DR (linke Stimuli)} / \text{mittlere DR (linke} + \text{rechte Stimuli)}$$

Diese Formeln führen zu negativen Werten bei einem Vorteil für die Verarbeitung von Stimuli aus dem linken Halbfeld gegenüber Stimuli aus dem rechten Halbfeld und zu positiven Werten bei dem entgegengesetzten Muster.

2.5.5 Statistische Analyse

Nach Bearbeitung lagen alle ermittelten Parameter als Dateien des Tabellenkalkulationsprogrammes Excel 2003 vor. Die statistische Auswertung der Daten erfolgte mit dem Statistikprogramm SPSS 11.0 (SPSS Inc., USA).

Zunächst wurden die Voraussetzungen für eine parametrische Auswertung (Normalverteilung und Varianzenhomogenität) der Daten untersucht. Mit Hilfe des Kolmogorov-Smirnov-Tests konnte für alle Bedingungen und untersuchten Parameter die Normalverteilungsannahme bestätigt werden. Ein Rückgriff auf nichtparametrische Verfahren war deshalb nicht erforderlich. Bei einer Verletzung der Sphärizitätsannahme wurde eine Huynh-Feldt-Korrektur durchgeführt. Die angegebenen Signifikanzniveaus entsprechen in diesen Fällen den nach Huynh-Feldt korrigierten Werten für Messwiederholungsdesigns.

Die Analyse der Effekte des Hinweisreizes auf das Antwortverhalten (RT und DR) erfolgte mittels einer zweifaktoriellen Varianzanalyse (ANOVA) mit Messwiederholung mit den Faktoren Hinweisreizrichtung (links vs. rechts) und Stimulusposition (links vs. rechts). Post-hoc wurden paarweise Einzelvergleiche durchgeführt.

Zur Bestimmung der Effekte des Hinweisreizes auf die Alpha-Band-Aktivität und Analyse ihres zeitlichen Auftretens wurden für den Alpha-Amplitudenverlauf über den beiden Hemisphären und den Alpha-Lateralisierungsindex dreifaktorielle ANOVAs mit Messwiederholung gerechnet. Die Faktoren dabei waren Hinweisreizrichtung (links vs rechts), Hemisphäre (ROI links vs ROI rechts), und Zeitintervall, letzteres unterteilt in folgende vier Stufen:

- 1) Phase vor Hinweisreiz (*Pre-Cue*, -1100 bis 0 ms vor Hinweisreiz)
- 2) Erster Abschnitt zwischen Hinweisreiz und Stimulus (*Cue-Target 1*, 0 bis + 1300 ms nach Hinweisreiz)
- 3) Zweiter Abschnitt zwischen Hinweisreiz und Stimulus (*Cue-Target 2*, + 1300 bis + 2600 ms nach Hinweisreiz)
- 4) Post-Stimulus-Phase (*Post-Target*, 0 bis + 1100 ms nach Stimulus)

Um Zusammenhänge zwischen einer seitendifferent ausgeprägten Alpha-Aktivität vor Stimuluspräsentation und dem folgenden Antwortverhalten darzustellen, wurden zunächst die Daten für den Alpha-Lateralisierungsindex für beide Hinweisreizkonditionen über drei Zeitfenster gemittelt dargestellt (eines vor dem Hinweisreiz und zwei zwischen Hinweisreiz und Stimulus, s.o.) und ebenso die Lateralisierungsindizes für Reaktionszeit und Entdeckungsrate für beide Richtungen des Hinweisreizes getrennt dargestellt. Vergleiche zwischen den Reizkonditionen erfolgten mit einfachen und gepaarten T-Tests.

Nach der allgemeinen Analyse von Seitenasymmetrien in Alpha-Aktivität und Antwortverhalten sollte der Zusammenhang zwischen dem Alpha-Lateralisierungsindex vor Reizeintritt und der anschließenden Reizverarbeitung auf der Ebene der einzelnen Versuchsdurchgänge („*trial-by-trial*“) untersucht werden. Dazu wurde der Lateralisierungsindex im Zeitverlauf jedes Trials berechnet. Anschließend wurden die Index-Mittelwerte aus der zweiten Hälfte des Intervalls zwischen Hinweisreiz und Stimulus (*Cue-Target 2*) dazu benutzt, die einzelnen Trials für jede Versuchsperson in ansteigender Reihenfolge zu sortieren. Danach wurden die sortierten Daten in fünf Index-Gruppen zusammengefasst, so dass sich in Gruppe 1 die 20 % Trials mit den niedrigsten Index-Werten (Alpha-Aktivität im Hemisphärenvergleich am deutlichsten links ausgeprägt) befanden und Gruppe 5 die 20 % Trials mit den höchsten Index-Werten (Alpha-Aktivität am stärksten rechts ausgeprägt) enthielt. Inwiefern das Antwortverhalten von der Ausprägung der Alpha-Aktivität vor Stimuluspräsentation abhängt, wurde mittels einer zweifaktoriellen ANOVA mit Messwiederholung untersucht (Faktoren Indexgruppe und Stimulusposition), in der die Index-Gruppen als unabhängige und die dazugehörigen Antwortparameter (RT, DR) als abhängige Variable fungierten. Da ein linearer Zusammenhang zwischen den Index-Werten vor Reizpräsentation und den korrespondierenden Verhaltensparametern vermutet wurde, wurden darüber hinaus polynomiale lineare Kontrastanalysen durchgeführt.

3 Ergebnisse

3.1 Bestimmung der individuellen Stimulusgröße / Trainingsdurchgänge

Wie im Methodenteil beschrieben wurden am Vortag des Experiments die Probanden mit dem Versuchsparadigma vertraut gemacht und gleichzeitig die geeignete, an der individuellen Wahrnehmungsschwelle orientierte Stimulusgröße für jede Versuchsperson bestimmt.

Abbildung 14 stellt die gemessenen Entdeckungsraten für die verschiedenen Stimulusgrößen während des letzten Trainingsdurchgangs dar:

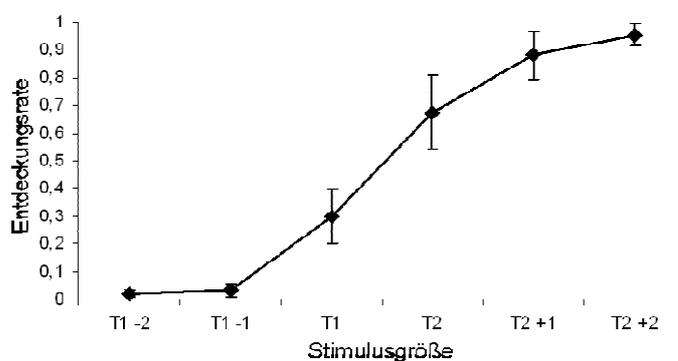


Abb. 14: Entdeckungsraten für die verschiedenen verwendeten Stimulusgrößen. Dargestellt sind Mittelwerte aller Probanden und aller Stimulusbedingungen mit Standardfehler. Um die individuell verschiedenen Stimulusgrößen vergleichbar zu machen, wird nicht die absolute Anzahl der Pixel pro Stimulus angegeben, sondern die beiden letztlich ausgewählten, am Schwellenwert befindlichen Stimuli mit T1 und T2 bezeichnet und die Größe der darüber und darunter liegenden Stimuli auf diese bezogen (+/- Pixelanzahl).

Die Anzahl der wahrgenommenen Stimuli erhöhte sich von beinahe Null für die kleinsten der dargebotenen, unter-schwelligeren Reize signifikant auf nahezu 100 % im Fall der größten präsentierten Rechtecke ($F = 745,7$; $p < 0,0001$). Dies zeigt deutlich, dass die Probanden die Instruktionen korrekt befolgten und nur dann die Antworttaste betätigten, wenn sie auch tatsächlich einen Stimulus wahrgenommen hatten.

Gemittelt über alle Stimulusgrößen zeigte die statistische Analyse der *Entdeckungsraten* mit einer zweifaktoriellen ANOVA mit Messwiederholung mit den Faktoren Hinweisreizrichtung und Zielreizposition eine signifikante Interaktion dieser beiden Faktoren ($F_{(1,9)} = 9,36$; $p = 0,014$). Es wurden signifikant mehr der rechts präsentierten Stimuli wahrgenommen, wenn der vorausgehende Hinweisreiz ebenfalls die rechte Position vorgegeben hatte (Im Folgenden immer Mittelwert \pm Standardfehler; $0,53 \pm 0,07$ DR), als wenn der Hinweisreiz die Aufmerksamkeit in das linke Gesichtsfeld gelenkt hatte ($0,40 \pm 0,06$

DR; $F_{(1,9)} = 5,1$; $p = 0,05$). Ebenso ergab sich ein Vorteil für die Entdeckung linker Stimuli nach entsprechender Vorgabe des Hinweisreizes ($0,60 \pm 0,05$ DR) im Vergleich zu vorausgehender verlangter Orientierung nach rechts ($0,52 \pm 0,06$ DR; $F_{(1,9)} = 4,2$; $p = 0,07$). Valide Hinweisreize führten also zu gesteigerten Entdeckungsraten.

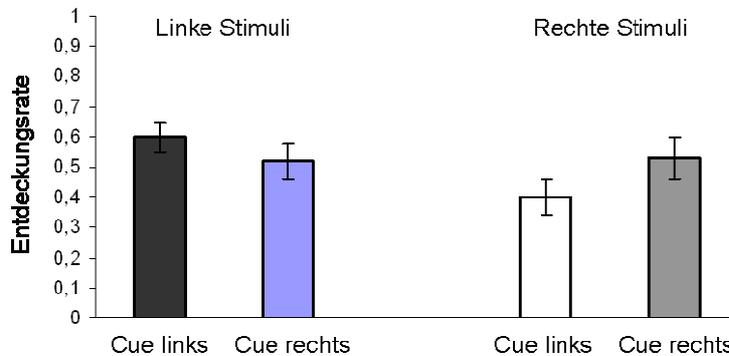


Abb. 15: Entdeckungsraten, dargestellt als Gruppenmittelwerte mit Standardfehler, getrennt für die verschiedenen Hinweisreiz (Cue)- und Zielreizkonditionen.

Werden die Daten beider Hinweisreizkonditionen zusammengenommen, zeigt sich ein Trend in Richtung einer generell begünstigten Detektion von Stimuli in der linken Gesichtshälfte verglichen mit rechten Stimuli ($0,56 \pm 0,05$ vs. $0,47 \pm 0,06$ DR, ANOVA-Haupteffekt des Faktors Zielreizposition $F_{(1,9)} = 4,14$; $p = 0,072$).

Reaktionszeiten auf rechte und linke Zielreize waren ebenfalls signifikant abhängig von der Richtung des Hinweisreizes, auch in diesem Fall ergab sich in der ANOVA eine Interaktion der Faktoren Hinweisreizrichtung und Zielreizposition ($F_{(1,9)} = 41,12$; $p < 0,0001$). Die Antworten auf rechte Stimuli erfolgten schneller nach rechts weisendem (482 ± 23 ms) als nach links weisendem Hinweisreiz (596 ± 38 ms; $F_{(1,9)} = 10,62$; $p = 0,01$). Reaktionszeiten auf linke Stimuli waren kürzer nach vorausgegangenem linken Hinweisreiz ($443 \pm 17,8$ ms) und länger nach rechtem Hinweisreiz (574 ± 24 ms, $F_{(1,9)} = 66,16$; $p < 0,0001$).

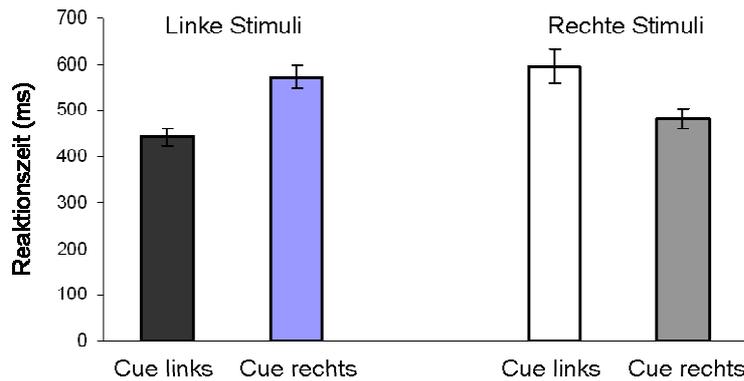


Abb. 16: Reaktionszeiten, dargestellt als Gruppenmittelwerte mit Standardfehler, getrennt für die verschiedenen Hinweisreiz (Cue)- und Zielreizkonditionen.

Auch hier zeigten die Versuchspersonen einen allgemeinen Vorteil hinsichtlich der Verarbeitung links präsentierter Stimuli, die Reaktionszeiten auf linke Stimuli waren unabhängig vom Hinweisreiz generell schneller als die auf rechte Stimuli (508 ± 18 ms vs. 539 ± 24 ms; ANOVA-Haupteffekt des Faktors Zielreizposition $F_{(1,9)} = 4,56$; $p = 0,061$).

3.2 Versuchsdurchgänge

3.2.1 Effekte des Hinweisreizes auf Entdeckungsraten und Reaktionszeiten

Wie beschrieben wurden während des eigentlichen Versuchsdurchganges zwei an der Wahrnehmungsschwelle liegende Stimuli präsentiert, T1 und T2, deren Größe für jede Versuchsperson zuvor individuell austitriert wurde. Gemittelt über alle vier Versuchskonditionen betrug die Entdeckungsraten für die kleineren Stimuli 0,32 DR und für die größeren 0,69 DR, dies ergab einen Gesamtdurchschnitt von 0,505 DR. Diese Werte liegen nahe an denen während der Trainingsdurchgänge gemessenen. Ebenso ließen sich die oben gezeigten Auswirkungen des Hinweisreizes auf das Antwortverhalten der Versuchspersonen reproduzieren:

Die Verarbeitung der Zielreize an den beiden möglichen Präsentationsorten wurde signifikant beeinflusst durch die Richtung des Hinweisreizes, sowohl auf der Ebene der Entdeckungsraten (zweifaktorielle ANOVA mit Messwiederholung, Interaktion Hinweisreizrichtung x Zielreizposition $F_{(1,9)} = 13,3$; $p = 0,005$) als auch bezogen auf die Reaktionszeiten (Interaktion Hinweisreizrichtung x Zielreizposition $F_{(1,9)} = 20,5$; $p = 0,001$).

Die *Entdeckungsraten* für linke Stimuli waren höher nach vorausgegangenem links als rechts weisendem Hinweisreizen ($0,62 \pm 0,06$ vs. $0,5 \pm 0,07$ DR, $F_{(1,9)} = 6,8$; $p = 0,028$),

umgekehrt verhielt es sich mit den rechten Stimuli ($0,51 \pm 0,05$ vs. $0,36 \pm 0,007$ DR; $F_{(1,9)} = 11,1$, $p = 0,0009$).

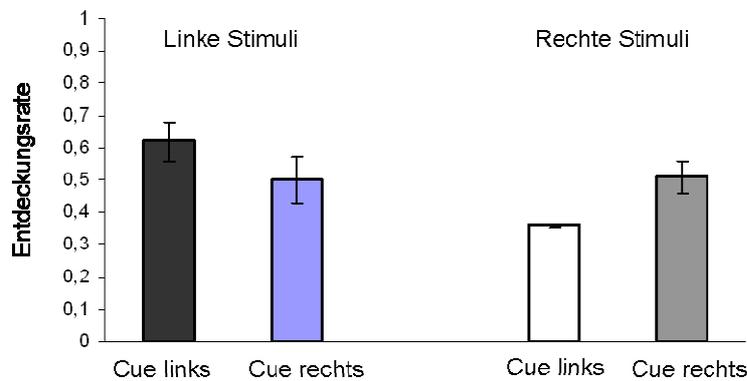


Abb. 17: Entdeckungsrate, dargestellt als Gruppenmittelwerte mit Standardfehler, getrennt für die verschiedenen Hinweisreiz (Cue)- und Zielreizkonditionen.

Analog hierzu waren die *Reaktionszeiten* auf linke Stimuli nach vorausgegangener Orientierung durch den Hinweisreiz nach links schneller als nach verlangter Aufmerksamkeitsverlagerung nach rechts (461 ± 16 ms vs. 585 ± 33 ms; $F_{(1,9)} = 12,6$; $p = 0,0006$); eine Antwort auf rechte Stimuli erfolgte schneller, wenn der Hinweisreiz die rechte Zielreizposition angegeben hatte, im Vergleich zu Lenkung in das linke Gesichtsfeld (506 ± 25 ms vs. 643 ± 27 ms; $F_{(1,9)} = 19,6$; $p = 0,0002$).

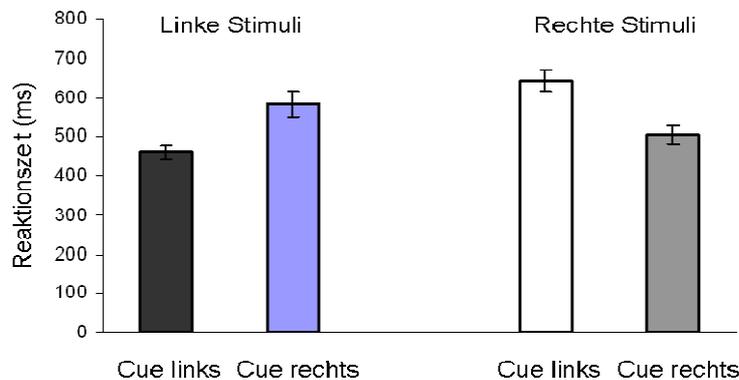


Abb. 18: Reaktionszeiten, dargestellt als Gruppenmittelwerte mit Standardfehler, getrennt für die verschiedenen Hinweisreiz (Cue) - und Zielreizkonditionen.

Auch während der experimentellen Durchgänge zeigten sich sehr niedrige Fehlalarm-Raten an den angezeigten Stimulus-Positionen: Nach einem links weisendem Hinweisreiz betrug die Rate der fälschlich angegebenen links gesehen Stimuli 0,04 DR; nach rechts weisenden Hinweisreizen wurde mit einer Frequenz von 0,02 DR von den Ver-

suchspersonen statt eines präsentierten linken Zielreizes inkorrekt die Detektion eines rechten Stimulus angezeigt.

3.2.2 Reizverarbeitung: Linkes vs. rechtes Gesichtsfeld

Ebenso wie im Verlauf der Trainingsdurchgänge wurde auch während der experimentellen Sitzungen eine Tendenz zu einer generell höheren Entdeckungsrate von linken gegenüber rechten Stimuli beobachtet ($0,56 \pm 0,06$ vs. $0,44 \pm 0,06$ DR; Haupteffekt des ANOVA-Faktors Zielreizposition: $F_{(1,9)} = 3,34$; $p = 0,097$), die Reaktionszeiten auf linke Stimuli waren signifikant schneller als die auf rechte (523 ± 18 ms vs. 575 ± 21 ms; $F_{(1,9)} = 8,4$; $p = 0,018$).

Der Verarbeitungsvorteil für linke gegenüber rechten Zielreizen zeigt sich verstärkt, wenn das Antwortverhalten nach Hinweisreizkonditionen getrennt betrachtet wird: In den Durchgängen mit vorausgehenden links weisenden Hinweisreizen wurden linke Stimuli häufiger und schneller wahrgenommen als rechte (Entdeckungsraten: $0,62 \pm 0,06$ vs. $0,36 \pm 0,07$ DR, $F_{(1,9)} = 14,16$, $p = 0,004$; Reaktionszeiten: 461 ± 16 ms vs. 643 ± 27 ms; $F_{(1,9)} = 48,8$, $p < 0,0001$). In den Durchgängen mit rechts weisenden Hinweisreizen verkehrte sich dies nicht in einen Vorteil für rechts präsentierte Zielreize, sondern führte lediglich zu einer Neutralisierung der Links-Präferenz und ähnlichem Antwortverhalten auf linke und rechte Stimuli (Entdeckungsraten: $0,5 \pm 0,07$ vs. $0,51 \pm 0,05$ DR, $F_{(1,9)} = 0,01$, Unterschied nicht signifikant; Reaktionszeiten: 585 ± 33 ms vs. 506 ± 25 ms, $F_{(1,9)} = 3,7$, Unterschied nicht signifikant).

Zusammengefasst ergab die Analyse der Verhaltensdaten eine durch die Probanden korrekt durchgeführte Aufgabenstellung, deutliche perzeptive Verarbeitungsgewinne nach validen Hinweisreizen und einen allgemeinen Verarbeitungsvorteil für das linke visuelle Halbfeld.

3.2.3 Effekte des Hinweisreizes auf die Alpha-Band Aktivität

Wie im Methodenteil (2.5.3) beschrieben, wurde der zeitliche Amplitudenverlauf innerhalb des individuell bestimmtes Alpha-Frequenzbandes berechnet, dann Mittelwerte für die beiden Hinweisreizkonditionen (links und rechts) gebildet und geeignete ROIs für die weitere Analyse ausgewählt.

Bei einer Mittelung der Werte aller Versuchspersonen („Grand-Mean“-Werte) zeigten sich in der visuellen Begutachtung der Alpha-Amplitudenverläufe die stärksten Effekte des Hinweisreizes über den parieto-okzipitalen Elektroden (siehe Abbildung 19). Pro Hemisphäre wurden drei symmetrisch angeordnete Elektroden aus diesem Gebiet als ROI ausgewählt (links: P5, P7, PO7; rechts P6, P8, PO8).

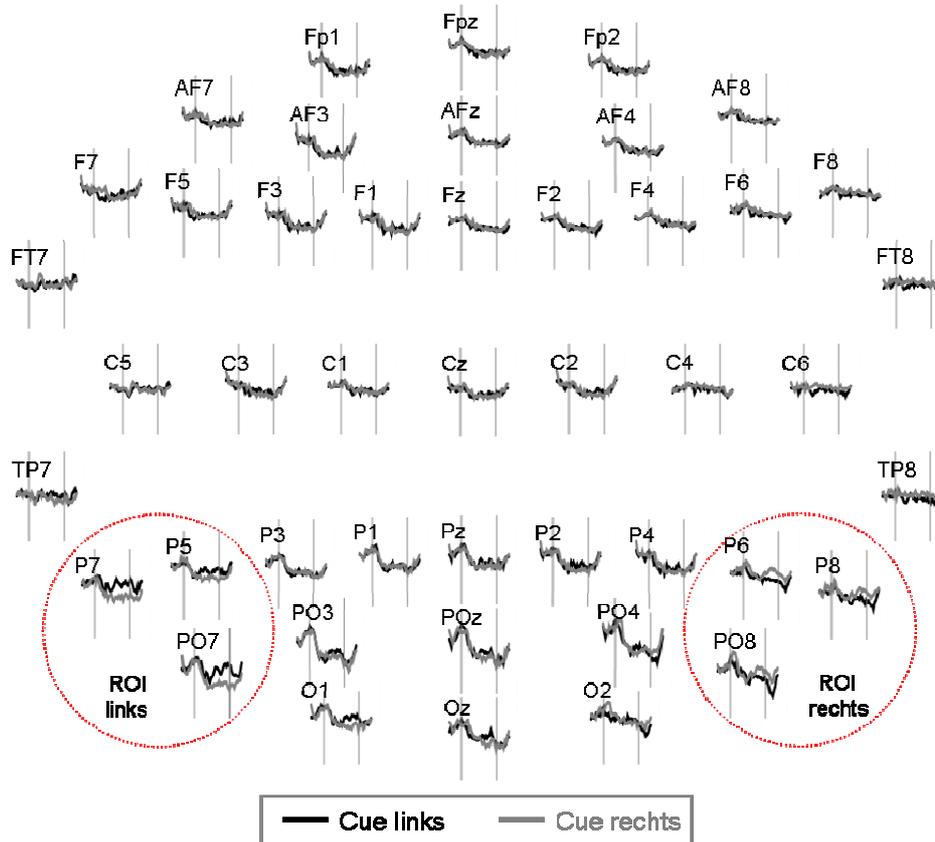


Abb. 19: Zeitverlauf der oszillatorischen Alpha-Aktivität über allen Elektroden. Die erste senkrechte graue Markierung zeigt den Zeitpunkt des Hinweisreizes an, die zweite Markierung kennzeichnet das Erscheinen des Zielreizes. Daten gemittelt über alle Probanden und Versuchsdurchgänge, getrennt für beide Hinweisreizbedingungen (Cue nach links in schwarz, Cue nach rechts in grau dargestellt). Als ROI ausgewählte Elektroden sind rot umrandet, sie zeigen visuell die ausgeprägteste Divergenz der Alpha-Amplitudenverläufe nach Hinweisreizpräsentation.

Alpha-Amplituden

Die Daten zeigen eine von der Richtung des Hinweisreizes abhängige, zwischen den beiden Hemisphären differierende Modulation der Alpha-Band-Aktivität zu spezifischen Zeitpunkten der Versuchsdurchgänge (ANOVA, 3-fach Interaktion der Faktoren Hinweisreizrichtung x Hemisphäre x Zeitintervall: $F_{(1,9)} = 3,7$, $p = 0,02$).

Tabelle 1 zeigt die statistische Auswertung der Interaktion zwischen Hinweisreiz und Hemisphäre getrennt für die vier gewählten Zeitintervalle (vgl. Kap. 2.5.5).

Tab.1: F- und P-Werte für die ANOVA-2-fach-Interaktion Hinweisreiz x Hemisphäre, berechnet für die vier definierten Zeitabschnitt (mit ①-④ benannt), * bezeichnet signifikante Werte ($p < 0,05$), ‡ kennzeichnet einen Trend

Zeitintervall	Interaktion Hinweisreiz x Hemisphäre	
	F _(1,9)	p
① Pre-Cue	0,4	0,54
② Cue-Target 1	5,8	0,040 *
③ Cue-Target 2	5,5	0,044 *
④ Post-Target	3,5	0,095 ‡

Es zeigten sich signifikante Werte für die beiden Zeitabschnitte zwischen Hinweisreiz und Zielreiz (*Cue-Target 1* und *Cue-Target 2*), d.h. nach Präsentation des Hinweisreizes kommt es, je nach dessen Richtung, zu unterschiedlichen Veränderungen über rechter und linker Gehirnhälfte. Dass es sich bei der Modulation um eine Auswirkung des Hinweisreizes handelt, zeigt die Tatsache, dass sich für das Zeitintervall vor dessen Auftreten keine Signifikanz ergibt; nach Erscheinen des Zielreizes bilden sich die Hemisphärenunterschiede noch als Trend ab (s. Tabelle).

Abbildung 20 zeigt den Zeitverlauf der Alpha-Aktivität über der linken und rechten ROI:

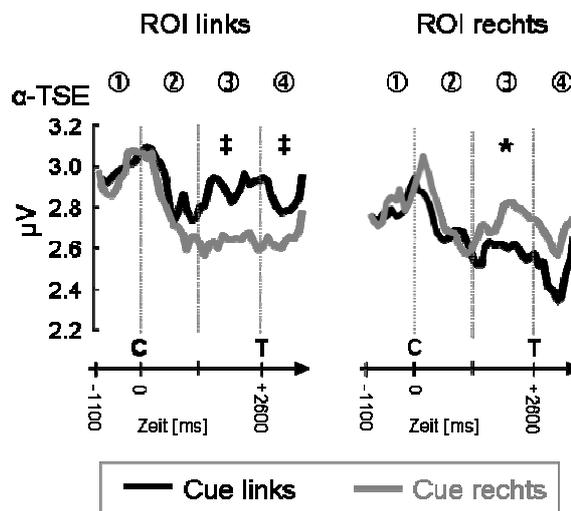


Abb. 20: Alpha-Amplitude im Zeitverlauf, Werte gemittelt über alle Probanden und Versuchsdurchgänge. Dargestellt sind beide Hinweisreiz-Konditionen getrennt für rechte und linke ROI (Cue nach links in schwarz, Cue nach rechts in grau dargestellt). Die vier Zeitintervalle sind mit ①-④ bezeichnet, C (Cue) markiert das Auftreten des Hinweisreizes, T (Target) die Präsentation des Zielreizes. * kennzeichnet Zeitabschnitte mit einem signifikanten Unterschied zwischen den Hinweisreizkonditionen ($p < 0,05$), ‡ zeigt einen Trend an.

Die Alpha-Amplitudenwerte liegen über den beiden ROIs für Durchgänge mit Hinweisreizrichtung kontralateral zu der jeweiligen Hemisphäre niedriger als für Durchgänge mit einer geforderten Aufmerksamkeitsverschiebung in das ipsilaterale Halbfeld. Dieser visuell deutlich hervortretende Effekt ist jedoch statistisch nur schwach signifikant, wie Tabelle 2 zeigt:

Tab. 2: Alpha-Amplitudenmittelwerte beider Hinweisreizkonditionen (Cue L/ Cue R) im Zeitverlauf, dargestellt für linke und rechte ROI getrennt. F- und P-Werte geben Ergebnisse eines Vergleiches dieser Mittelwerte an (einfaktorielle ANOVA mit Messwiederholung). * bezeichnet signifikante Werte ($p < 0,05$), ‡ kennzeichnet einen Trend

Zeitintervall	ROI links				ROI rechts			
	α Cue L	α Cue R	$F_{(1,9)}$	p	α Cue L	α Cue R	$F_{(1,9)}$	p
①Pre-Cue	2,98	2,96	0,5	0,51	2,80	2,81	0,2	0,60
②Cue-Target 1	2,89	2,78	2,6	0,14	2,72	2,77	2,0	0,18
③Cue-Target 2	2,90	2,63	3,5	0,09 ‡	2,59	2,76	8,5	0,017 *
④Post-Target	2,85	2,65	3,9	0,08 ‡	2,49	2,69	2,8	0,13

Über der rechten ROI ergab sich ein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Hinweisreizkonditionen nur für den zweiten Abschnitt der Periode zwischen Hinweis- und Zielreiz (*Cue-Target 2*), im Falle der linken ROI zeigte sich zu keinem Zeitpunkt eine signifikante Differenz, lediglich ein Trend zu niedrigeren Alpha-Werten nach rechts weisendem Hinweisreiz für die Zeitintervalle vor und nach Auftreten des Zielreizes.

Um eventuell gleichzeitig ablaufende, gegensinnige Veränderungen über den beiden Hemisphären zu untersuchen, wurden die Amplitudenverläufe über beiden ROI auch getrennt nach Hinweisreizkonditionen untersucht:

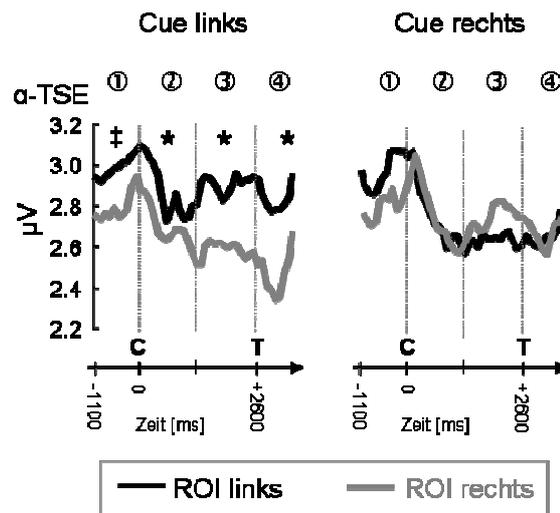


Abb. 21: Alpha-Amplitude im Zeitverlauf, Werte gemittelt über alle Probanden und Versuchsdurchgänge. Dargestellt sind die ROIs der rechten und linken Hemisphäre getrennt für beide Hinweisreizkonditionen (ROI links in schwarz, ROI rechts in grau dargestellt). Die vier Zeitintervalle sind mit ①-④ bezeichnet, C (Cue) markiert das Auftreten des Hinweisreizes, T (Target) die Präsentation des Zielreizes. * kennzeichnet Zeitabschnitte mit einem signifikanten Unterschied zwischen den Hinweisreizkonditionen ($p < 0,05$), ‡ zeigt einen Trend an.

Wenn die Versuchspersonen ihre Aufmerksamkeit nach links verlagern sollten, zeigten sich ab Auftreten des Hinweisreizes signifikant niedrigere Alpha-Amplitudenwerte über der rechten als über der linken Hemisphäre. Für Versuchsdurchgänge mit einem nach rechts weisenden Hinweisreiz ergab sich keine signifikante Differenz zwischen den Hemisphären.

Tab. 3: Alpha-Amplitudenmittelwerte über der linken und rechten Hemisphäre (ROI L/ROI R) im Zeitverlauf, dargestellt für beide Hinweisreizkonditionen getrennt. F- und P-Werte geben Ergebnisse eines Vergleiches dieser Mittelwerte an (einfaktorielle ANOVA mit Messwiederholung). * bezeichnet signifikante Werte ($p < 0,05$), ‡ kennzeichnet einen Trend

Zeitintervall	Cue links				Cue rechts			
	α ROI L	α ROI R	$F_{(1,9)}$	p	α ROI L	α ROI R	$F_{(1,9)}$	p
① Pre-Cue	2,98	2,80	4,2	0,07 ‡	2,96	2,81	2,5	0,15
② Cue-Target 1	2,89	2,72	5,1	0,05 *	2,78	2,77	0,01	0,95
③ Cue-Target 2	2,90	2,59	33,6	0,003 *	2,63	2,76	0,44	0,52
④ Post-Target	2,85	2,49	30,6	<0,001*	2,65	2,69	0,05	0,83

Diese Asymmetrie zwischen links- und rechtsgerichteter Aufmerksamkeitsverschiebung trat auf, obwohl für beide Orientierungsrichtungen nach Auftreten des Hinweisreizes eine signifikante Amplitudenverminderung über der Hemisphäre kontralateral zum attendierten Hemifeld zu registrieren war (Vergleich zwischen Zeitintervall 1 und Zeitintervall 3; ROI L/ Cue R: $F_{(1,9)} = 5,3$, $p = 0,046$; ROI R/ Cue L: $F_{(1,9)} = 5,5$, $p = 0,044$). Erklärt werden kann dies durch eine ungleichen Ausprägung der Alpha-Aktivität über der beiden Hemisphären bereits vor Erscheinen des Hinweisreizes, die sich ebenfalls in den Analysen zeigte: Es ergab sich ein Trend für eine niedrigere Basis-Aktivität im Alpha-Band über der rechten Hemisphäre verglichen mit der linken Hemisphäre (Zeitintervall 1, Vergleich ROI L/ROI R, Mittelwert beider Hinweisreizkonditionen: $F_{(1,9)} = 3,5$; $p = 0,09$). Bei Orientierung nach links verstärkte sich diese vorbestehende Differenz, Aufmerksamkeitsverlagerung nach rechts führte jedoch zu einer Angleichung der Werte über den beiden Hemisphären (s.o.).

Lateralisierungs-Index

Um den beschriebenen unterschiedlichen Ausgangslagen der Alpha-Aktivität und gegensinnig verlaufende Veränderungen über beiden Hirnhälften in den weiteren Analysen gerecht zu werden, wurde ein Lateralisierungs-Index errechnet, der die relative Ausprägung der Alpha-Aktivität über den untersuchten ROI in einem Wert vereinigt (Vorgehen s. Kap. 2.5.4). Dieser Lateralisierungs-Index zeigte signifikant unterschiedliche Werte für die beiden Hinweisreiz-Konditionen, abhängig vom Zeitpunkt der Versuchsdurchgänge (ANOVA, 2-fach Interaktion der Faktoren Hinweisreizrichtung x Zeitintervall: $F_{(1,9)} = 6,7$, $p = 0,0016$).

Abbildung 22 zeigt die Indexwerte für beide Hinweisreizkonditionen im Zeitverlauf:

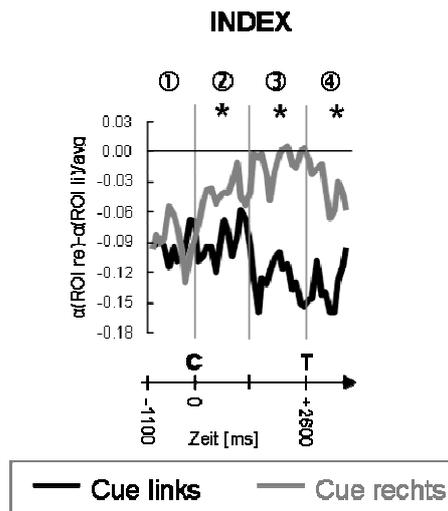


Abb. 22: Indexwerte im Zeitverlauf, Cue nach links in schwarz, Cue nach rechts in grau dargestellt. Werte gemittelt über alle Probanden und Versuchsdurchgänge. Die vier Zeitintervalle sind mit ①-④ bezeichnet, C (Cue) markiert das Auftreten des Hinweisreizes, T (Target) die Präsentation des Zielreizes. * kennzeichnet Zeitabschnitte mit einem signifikanten Unterschied zwischen den Hinweisreizkonditionen ($p < 0,05$).

Tabelle 4 zeigt die statistische Auswertung der Haupteffekte des Faktors „Hinweisreizrichtung“ für die vier Zeitintervalle des Experiments:

Tab. 4: Alpha-Indexmittelwerte beider Hinweisreizkonditionen (Cue L/ Cue R) im Zeitverlauf, dargestellt für linke und rechte ROI getrennt. F- und P-Werte geben Ergebnisse eines Vergleiches dieser Mittelwerte an (einfaktorielle ANOVA mit Messwiederholung). * bezeichnet signifikante Werte ($p < 0,05$).

Zeitintervall	Haupteffekt Cue			
	α -Index Cue L	α -Index Cue R	F _(1,9)	p
① Pre-Cue	-0,093	-0,087	0,08	0,8
② Cue-Target 1	-0,089	-0,042	5,8	0,039 *
③ Cue-Target 2	-0,127	-0,009	12,6	0,006 *
④ Post-Target	-0,134	-0,035	5,6	0,042 *

Zu Beginn der Versuchsdurchläufe unterschieden sich die Indexwerte der Versuchsdurchgänge nicht voneinander, nach Auftreten des Hinweisreizes und entsprechender Orientierung der Versuchspersonen zeigten sich jedoch für Durchgänge mit Aufmerksamkeitsausrichtung nach links signifikant negativere Index-Werte als für Durchgänge mit rechts weisenden Hinweisreizen. Dies bedeutet, dass nach links weisenden Hinweis-

reizen die Alpha-Aktivität relativ geringer über der linken Hemisphäre ausgeprägt ist und nach rechts weisenden Hinweisreizen die Alpha-Aktivität über der rechten Hirnhälfte überwiegt. Dieser Effekt ist am stärksten in der zweiten Hälfte des Zeitraumes zwischen Hinweis- und Zielreiz, direkt vor Erscheinen des attendierten Stimulus und hält auch nach dessen Auftreten an.

Auffallend ist, dass die Index-Werte sich durchweg im negativen Bereich befinden, d.h. die Alpha-Amplitudenwerte sind durchgängig niedriger über der rechten Hemisphäre als über der linken, was sich bei linksgerichteter Aufmerksamkeit noch verstärkt und bei Orientierung nach rechts lediglich zu einer relativen Angleichung zwischen den Hirnhälften führt (Index-Werte laufen gegen Null).

Zusammengefasst führte der Hinweisreiz zu richtungsabhängigen Veränderungen der oszillatorischen Alpha-Aktivität. Diese aufmerksamkeitsbedingte Modulation bestand in einer Abnahme der Alpha-Aktivität unterschiedlicher Ausprägung, welche sich maximal über der kontralateral zur Hinweisreizrichtung gelegenen Hemisphäre abbildete. Der Alpha-Lateralisierungsindex zeigte darüber hinaus eine durchgängig stärker ausgeprägte Alpha-Aktivität über der linken Hemisphäre. Die hier gezeigten Ergebnisse deuten folglich auf eine generell asymmetrische Aufmerksamkeitslage hin, die das linke Gesichtsfeld bevorzugt, was in Einklang steht mit dem zuvor beschriebenen Verarbeitungsvorteil für linksplatzierte Stimuli.

3.2.4 Alpha-Band-Aktivität vs. Verhalten: Lateralisierungsindizes

Um den Zusammenhang zwischen der Alpha-Aktivität und Reizverarbeitung zu illustrieren, werden in Abbildung 23 der Alpha-Lateralisierungsindex in seiner zeitlichen Entwicklung vor Auftreten des Zielreizes und die aus den Verhaltensdaten (RT, DR) ermittelten behavioralen Lateralisierungsindizes gegenübergestellt (Berechnung s. Kap 2.5.4).

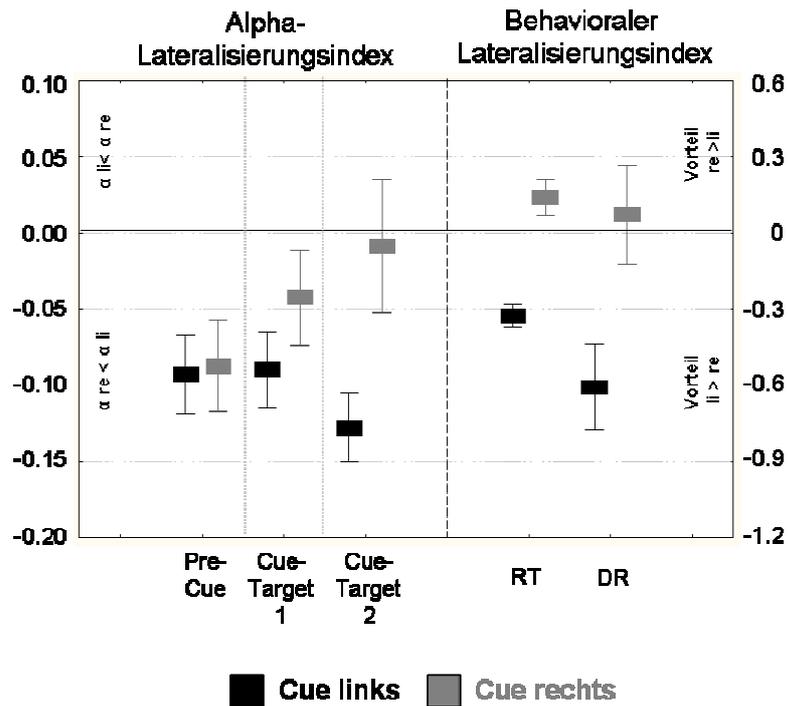


Abb. 23: Gegenüberstellung von Alpha-Lateralisierungsindex und behavioralem Lateralisierungsindex, getrennt für beider Hinweisreizkonditionen (Cue links in schwarz, Cue rechts in grau dargestellt) und mit Angabe der Standardfehler. Der linke Teil der Abbildung zeigt die Entwicklung des Alpha-Lateralisierungsindex im Zeitverlauf, abgebildet sind Gruppenmittelwerte für das Zeitfenster vor (*Pre-Cue*) und zwei Intervalle nach dem Hinweisreiz (*Cue-Target 1 und 2*). Der rechte Abbildungsteil zeigt die seitendifferente Zielreizverarbeitung in Form der Reaktionszeit (RT) und der Entdeckungsrate (DR). Zu beachten ist die unterschiedliche Skalierung der Y-Achse für Alpha- und behaviorale Lateralisierungsindizes.

Wie die graphische Darstellung illustriert, stimmen die behavioralen Lateralisierungsindizes in ihrem Ausprägungsmuster mit der Alpha-Lateralisierung direkt vor Zielreiz-Präsentation überein. Die negativen Indexwerte für RT und DR in Durchgängen mit links weisendem Hinweisreiz dokumentieren den klaren Verarbeitungsvorteil für links präsentierte Stimuli, konform hierzu liegen die Alpha-Index-Werte für diese Kondition ebenso stark im negativen Bereich ($\alpha_{\text{rechts}} < \alpha_{\text{links}}$). Für Durchgänge mit geforderter Orientierung nach rechts ergeben sich für RT und DR Indexwerte nahe Null, was eine fast symmetrische Verarbeitung der Zielreize ohne Bevorzugung eines bestimmten visuellen Halbfeldes darstellt. Auch die korrespondierenden Alpha-Index Werte für diese Hinweisreizkondition laufen vor Zielstimulus-Präsentation auf Null zu ($\alpha_{\text{rechts}} = \alpha_{\text{links}}$).

Weitere statistische Überlegungen untermauern diesen Zusammenhang: Wenn man die Alpha-Index-Werte im Zeitverlauf der Versuchsdurchgänge betrachtet, so fällt auf, dass initial kein Unterschied zwischen den Index-Werten für beide Hinweisreizkonditionen besteht (*Pre-Cue*, $F_{(1,9)} = 0,08$, nicht signifikant), sich die Werte aber bis zum Auftreten

des Zielreizes signifikant auseinanderbewegen (*Cue-Target 2*, $F_{(1,9)} = 12,6$, $p = 0,006$, s.o.) Auch die behavioralen Indizes unterscheiden sich signifikant zwischen den beiden Hinweisreizkonditionen, auch hier liegen die Werte für die links gerichteten Hinweisreize deutlich negativer als für die rechts gerichteten (RT: $F_{(1,9)} = 23,2$, $p < 0,001$; DR: $F_{(1,9)} = 20,4$, $p = 0,001$). Mittels einfacher T-Test wurden die Index-Werte hinsichtlich ihrer Abweichung vom Nullwert verglichen: Vor dem Hinweisreiz unterscheiden sich die Alpha-Index-Werte für beide Konditionen signifikant von Null (*Pre-Cue*, Cue L: $t = -3,5$, $p = 0,006$; Cue R: $t = -2,9$, $p = 0,01$). Danach jedoch divergieren die Index-Werte und entfernen sich im Falle der linken Hinweisreizkondition weiter von Null (*Cue-Target 2*, $t = -5,8$, $p = 0,0003$) für die rechte Hinweisreizkondition kommt es jedoch zu einer Angleichung an den Nullwert (*Cue-Target 2*, $t = -0,2$, nicht signifikant). Analog hierzu sind auch die behavioralen Indizes für die linke Hinweisreizkondition signifikant abweichend von Null (RT: $t = -7,6$, $p < 0,0001$; DR: $t = -3,7$, $p = 0,005$), nicht jedoch für die rechte Hinweisreizkondition (RT: $t = 2,0$, DR: $t = 0,4$, jeweils nicht signifikant).

Die Lateralisierung der Alpha-Aktivität vor Zielreizpräsentation entspricht für beide Hinweisreizkonditionen exakt dem darauf folgenden ebenfalls lateralisierten Verarbeitungsmuster für die dargebotenen Stimuli. Dies weist auf einen engen Zusammenhang zwischen lateralisierter Alpha-Aktivität über parieto-okzipitalen Hirnarealen und der Ausrichtung visuo-spatialer Aufmerksamkeit hin.

3.2.5 Alpha-Band-Aktivität vs. Verhalten: „*trial-by-trial*“

Um die postulierte Verbindung zwischen Alpha-Band-Aktivität vor Zielreizpräsentation und konsekutiver Stimulusverarbeitung weiter zu prüfen, wurde untersucht ob die Lateralisierung der Alpha-Aktivität einen prädiktiven Wert für Güte der Erkennungsleistung (messbar in Reaktionszeit und Entdeckungsrate) auf der Ebene der einzelnen Versuchsdurchgänge („*trial-by-trial*“) besitzt.

Ausgehend von den oben vorgestellten Ergebnissen wurde erwartet, dass die Versuchsdurchgänge mit den negativsten Index-Werten vor Zielreizpräsentation (α rechts $<$ α links) einhergehen würden mit den schnellsten Reaktionszeiten und höchsten Entdeckungsraten für linke Zielstimuli und dass dieser Verarbeitungsvorteil graduell über die Versuchsdurchgänge mit weniger negativen oder positiven Index-Werten (α links \leq α

rechts) abnehmen würde. Für rechtspräsentierte Stimuli wurde ein umgekehrtes Muster angenommen.

Wie in Kap.2.5.5 beschrieben wurden die Versuchsdurchgänge hierzu hinsichtlich ihrer Lateralisierungsindexwerte in der zweiten Hälfte des Intervalls zwischen Hinweisreiz und Stimulus (*Cue-Target 2*) ansteigend sortiert und in fünf Indexgruppen zusammengefasst. Indexgruppe 1 enthielt also die 20 % Versuchsdurchgänge mit den niedrigsten Indexwerten, Indexgruppe 5 die 20% mit den höchsten Indexwerten. Jede Indexgruppe umfasste 30-32 Versuchsdurchgänge pro Versuchsperson, verteilt auf zwei Hinweisreiz- bzw. Zielreizkonditionen.

Abbildung 24 zeigt die Verteilung der Indexwerte über die fünf Gruppen:

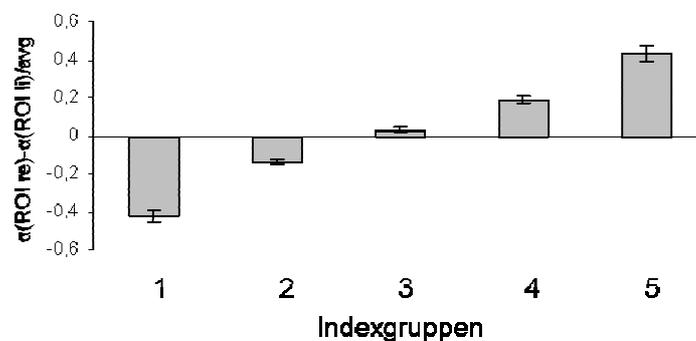


Abb. 24: Gruppenmittelwerte des Lateralisierungsindex direkt vor Zielreizpräsentation (Intervall Cue-Target 2) mit Standardfehlern. Ansteigende Sortierung und Bildung von fünf Indexgruppen (Einzelheiten siehe Text).

Reaktionszeiten

Es zeigte sich ein signifikanter Zusammenhang zwischen der Reaktionsgeschwindigkeit auf rechte und linke Stimuli und der relativen Ausprägung des Alpha-Lateralisierungsindex (vgl. Abb. 25). Eine zweifaktorielle ANOVA mit Messwiederholung mit den Faktoren Stimulusposition (rechts und links) und Indexgruppe (fünf Stufen) zeigte eine signifikante Interaktion dieser Faktoren ($F_{(4,36)} = 3,64$; $p = 0,014$). Für einen Haupteffekt des Faktors Stimulusposition zeigte sich ein Trend ($F_{(1,9)} = 4,12$; $p = 0,07$), jedoch kein signifikanter Einfluss des Faktors Indexgruppe ($F_{(1,9)} = 6,53$; $p = 0,12$).

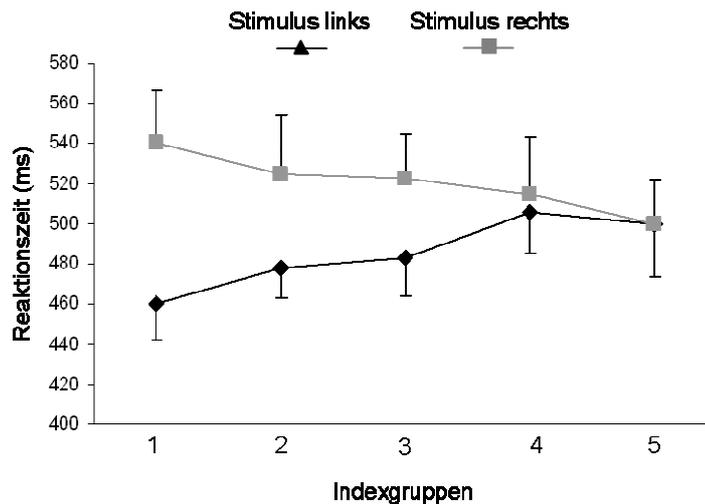


Abb. 25: Manuelle Reaktionszeiten auf linke (schwarze Linie) und rechte Stimuli (graue Linie) in den fünf Indexgruppen. Dargestellt sind Gruppenmittelwerte mit Standardfehler.

Die Reaktionszeiten auf links präsentierte Stimuli stiegen von Indexgruppe 1 bis Indexgruppe 5, also von den Versuchsdurchgängen mit den negativsten bis zu den mit den positivsten Alpha-Indexwerten, graduell an. In einer post-hoc durchgeführten polynomialen Kontrastanalyse zeigte sich diesbezüglich ein linearer Trend ($F_{(1,9)} = 6,3$, $p = 0,03$). Für die Reaktionszeiten auf rechte Zielreize zeigte sich eine graduelle Abnahme der Reaktionszeiten über die fünf Indexgruppen, auch in diesem Fall bildete sich in der polynomialen Kontrastanalyse ein linearer Trend ab ($F_{(1,9)} = 5,0$, $p = 0,05$). Auch in dieser Darstellung fällt auf, dass die Reaktionszeiten auf linke Stimuli generell schneller sind als auf rechte.

Entdeckungsraten

Es zeigte sich kein signifikanter Zusammenhang zwischen den Entdeckungsraten für rechte und linke Stimuli und der relativen Ausprägung des Alpha-Lateralisierungsindex (vgl. Abb. 26). Eine zweifaktorielle ANOVA mit Messwiederholung mit den Faktoren Stimulusposition (rechts und links) und Indexgruppe (fünf Stufen) ergab zwar einen signifikanten Effekt des Faktors Stimulusposition ($F_{(1,9)} = 7,5$, $p = 0,02$), dieser ist jedoch darauf zurückzuführen, dass über alle Indexgruppen hinweg die Entdeckungsrate für linke Stimuli höher liegt als für rechte. Es zeigte sich kein signifikanter Einfluss des Faktors Indexgruppe ($F_{(1,9)} = 1,1$, nicht signifikant) und auch keine signifikante Interaktion der beiden Faktoren ($F_{(4,36)} = 2,1$, nicht signifikant).

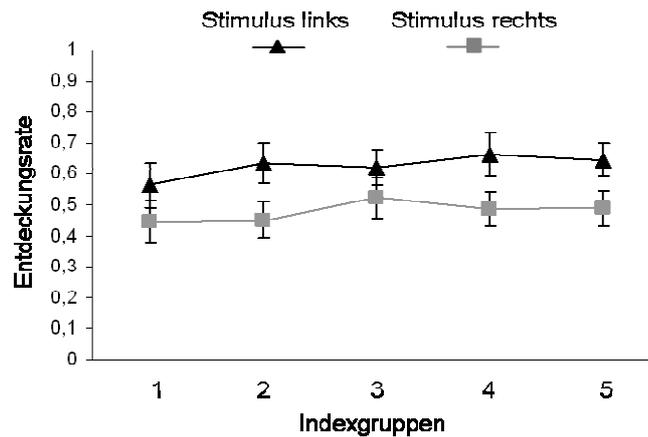


Abb. 26: Entdeckungsrate für (schwarze Linie) und rechte Stimuli (graue Linie) in den fünf Indexgruppen. Dargestellt sind Gruppenmittelwerte mit Standardfehler.

Hinweisreize

Schließlich wurde als letzter Test untersucht, inwiefern ein Zusammenhang zwischen der Lateralisierung der Alpha-Aktivität kurz vor Erscheinen des Zielreizes und der Richtung des vorausgegangenen Hinweisreizes besteht. Hierzu wurde der prozentuale Anteil der Versuchsdurchgänge mit links oder rechts weisenden Hinweisreize pro Indexgruppe berechnet.

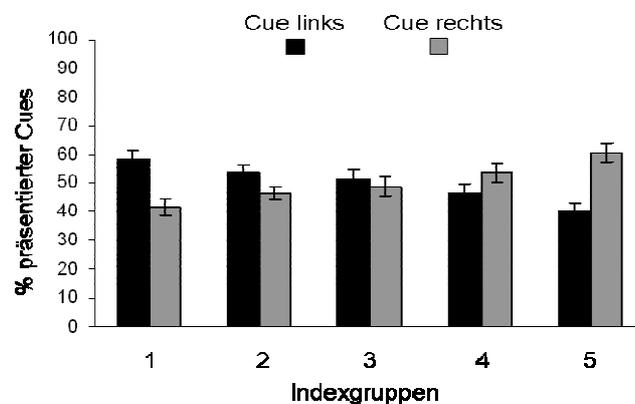


Abb. 27: Prozentualer Anteil der beiden Hinweisreizkonditionen (Cue links in schwarz, Cue rechts in grau dargestellt) an den Versuchsdurchgängen in den fünf Indexgruppen. Abgebildet sind Gruppenmittelwerte mit Standardfehlern.

Diese Darstellung der Hinweisreizverteilung als eine Funktion der Alpha-Aktivität vor Zielreizpräsentation bietet auch Informationen über die Genauigkeit, mit der das Maß des Alpha-Lateralisierungsindex eine Klassifikation der Versuchsdurchgänge nach der Richtung des vorausgegangenen Hinweisreizes erlaubt.

Es bildete sich hier eine Klassifikationsgenauigkeit von ~ 60 % für die Indexgruppen 1 und 5 ab, also die Gruppen mit den jeweils negativsten bzw. positivsten Alpha-Index-Werten (Indexgruppe 1: $58,4 \pm 3,04$ %; Indexgruppe 5: $60,4 \pm 3,15$ %).

Die Gesamt-Klassifikationsgenauigkeit, abgeleitet aus der Einordnung der Durchgänge mit linken und rechten Hinweisreizen durch Alpha-Index-Werte unter- bzw. oberhalb des Medians betrug $55,6 \pm 1,28$ % für Durchgänge mit linken Hinweisreizen und $56,0 \pm 1,55$ % für Durchgänge mit rechten Hinweisreizen. Die Klassifikation der Durchgänge nach Hinweisreizrichtung basierend auf der lateralisierten Alpha-Aktivität wich hiermit signifikant von einer rein zufälligen Verteilung ab (Ein-Stichproben-t-Test gegen 50 %; linke Hinweisreize: $t = 4,58$, $p = 0,0026$; rechte Hinweisreize: $t = 4,03$, $p = 0,006$; jeweils Bonferroni-korrigiert).

Abbildung 27 erlaubt weitere Schlüsse auf die Beziehung von Alpha-Index und Hinweisreizrichtung: Wenn der Alpha-Index in seiner Ausprägung in einem gewissen Maße von der Richtung des Hinweisreizes abhängt und daher durch die Ausrichtung visuell-räumlicher Aufmerksamkeit bestimmt wird, dann sollten Versuchsdurchgänge mit den negativsten Indexwerten (Ausdruck einer Aufmerksamkeitsverlagerung nach links) relativ häufiger einen vorausgegangenen linken Hinweisreiz aufweisen, und Durchgänge mit positiven/weniger negativen Indexwerten (Ausdruck einer Aufmerksamkeitsverlagerung nach rechts) sollten häufiger solche mit der Hinweisreizrichtung rechts sein.

Diese Annahme wird durch die vorliegenden Daten bestätigt, die eine von der Hinweisreizrichtung abhängende Verteilung der Versuchsdurchgänge auf die fünf Indexgruppen anzeigt: Eine zweifaktorielle ANOVA mit Messwiederholung mit den Faktoren Hinweisreizrichtung (rechts und links) und Indexgruppe (fünf Stufen) ergab eine signifikante Interaktion dieser Faktoren ($F_{(4,36)} = 4,9$; $p = 0,003$). Für die einzelnen Faktoren zeigten sich keine signifikanten Haupteffekte.

Die Anzahl der Durchgänge mit linken Hinweisreizen nahm von Indexgruppe 1 bis Indexgruppe 5 kontinuierlich ab, eine post-hoc durchgeführte polynomiale Kontrastanalyse ergab hierfür einen linearen Trend ($F_{(1,9)} = 22,4$, $p = 0,001$). Die Zahl der Durchgänge mit rechten Hinweisreizen wiederum nahm über die Indexgruppen graduell zu, auch hierfür zeigte sich ein signifikanter, polynomialer linearer Kontrast ($F_{(1,9)} = 21,2$, $p = 0,001$).

Zusammengefasst zeigen diese Ergebnisse, dass die Richtung des Hinweisreizes, die Lateralisierung der Alpha-Aktivität vor Zielreizpräsentation und die anschließende visuelle Stimulusverarbeitung gemessen über die Geschwindigkeit der Zielreizwahrnehmung signifikant miteinander in Verbindung stehen.

4 Diskussion

4.1 Zusammenfassung der Ergebnisse

In der hier vorgestellten Arbeit wurden neurophysiologische Korrelate der Verschiebung visuell-räumlicher Aufmerksamkeit im menschlichen EEG untersucht. Insbesondere sollte geprüft werden, ob eine Modulation der oszillatorischen Aktivität im Bereich des Alpha-Frequenzbandes in Beziehung zu der Güte der Verarbeitung lateralisiert präsentierter visueller Stimuli steht.

Im Hinblick auf die Fragestellungen dieser Arbeit können folgende Hypothesen bestätigt werden:

- 1.) Die willentliche, verdeckte Ausrichtung visuell-räumlicher Aufmerksamkeit im Rahmen des gewählten „Spatial-Cueing“-Paradigmas führt zu einer effizienteren Verarbeitung von attendierten Stimuli (schnellere Reaktionszeiten, höhere Entdeckungsraten) im Vergleich zu nicht beachteten Zielreizen (Replikation der Ergebnisse von Posner et al. 1980).
- 2.) Es kommt je nach Richtung der geforderten Aufmerksamkeitsverlagerung zu einer lateralisierten Modulation oszillatorischer Alpha-Aktivität über okzipito-parietalen Arealen, die v. a. durch eine relativ stärker ausgeprägte Desynchronisation kontralateral zum Zielreiz bestimmt wird (Hypothese A).
- 3.) Es besteht ein Zusammenhang zwischen der relativen Ausprägung lateralisierter Alpha-Aktivität und der Verarbeitung lateralisiert präsentierter visueller Stimuli. So werden z.B. links präsentierte Zielreize um so schneller wahrgenommen, je deutlicher die Alpha-Aktivität über der linken Hemisphäre überwiegt, d.h. je negativer der Lateralisierungsindex ist. Der Index besitzt somit einen Vorhersagewert für die Geschwindigkeit der Verarbeitung linker und rechter Stimuli.. Ein Zusammenhang mit der Anzahl der wahrgenommen Stimuli besteht zumindest auf der Ebene einzelner Versuchsdurchgänge nicht.

4.2 Interpretation und Einordnung der Befunde

4.2.1 Verhaltensdaten

Erwartungsgemäß führten valide endogene Hinweisreize sowohl in den Trainings- als auch in den Versuchsdurchgängen zu schnelleren Reaktionszeiten und höheren Entdeckungsraten als invalide (vgl. u.a. Posner et al. 1980).

Das konstant bleibende Intervall zwischen Hinweisreiz und Stimulus sowie die relativ hohe Wahrscheinlichkeit des Auftretens eines Zielreizes an der durch den Hinweisreiz vorgegebenen Position (66 %) hätten die Versuchspersonen dazu verleiten können, hinsichtlich des Zeitpunkts des Erscheinens und der Lokalisation der Stimuli einfach zu raten. Dies hätte jedoch zu Entdeckungsraten im Bereich der Zufallswahrscheinlichkeit (0,5 DR oder mehr) für die zur Bestimmung der individuellen Stimulusgröße präsentierten unterschwelligeren Reize geführt. Dies ist nicht der Fall. Die Entdeckungsraten für die kleinsten präsentierten Stimulusgrößen während der Trainingsdurchgänge tendieren gegen Null (vgl. Kapitel 3.1). Darüber hinaus wurde während der Trainingsdurchgänge gemessen, wie oft die Probanden die Position der Zielreize falsch angaben. Hätte bloßes Raten für die Entscheidungen der Versuchspersonen eine Rolle gespielt, wären gerade für die Durchgänge, in denen die von dem Hinweisreiz angegebene Richtung nicht mit der tatsächlichen Stimuluslokalisation übereinstimmte, hohe Raten von Fehlalarmen zu erwarten gewesen. Dies war jedoch nicht der Fall, die Fehlalarm-Raten lagen fast bei Null.

Dies belegt, dass die Versuchspersonen in dem gewählten Paradigma, wie gefordert, ihre visuelle Aufmerksamkeit auf die durch den Hinweisreiz angezeigte Raumposition verlagerten, auch ohne sichtbare Augenbewegungen.

Zu beachten ist, dass in den hier vorgestellten Ergebnissen aufgrund des Fehlens einer „neutralen“ Hinweisreizkondition lediglich die Gegenüberstellung von Verarbeitungsprozessen an explizit attendierten und nicht-attendierten Raumpositionen möglich ist und keine Aussage über die genauen „Nutzen“ und „Kosten“ der Aufmerksamkeitsausrichtung getroffen werden kann.

4.2.2 Kognitiver „Linksdrall“ und Pseudoneglect

Unabhängig von der Validität der Hinweisreize wurde eine begünstigte Verarbeitung visueller Stimuli aus dem linken Halbfeld beobachtet, was sich in allgemein schnelleren

Reaktionszeiten und höheren Entdeckungsraten zeigte. Dieses Muster ist nicht dadurch erklärbar dass etwa die Versuchspersonen die Anforderung der Aufmerksamkeitsverschiebung nach rechts ungenügend ausgeführt haben, denn ein Vergleich des Antwortverhaltens getrennt nach Zielreizposition ergab hochsignifikante Unterschiede je nach angezeigter Richtung des Hinweisreizes: Rechts weisende Hinweisreize führten zu deutlich häufiger und schneller wahrgenommenen rechts präsentierten Zielreizen.

Der Befund eines kognitiven „Linksdralls“ repliziert damit Ergebnisse einer Studie mit einem sehr ähnlichen Reiz-Erkennungs-Paradigma (Hilgetag et al. 2001) und könnte Ausdruck eines als „Pseudoneglect“. (Bowers und Heilman 1980, Jewell und McCourt 2000) bekannten Phänomens sein. Dieses bezeichnet die natürliche, bei neurologisch gesunden Menschen vorkommende Neigung, Aufmerksamkeit bevorzugt auf die linke Hälfte des Gesichtsfelds auszurichten. Sichtbar wird dies u.a. in der Beobachtung, dass bei experimentell geforderten Linien-Halbierungstests („*Line Bisection*“) die Versuchspersonen häufig dazu tendieren, eine Strecke nicht mittig zu halbieren, sondern links der Mitte zu teilen. Ein „Linksdrall“ ist außerdem bei der Wahrnehmung und Beurteilung von Objektgröße, -anzahl und -helligkeit feststellbar (Orr und Nicholls 2005). Erklärungsansätze folgen zumeist Theorien, die aus der Erforschung von Neglect-Phänomenen nach parietalen Hirnläsionen stammen. Ein Modell ist die „*Activation-Orientation*“- Hypothese (Reuter-Lorenz et al. 1990), die auf der Vorstellung beruht, dass die Ausrichtung visueller Aufmerksamkeit über das linke und rechte Gesichtsfeld fließend ist und von zwei entgegengesetzten Gradienten bestimmt wird, die durch die jeweils kontralaterale Hemisphäre kontrolliert werden (Kinsbourne 1970, Kinsbourne 1977). Die Hypothese besagt, dass eine asymmetrische Aktivitätserhöhung einer Gehirnhälfte zu einer Auslenkung der Aufmerksamkeit in Richtung des entgegengesetzt liegenden visuellen Halbfelds führt. Da visuell-räumliche Aufgaben, wie z.B. Linien-Halbierungs-Tests, nach derzeitigem Wissensstand zu einer präferentiellen Aktivierung der rechten Hemisphäre führen, induzieren sie damit eine Aufmerksamkeitsausrichtung nach links. Dies hat die Überschätzung der linksseitigen Ausdehnung z.B. einer Linie zur Folge und deren Mittelpunkt wird links des eigentlichen Zentrums wahrgenommen.

Die vorliegenden Ergebnisse passen größtenteils zu dieser Hypothese: Der deutliche Verarbeitungsvorteil für links platzierte Stimuli geht einher mit einer durchgängig asymmetrischen Verteilung der Alpha-Aktivität, die eine geringere Ausprägung über der rechten Hemisphäre zeigt, was als lokal erhöhte neuronale Aktivität interpretiert werden

kann. Der Lateralisierungs-Index nimmt allerdings bereits vor Auftreten des Hinweisreizes stets negative Werte an, es besteht also vor Beginn der experimentell geforderten Aufmerksamkeitsverschiebung schon ein Ungleichgewicht zwischen den beiden Gehirnhälften. Wie in der Einleitung beschrieben, kann eine relative gesehen niedrigere Alpha-Aktivität über der rechten verglichen mit der linken Hemisphäre (negative Index-Werte) als ein Ausdruck linksgerichteter visueller Aufmerksamkeit gesehen werden.

Dieser Befund könnte auch i.S. einer weiteren Theorie zur Pseudo-Neglect-Entstehung interpretiert werden, die weniger aufgaben-spezifisch argumentiert, von einer klar definierten Grenze zwischen linkem und rechtem Gesichtsfeld ausgeht und die generelle Dominanz der rechten Hemisphäre für Aufmerksamkeitsleistungen betont (Heilman und Van den Abell 1979, Mesulam 1983). Dieser Hypothese nach ist die rechte Hemisphäre an der Modulation visueller Aufmerksamkeit in beiden Gesichtsfeldern beteiligt, während die linke Hemisphäre Aufmerksamkeit nur in das linke Gesichtsfeld ausrichtet. Dieser Ansatz, der auch durch Bildgebungsstudien (Corbetta et al. 1993, Nobre et al. 1997) gestützt wird, ist in der Lage, die vergleichsweise geringen funktionellen Einschränkungen nach linksseitigen Hirnläsionen zu erklären, und wird von einigen Autoren als Ursache einer erhöhten Informationsverarbeitungs-Kapazität für das linke Gesichtsfeld in der neurologisch intakten Population gesehen (Orr und Nicholls 2005). Intuitiv impliziert diese Theorie jedoch eher einen rechtsseitigen Verarbeitungsvorteil, da das rechte Halbfeld in beiden Hemisphären repräsentiert ist. Ein interessanter Ansatz, der die Annahme einer Spezialisierung der rechten Hirnhälfte für visuell-räumliche Aufmerksamkeit und den beobachteten „Linksdrall“ in der Normalpopulation miteinander vereint, geht von einer asymmetrischen ausgeprägten neuronalen Konnektivität aus, die sowohl die rechte Hemisphäre an sich als auch einen transkallosale Informationsfluss von rechts nach links begünstigt. Dies soll in einer verstärkten Rekrutierung beider Hemispären für linksseitige Stimuli resultieren (Siman-Tov et al. 2007).

4.2.3 Alpha-Aktivität und Aufmerksamkeit

In diesem Abschnitt werden die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit mit früheren Studien verglichen und außerdem Bezug auf neuere Forschungsarbeiten seit Veröffentlichung der Ergebnisse (Thut et al. 2006) genommen.

4.2.3.1 *Alpha-Synchronisation vs. Alpha-Desynchronisation*

Es konnten Befunde vorheriger Studien reproduziert werden, die ebenfalls über eine räumlich differenzierte Supprimierung von Alpha-Aktivität über posterioren Hirnregionen während der willentlichen Verschiebung visuell-räumlicher Aufmerksamkeit berichten (Sauseng et al. 2005, Yamagishi et al. 2005). Analog zu diesen Studien wurde eine durch den Hinweisreiz ausgelöste Alpha-Desynchronisation über Hirnarealen gemessen, die kontralateral zu dem attendierten visuellen Halbfeld liegen (Hypothese A). Dieses Ergebnis wurde in den letzten Jahren durch mehrere andere Untersuchungen bestätigt (Trenner et al. 2008, Wyart und Tallon-Baudry 2008, Yamagishi et al. 2008).

Eine verstärkte Alpha-Aktivität über Regionen, die kontralateral zu nicht-beachteten Raumpositionen liegen, konnte hingegen nicht gefunden werden (Hypothese B). Dies steht im Kontrast zu früheren Untersuchungen, in denen eine solche lokalisierte Alpha-Erhöhung dokumentiert werden konnte (Worden et al. 2000, Yamagishi et al. 2003, Kelly et al. 2006) und neueren Berichten, die ebenfalls eine Alpha-Synchronisation ipsilateral zu Zielreizen beschreiben (Rihs et al. 2007, Doesburg et al. 2008).

Wodurch diese unterschiedlichen Muster der Modulationen der Alpha-Aktivität zustande kommen, ist noch nicht abschließend geklärt und Gegenstand andauernder Überlegungen und Untersuchungen. Da Alpha-Synchronisation und Desynchronisation klassischerweise nicht gemeinsam in derselben Studie gemessen werden, erklären sich die divergenten Ergebnisse möglicherweise über die Unterschiede in den verwendeten experimentellen Paradigmen: Alle Studien verlangen eine verdeckte Aufmerksamkeitsverschiebungen auf zuvor angezeigte Raumpositionen in Erwartung eines visuellen Zielstimulus, unterscheiden sich jedoch in den Anforderungen innerhalb der visuellen Domäne. Alpha-Synchronisation kann wie in der Einleitung beschrieben als Ausdruck einer aktiven Supprimierung störender visueller Information interpretiert werden. In der Tat wurden in einigen Studien, die von einer selektiven Alpha-Synchronisation berichten, entweder ablenkende Stimuli („Distraktoren“) kontralateral zu den attendierten Zielreizen präsentiert (Kelly et al. 2006) oder die Versuchspersonen waren angewiesen, Stimuli zu ignorieren, wenn sie an Positionen angezeigt wurden, die nicht zuvor durch einen Hinweisreiz angezeigt worden waren (Worden et al. 2000, Doesburg et al. 2008). Desynchronisation in Erwartung eines Stimulus scheint daher dann dominierend zu sein, wenn die Zielreize unanhängig von der Richtung des Hinweisreizes immer beant-

wortet werden sollen und keine Distraktoren ausgeblendet werden müssen, wie dies in Analogie zu der vorliegenden Studie auch bei Sauseng et al (2005) der Fall ist.

In einer neueren Studie von Rihs et al. (2007) konnte eine topographisch selektive und retinotop organisierte Synchronisation von Alpha-Aktivität über posterioren Hirnarealen während willentlicher Aufmerksamkeitsverschiebung gemessen werden, *ohne* dass spezifische Distraktoren ignoriert werden mussten. Die Autoren erklären dies u.a. mit dem kontinuierlichen, statischen Vorhandensein von acht über das Gesichtsfeld verteilten Quadraten (im Gegensatz zu nur zwei wie im hier verwendeten Paradigma), die die möglichen Stimuluspositionen anzeigten. In Anlehnung an das Phänomen der IOR könnten die nichtbeachteten Quadrate als Quasi-Distraktoren anzusehen sein, die potentiell Aufmerksamkeit von dem bereits visuell erforschten Raum weg auf sich ziehen und deren Verarbeitung daher aktiv inhibiert werden muss. Darüber hinaus betrug die Wahrscheinlichkeit für invalide Zielstimuli für jede nichtbeachtete Raumposition weniger als 2 % und die Hinweisreize waren in 88 % der Versuchsdurchgänge valide, im hier vorgestellten Paradigma zeigten die Hinweisreize nur mit 66 % Wahrscheinlichkeit die korrekte Position an. Das aktive Ausblenden von dadurch nahezu irrelevanten Raumannteilen könnte dadurch in der Studie von Rihs et al. (2007) einen Vorteil bei der Erfüllung der Versuchsaufgabe bedeutet haben. Zu der Überlegung, dass die Vorhersagbarkeit des Erscheinungsortes eines Stimulus eine Rolle für die differentielle Ausprägung der Alpha-Aktivität spielt, passt, dass in den meisten Studien, die von einer Alpha-Desynchronisation berichten, die Wahrscheinlichkeit für valide Hinweisreize sich eher auf dem relativ niedrigen Niveau von 50-75 % bewegt (Sauseng et al. 2005, Trenner et al. 2008, Wyart und Tallon-Baudry 2008).

Ein weiterer Faktor, der die gegensätzliche Modulation der Alpha-Oszillationen beeinflussen könnte, ist der Zeitverlauf der Aufmerksamkeitsausrichtung im Raum.

Umgrenzte Desynchronisation der Alpha-Aktivität tritt vor allem in den ersten 400-800 ms nach dem örtlichen Hinweisreiz, der eine Aufmerksamkeitsverschiebung verlangt, auf (Sauseng et al. 2005, Yamagishi et al. 2005, Trenner et al. 2008, Wyart und Tallon-Baudry 2008). Alpha-Synchronisation kontralateral zum Zielreiz tritt tendenziell eher in Versuchsparadigmen auf, die eine Aufrechterhaltung der Aufmerksamkeitsausrichtung auf eine bestimmte Position über einen längeren Zeitraum verlangten (Worden et al. 2000, Kelly et al. 2006, Rihs et al. 2007, Doesburg et al. 2008).

In einer aktuellen Studie von Rihs et al. (2009) gelang es, mit einem Spatial-Cueing-Paradigma sowohl Synchronisations- als auch Desynchronisations-Phänomene im Alpha-Band zu unterschiedlichen Zeitpunkten der Versuchsdurchgänge darzustellen (Hypothese C): In dem insgesamt 1900 ms langen Intervall zwischen Hinweis- und Zielreiz, also während der geforderten Aufmerksamkeitsverlagerung, trat eine distinkte Abnahme der Alpha-Aktivität kontralateral zum Zielreiz innerhalb der ersten 700 ms auf, in der darauffolgenden Phase vor Stimuluspräsentation dominierte dann eine Zunahme der Alpha-Aktivität in Gebieten, die nicht-beachtete Raumteile verarbeiten. Die initiale Desynchronisation wird von den Autoren als Ausdruck der endogenen, willentlich gesteuerten Aufmerksamkeitsverschiebung gesehen, die gemäß anderer Untersuchungen 600-800 ms benötigen soll (Muller et al. 1998). Gemäß der Vorstellung, dass eine Suppression der Alpha-Oszillationen im visuellen System einen faszilitierenden Charakter hat, soll die beobachtete Desynchronisation die Wahrnehmung und Verarbeitung des Zielstimulus begünstigen. Der nachfolgende Anstieg der Alpha-Aktivität, der auf Raumteile ausgerichtet scheint, die vernachlässigt werden sollen, wird dahingehend interpretiert, dass bei längerem Verweilen des Aufmerksamkeitsfokus auf einer bestimmten Stelle andere, bislang nicht-beachtete Positionen zunehmend ebenfalls Aufmerksamkeit auf sich ziehen (in Einklang mit der Theorie der IOR), was eine aktive Inhibition dieser Gebiete notwendig macht.

Die in dieser Arbeit vorgestellten Ergebnisse scheinen zunächst nicht mit diesem Erklärungsmodell überein zu stimmen, da ebenfalls ein sehr langes Intervall zwischen Hinweisreiz und Zielreiz gewählt wurde (2560 ms) und dennoch zu keinem Zeitpunkt ein relevanter Anstieg der Alpha-Aktivität gemessen wurde. Die gemessene Desynchronisation im Alpha-Band tritt auch nicht zu Beginn der Orientierungsphase, sondern erst in der zweiten Hälfte des Cue-Target-Intervalls auf. Allerdings war das hier verwendete Versuchsparadigma in mehreren Punkten anders aufgebaut: zum einen wurde das Intervall zwischen Hinweis- und Zielreiz im Gegensatz zu Rihs et al. (2009) nicht variiert, d. h. die Probanden konnten sich möglicherweise „Zeit lassen“ mit der Verlagerung der Aufmerksamkeit, da sie abschätzen konnten, wann der visuelle Stimulus erscheinen würde. Dies könnte den erst relativ spät auftretenden Abfall der Alpha-Aktivität erklären. Entscheidender ist jedoch wahrscheinlich die Tatsache, dass in der vorliegenden Arbeit ein auditiver und keine visueller Hinweisreiz eingesetzt wurde. Dies machte es für die Versuchspersonen notwendig, zunächst die verschiedenen Tonhöhen in eine geforderte

Aufgabenstellung zu übersetzen und dann von der auditiven in die visuelle Domäne „umschalten“, was im Vergleich zu einer Reaktion auf einen visuell präsentierten Pfeil, der bereits die Richtung der geforderten Aufmerksamkeitsverschiebung impliziert, einen komplexeren und Zeit erfordernden Vorgang darstellt. Darüber hinaus ist davon auszugehen, dass der auditive Hinweisreiz sowie das eingespielte „Weiße Rauschen“ in einer vergleichsweise sehr hohen Alpha-Aktivität über parieto-okzipitalen Arealen zu Beginn der Aufmerksamkeitsverlagerung resultieren (vgl. u.a. Fu et al. 2001). Diese Ausgangslage könnte dazu führen, dass weitere Erhöhungen der Alpha-Aktivität sich nur schwer abbilden lassen und eine Desynchronisation deutlicher hervortritt.

Insgesamt lassen die Ergebnisse dieser Arbeit sich einordnen in eine ganze Reihe von Untersuchungen, die die Vorstellung untermauern, dass Veränderungen der oszillatorischen Aktivität innerhalb des Alpha-Bandes je nach Ausprägung eine spezifische funktionelle Rolle im visuell-räumlichen Aufmerksamkeitssystem zukommt und dass diese Modulationen die jeweilige kognitive Anforderung bei der Ausrichtung des Aufmerksamkeitsfokus widerspiegeln.

4.2.3.2 Alpha-Aktivität und Reizverarbeitung

Die vorgestellten Ergebnisse zeigen eine Verbindung zwischen der durch einen Hinweisreiz ausgelösten lateralisierten Modulation parieto-okzipitaler Alpha-Aktivität vor Zielreiz-Präsentation (in Form eines Lateralisierungsindex) und der folgenden Reaktion auf diesen Stimulus. Dies kann dahingehend interpretiert werden, dass die gerichtete Verschiebung visuell-räumlicher Aufmerksamkeit auf einer horizontalen Achse im Raum und damit auch die Effizienz visueller Reizverarbeitung durch relative Aktivierung zweier unterschiedlicher Neuronenpopulationen bestimmt wird, die jeweils auf das entgegengesetzte visuelle Halbfeld ausgerichtet sind. Auf einer im Vergleich makroskopischen Ebene birgt dies Gemeinsamkeiten mit dem Prinzip des „*Population Coding*“ für Armbewegungen im Gehirn von Primaten, in dem die Richtung einer Armbewegung durch den aufsummierten Vektor einer Neuronenpopulation vorhergesagt wird, deren einzelne Zellen für verschiedene Richtungen codieren (Georgopoulos et al. 1986).

Reaktionszeiten und Entdeckungsrate

Die Daten zeigen einen stärkeren Zusammenhang zwischen dem Alpha-Lateralisierungsindex und Reaktionszeiten als zwischen Alpha-Lateralisierungsindex

und Entdeckungsrate. Es konnte lediglich ein Zusammenhang zwischen den globalen, stets negativen Indexwerten und einer generell höheren Entdeckungsrate für linke Stimuli demonstriert werden, wohingegen auf der Ebene einzelner Versuchsdurchgänge kein signifikanter Einfluss der Alpha-Aktivität auf dieses Maß nachzuweisen war. Der dennoch bestehende signifikante Zusammenhang zwischen Alpha-Lateralisierung und Reaktionsgeschwindigkeit könnte dahingehend interpretiert werden, dass lateralisierte Alpha-Aktivität das Korrelat einer motorischen Reaktionsvorbereitung ist und nicht einer selektiver Aufmerksamkeitsausrichtung. Allerdings wurde in jedem Fall die rechte Hand zur Reizbeantwortung eingesetzt, so dass EEG-Veränderungen als Ausdruck einer Reaktionsvorbereitung auf die linke Hemisphäre beschränkt sein müssten und sich nicht mit dem Focus der Aufmerksamkeit verändern dürften. Näherliegend erscheint die Überlegung, dass eine Verbindung zwischen der relativen Ausprägung der Alpha-Aktivität vor Reizdarbietung und der nachfolgenden Entdeckungsrate mit dem hier gewählten Versuchsparadigma und der Art und Weise der Datenauswertung schlichtweg schwieriger zu demonstrieren ist: Ob ein Stimulus wahrgenommen wird oder nicht, hängt nicht nur von willentlich gesteuerten Aufmerksamkeitsmechanismen in Erwartung des Signals ab, sondern auch von Prozessen, die erst nach der Stimuluspräsentation einsetzen, wie z.B. reflexhaftes Re-Orientieren bei Erscheinen von Zielreizen an nicht-attendierte Positionen. Reaktionszeiten hingegen hängen wahrscheinlich hauptsächlich von antizipierenden attentionalen Prozessen ab. Selbst wenn eine nachfolgende Re-Orientierung notwendig wird, ist die für diese Neuausrichtung benötigte Zeit wahrscheinlich durch die vorbestehende Seitenausrichtung des Aufmerksamkeitssystems mitbestimmt.

Hinweisreize und Alpha-Lateralisierung

Auf der Ebene einzelner Versuchsdurchgänge zeigte sich, dass der Alpha-Lateralisierungsindex eine Klassifikation der Versuchsdurchgänge nach der Richtung des vorausgegangenen Hinweisreizes mit einer Genauigkeit von insgesamt 55-56 % erlaubt, für die Indexgruppen mit den höchsten und niedrigsten Werten liegt die Genauigkeit etwas höher (ca. 60 %).

Diese relativ geringe Klassifikationsgenauigkeit ist gut vereinbar mit dem gewählten Versuchsdesign, das beispielsweise beinhaltete, dass die Zielreize in nur 66 % der Fälle tatsächlich an der durch den Hinweisreiz angezeigten Position erschienen. Da also die

Probanden in 33 % der Fälle mit dem Erscheinen des Stimulus an einer anderen als der angezeigten Position rechnen mussten, ist es möglich, dass sie ihren Aufmerksamkeitsfokus nicht immer perfekt nach dem Hinweisreizsignal ausrichteten. Die niedrigen Werte lassen sich auch mit Ergebnissen früherer Studien vereinbaren, die selbst bei maximaler Vorhersagbarkeit der Stimuluslokalisation von 100 % lediglich eine Klassifikationsgenauigkeit der Hinweisreizrichtung durch Maße aus dem Alpha-Band von ~73 % erzielten (Kelly et al. 2005). Dies hängt möglicherweise mit Aufgaben- und Hinweisreizunabhängigen Fluktuationen bei der Aufrechterhaltung des Aufmerksamkeitsfokus zu einem bestimmten Zeitpunkt zusammen.

Alpha-Oszillationen und Perzeption

Die Vorstellung, dass Modulationen innerhalb des Alpha-Frequenzbandes eine funktionelle Rolle für visuelle Aufmerksamkeitsprozesse besitzen, wird durch andere Studien unterstützt, die ebenfalls einen Zusammenhang zwischen der Ausprägung von Alpha-Aktivität und perzeptueller Leistung herstellen: Ergenoglu et al (2004) fanden eine signifikant höhere Alpha-Bandleistung („Power“) über parieto-okzipitalen Elektroden vor nicht-wahrgenommenen visuellen Stimuli. Darüber hinaus wird über einen inversen Zusammenhang zwischen der Alpha-Power vor Reizdarbietung und visuellen Diskriminationsleistungen hinsichtlich der Identität eines Stimulus (Hanslmayr et al. 2005, Hanslmayr et al. 2007) und subtilen Farbkontrasten (Van Dijk et al. 2008) berichtet. Diese und die hier präsentierten Ergebnisse bezüglich eines Einflusses der Alpha-Aktivität auf die visuellen Reizverarbeitung lassen sich ebenfalls im Rahmen der Inhibitions-Theorie interpretieren, die Alpha-Oszillationen einen top-down- gesteuerten inhibitorischen Filter-Mechanismus innerhalb des Systems visuell-räumlicher Aufmerksamkeit zuweist.

Es existieren allerdings auch Studien mit hierzu scheinbar widersprüchlichen Ergebnissen: Linkenkaer-Hansen und Kollegen (Linkenkaer-Hansen et al. 2004) berichten über einen Zusammenhang zwischen der erfolgreichen Wahrnehmung von somatosensorischen Stimuli im Bereich der Wahrnehmungsschwelle und hohen Alpha-Amplituden über dem parietalen Kortex. Babiloni et al. (Babiloni et al. 2006) fanden stärker ausgeprägte Oszillationen im unteren Alpha-Band (6-10 Hz) vor bewusst wahrgenommenen als vor nicht-wahrgenommenen visuellen Hinweisreizen. Auch diese Untersuchungen lassen sich jedoch mit der Inhibitions-Theorie vereinbaren: So kann z.B. eine erhöhte Alpha-Aktivität über dem parietalen Kortex, also eine dort auftretende neuronale Inhibiti-

on, als günstig für die Verarbeitung somatosensorischer Stimuli in zentralen Kortexarealen angesehen werden, die möglicherweise ansonsten durch benachbarte Gebiete störend beeinflusst werden könnte. In der Studie von Babiloni et al. waren die Probanden aufgefordert, eine Selbsteinschätzung bezüglich der Wahrnehmung eines visuellen Hinweisreizes abzugeben, ca. 2,5 Sekunden nachdem dieser präsentiert worden war und nachdem sie bereits auf einen visuellen Zielreiz reagieren mussten. Es kann also argumentiert werden, dass in diesem Versuchparadigma auch das visuelle Gedächtnis eine nicht unerhebliche Rolle spielte. Für Gedächtnisprozesse wurde in Rahmen der Inhibitions-Theorie postuliert, dass eine erhöhte Synchronisation im Alpha-Band während der zeitweisen Retention gespeicherter Informationen auftritt und dadurch z.B. irrelevanten Informationen und störende anderweitige kognitive Prozesse blockiert werden sollen (Hanslmayr et al. 2005, Klimesch et al. 2007).

Neben der Analyse von Amplituden-Veränderungen innerhalb des Alpha-Frequenzbandes, wie sie z.B. durch die hier verwendete TSE-Methode abgebildet werden, rücken zunehmend auch Untersuchungen von phasenbezogenen Modulationen in den Fokus des Interesses. Interareale Alpha-Phasenkopplung wird z.B. als Ausdruck einer top-down gesteuerten Aufmerksamkeitsausrichtung auf einen verhaltensrelevanten Stimulus gedeutet (Stein et al. 2000) und tritt auch bei Aufmerksamkeitsverlagerung auf eine durch einen Hinweisreiz angezeigte Raumposition auf (Sauseng et al. 2005). Hinsichtlich eines Effektes auf die perzeptuelle Verarbeitung visueller Reize berichten Hanslmayr und Kollegen (Hanslmayr et al. 2007) von einem Zusammenhang zwischen gering ausgeprägter fronto-parietaler Alpha-Phasenkopplung (jedoch hoher Phasenkopplung im Gamma- und Beta-Frequenzband) und der erfolgreichen Wahrnehmung eines kurz präsentierten Stimulus. Ein weiteres interessantes Ergebnis beschreiben Yamagishi und Kollegen (Yamagishi et al. 2008): Die verdeckte Ausrichtung von Aufmerksamkeit auf einen erwarteten visuellen Stimulus löst innerhalb des primären visuellen Kortex zunächst eine Rücksetzung („Reset“) der Alpha-Phasenlage aus, gefolgt von einer transienten Suppression der Alpha-Aktivität. Beide Phänomene besitzen einen Vorhersagewert für die nachfolgende Güte der Reizverarbeitung und korrelieren negativ miteinander. Die Autoren postulieren einen durch top-down-Kontrolle ausgelösten Reset einer Subpopulation von Alpha-Generatoren innerhalb des visuellen Kortex, die in Folge asynchron mit anderen Neuronenverbänden oszillieren, was den Abfall der allgemeinen Alpha-Power bedingt und die Sensitivität für erwartete visuelle Stimuli erhöht.

Zusammengefasst wird die funktionelle Relevanz parieto-okzipitaler Alpha-Aktivität zunehmend nicht mehr in einer reinen kortikalen Inhibition gesehen, vielmehr gibt es Hinweise auf eine weit komplexere Rolle mit besonderer Bedeutung von Phasensynchronität sowohl innerhalb des Alpha-Bandes als auch zwischen Alpha-, Beta- und Gamma-Oszillationen (vgl. Palva und Palva 2007).

4.2.4 Entstehungsort der EEG-Effekte - okzipital oder parietal ?

Die Topographie der vorgestellten EEG-Veränderungen (vgl. Abb. 19) weist auf einen Ursprungsort der Effekte im Bereich posteriorer Hirnareale hin. In mehreren Studien, in denen EEG-Ableitungen mit MEG oder fMRT kombiniert wurden, konnte gezeigt werden, dass Strukturen im Bereich der Fissura calcarina, im sekundären visuellen aber auch im parietalen Kortex an der Entstehung von posterioren Alpha-Oszillationen beteiligt sind (Chapman et al. 1984, Ciulla et al. 1999, Laufs et al. 2003, Moosmann et al. 2003, Feige et al. 2005, Bollimunta et al. 2008).

Okzipitaler Ursprung

Entsprechend der o.g. Studien ist es also möglich, dass die beobachteten Veränderungen der oszillatorischen Alpha-Aktivität innerhalb des okzipitalen visuellen Kortex generiert wurden. Sie könnten Ausdruck einer Vorbereitung auf erwartete visuelle Reize an einer bestimmten Raumposition sein und eine Änderung der Grundaktivität entsprechend ausgerichteter neuronaler Zell-Ensembles widerspiegeln.

Für diese Hypothese sprechen die Ergebnisse von Worden et al. (2000) und Rihs et al. (2007). Die Autoren konnten demonstrieren, dass Modulationen oszillatorischer Alpha-Aktivität in Zusammenhang mit der Verlagerung visueller Aufmerksamkeit eine retinotopie Organisation aufweisen. Allerdings muss darauf hingewiesen werden diese Retinotopie der Effekte bisher nur für Erhöhungen der Alpha-Aktivität gezeigt wurde und ein entsprechendes Resultat für einen Abfall der Alpha-Aktivität noch aussteht.

Für eine Generierung der gefundenen EEG-Effekte in frühen visuellen Arealen des okzipitalen Kortex sprechen außerdem Resultate aus fMRT-Studien, in denen verdeckte Verschiebungen visueller Aufmerksamkeit ohne visuelle Stimulation bereits zu einer Aktivierung von retinotop angeordneten visuellen Arealen führte (Kastner et al. 1999), welche wiederum in einen engen Zusammenhang mit der Performanz in visuellen Aufga-

ben gebracht werden konnte (Ress et al. 2000, Giesbrecht et al. 2006, Sylvester et al. 2008).

Parietaler Ursprung

Eine weitere Möglichkeit ist, dass aufmerksamkeitsbedingte Modulationen der Alpha-Aktivität durch Strukturen im parietalen Kortex hervorgerufen werden.

Ein Muster parietaler Aktivierung und Deaktivierung kontra- und ipsilateral zum attendierten Reizort stünde im Einklang mit Kinsbournes Theorie der räumlichen Aufmerksamkeit (Kinsbourne 1970). Seiner Vorstellung nach besitzt jede Hemisphäre eine Art „Aufmerksamkeits-Prozessor“, der auf das jeweils gegenüberliegende visuelle Halbfeld ausgerichtet ist, wobei die beiden Hirnhälften über transkallosale Fasern jeweils inhibierend aufeinander wirken. Dieser Annahme entsprechend könnte eine Deaktivierung der ipsilateral zur beachteten Raumposition liegenden Hemisphäre über transkallosale, kompetitive Prozesse erklärt werden und wäre eine Begleiterscheinung der Aufmerksamkeitssteuerung durch die kontralaterale, aktivierte Hirnhälfte.

In diesem Fall würde man aufgrund einer reziproken Wechselwirkung zwischen den Hemisphären erwarten, dass Alpha-Synchronisation und Alpha-Desynchronisation in jedem Fall parallel auftreten, was in den hier vorliegenden Ergebnissen nicht der Fall zu sein scheint und auch in anderen Studien so nicht gezeigt werden konnte (Sauseng et al. 2005, Kelly et al. 2006, Rihs et al. 2007). Darüber hinaus ist das Bild von seitendifferenten Aktivierungsmustern parietalen Ursprungs nicht vereinbar mit den Ergebnissen von Bildgebungsstudien, die nahelegen, dass eine Aktivierung parietaler Hirnareale während der Aufmerksamkeitsausrichtung vor Reizpräsentation zu großen Teilen bilateral stattfindet (Kastner et al. 1999, Hopfinger et al. 2000, Corbetta und Shulman 2002).

Die hier beschriebenen Effekte räumlich-visueller Aufmerksamkeit auf die oszillatorische Alpha-Aktivität sind also eher nicht direkt als Ausdruck der Aktivität übergeordneter parietaler Hirngebiete zu sehen, die an der attentionalen Steuerung beteiligt sind, sondern können vielmehr als Konsequenz der von ihnen ausgehenden top-down gerichteten Signale innerhalb früher visueller Areale angesehen werden.

4.2.5 Synopsis

Diese Arbeit dokumentiert ein Muster lateralisierter Veränderungen oszillatorischer Alpha-Aktivität über dem posterioren Kortex, das durch die verdeckte Verschiebung von Aufmerksamkeit auf Raumpositionen im linken und rechten Gesichtsfeld bestimmt wird und bereits vor einer visuellen Stimuluspräsentation auftritt. Diese seitendifferente Modulation ist wahrscheinlich Ausdruck einer top-down gesteuerten, aufgabenspezifischen Modulation der Grundaktivität in Neuronenverbänden, die jeweils auf das gegenüberliegende Gesichtsfeld ausgerichtet sind. Es wird postuliert, dass die lateralisierten Veränderungen innerhalb des Alpha-Frequenzbandes die Grundlage des behavioralen Verarbeitungsvorteils für attendierte Stimuli bilden und sich in einem Indexwert zusammenfassen lassen, der die Verarbeitungsgeschwindigkeit visueller Stimuli je nach deren Position im rechten oder linken Gesichtsfeld vorhersagt.

4.3 Ausblick

In dieser Arbeit konnten einige vorherige Untersuchungsergebnisse bezüglich der Psychophysik und den EEG-Korrelaten von Aufmerksamkeitsverschiebungen repliziert werden. In Erweiterung dieser Befunde wurde erstmals ein quantitativer Zusammenhang zwischen der relativen Ausprägung von Alpha-Desynchronisation über den beiden Hemisphären und der Verarbeitungsgeschwindigkeit eines nachfolgenden visuellen Stimulus demonstriert.

Diese Entdeckung war und ist von großem Interesse für weitere Forschungsarbeiten. In zahlreiche Studien aus dem Bereich der Oszillations- und Aufmerksamkeitsforschung wurden die hier beschriebenen Ergebnisse bereits aufgegriffen oder repliziert. Hinsichtlich der Frage nach der funktionellen Bedeutung oszillatorischer Alpha-Aktivität für die Ausrichtung visueller Aufmerksamkeit könnten die gemachten Befunde u.a. durch folgende Untersuchungsansätze weiter präzisiert werden:

Erstens könnten EEG-Ableitungen in Kombination mit Transkranieller Magnetstimulation (TMS) eingesetzt werden. Basierend auf der (nicht unumstrittenen) Vorstellung einer durch TMS erzeugbaren „virtuellen Läsion“, d.h. einer lokal begrenzten Störung von verhaltensrelevante Hirnfunktionen, könnten ähnliche Paradigmen wie hier verwendet *vor* und *nach* Kortexstimulation, z.B. über parietalen Arealen, durchgeführt werden und

die möglichen Auswirkungen auf das Verhalten der Versuchspersonen und der Alpha-Aktivität gemessen werden. Hierdurch könnten sowohl Annahmen über die Rolle des parietalen Kortex bei der verdeckten Verschiebung von Aufmerksamkeit als auch die hier postulierte funktionelle Relevanz von Alpha- (De-)Synchronisation überprüft werden.

Über die Auslösung von Phosphenen bietet TMS weiterhin die Möglichkeit, einen Zusammenhang zwischen dem momentanen Niveau der posterioren Alpha-Aktivität und der Erregbarkeit visueller Areale herzustellen (vgl. u.a. Romei, Brodbeck et al. 2008).

Zweitens wurden bisher Aussagen über die funktionelle Relevanz neuronaler Synchronisation zumeist über eine statistische Korrelation mit Verhaltensdaten belegt, wie auch in dieser Arbeit. Ein darüber hinaus gehender Ansatz ist es, den Grad der Synchronisation experimentell zu beeinflussen und die funktionellen Konsequenzen der erzielten Veränderungen zu untersuchen. In Tierexperimenten wurden zu diesem Zweck z.B. GABA-Rezeptor-Antagonisten verwendet (Stopfer et al. 1997, Ishikane et al. 2005). Bezogen auf den Alpha-Frequenzbereich und das visuell-räumliche Aufmerksamkeitssystem des Menschen wurden in den letzten Jahren erste Studien durchgeführt, in denen Koffein und das in grünem Tee enthaltene Theanin eingesetzt wurden. Für beide Substanzen konnte ein supprimierender Effekt auf die tonische Alpha-Aktivität nachgewiesen werden, was mit einer verbesserten Leistung auf Verhaltensebene einherging (Gomez-Ramirez et al. 2007, Kelly, Gomez-Ramirez, Montesi et al. 2008).

5 Zusammenfassung

Visuelle Aufmerksamkeit kann ohne begleitende Augenbewegungen auf einen bestimmten Punkt im Raum ausgerichtet werden. Solche verdeckten Aufmerksamkeitsverschiebungen führen auf Verhaltensebene zu einer präferentiellen Verarbeitung von Stimuli an attendierten Positionen. Bereits vor Eintreffen eines visuellen Reizes lassen sich Korrelate der Aufmerksamkeitsausrichtung als Modulation neuronaler Grundaktivität in frühen visuellen Arealen darstellen. Synchronisierte Aktivität im Alpha-Frequenzband (8-14 Hz) des Elektroenzephalogramms (EEG) wird als ein Mechanismus selektiver Aufmerksamkeit diskutiert. In Erwartung eines visuellen Stimulus zeigen Studien lateralisierte Veränderungen oszillatorischer Alpha-Aktivität über posteriore Hirnregionen je nach Lage des Aufmerksamkeitsfokus im linken oder rechten Gesichtsfeld. Eine niedrige Alpha-Aktivität wird hierbei als Ausdruck gesteigerter neuronaler Aktivität und hohe Alpha-Amplituden als inhibitorischer Mechanismus interpretiert.

In der vorliegenden Arbeit wurde die Ableitung ereigniskorrelierter oszillatorischer Alpha-Aktivität im EEG mit einer Messung von manuellen Reaktionszeiten und Entdeckungsraten für visuelle Stimuli innerhalb eines räumlichen „Cueing-Paradigmas“ kombiniert. Hierdurch sollte der bislang nur unvollständig verstandene Zusammenhang zwischen der Modulation neuronaler Aktivität und behavioralen Effekten genauer untersucht und quantifiziert werden.

Die verdeckte Ausrichtung von Aufmerksamkeit auf bestimmte Positionen im rechten und linken Gesichtsfeld führte zu seitendifferenten Veränderungen oszillatorischer Alpha-Aktivität über parieto-okzipitalen Hirnregionen bereits vor Erscheinen eines visuellen Stimulus. Diese Modulationen wurden durch eine erniedrigte (desynchronisierte) Alpha-Aktivität kontralateral zu der aufmerksam beachteten Raumposition bestimmt. Bei einer Zusammenfassung der Alpha-Amplituden-Werte über beiden Hemisphären in Form eines Lateralisierungsindex zeigten sich signifikante Unterschiede in Abhängigkeit von der Richtung der Aufmerksamkeitsverlagerung. Negative Indexwerte, die einer relativ stärkeren Alpha-Aktivität über der linken Gehirnhälfte entsprechen, zeigten hierbei eine linksgerichtete Aufmerksamkeitslage an, während positive Indexwerte, die bei vergleichsweise höherer Alpha-Aktivität über der rechten Hemisphäre entstehen, einer Verlagerung der Aufmerksamkeit nach rechts zugeordnet wurden. Darüber hinaus war dieser Alpha-Lateralisierungsindex prädiktiv für die Verarbeitungsgüte nachfolgend präsentierter visueller Stimuli. Eine Mittelung über alle Versuchsdurchgänge ergab einen Ver-

arbeitungsvorteil für links präsentierte Stimuli, was im Einklang steht mit durchgängig negativen Indexwerten und im Kontext der Theorie eines „Pseudo-Neglects“ diskutiert wird. Reaktionszeiten auf linke Stimuli waren am kürzesten, wenn vorausgehende Indexwerte besonders negativ ausgeprägt waren. Die Entdeckung rechtsseitig präsentierte Stimuli war am schnellsten in Versuchsdurchgängen mit den positivsten Indexwerten.

Diese Ergebnisse zeigen einen engen Zusammenhang zwischen der lateralisierten Modulation oszillatorischer Alpha-Aktivität über posteriore Hirnregionen, der momentanen Ausrichtung von Aufmerksamkeit und der nachfolgenden Verarbeitung visueller Stimuli. Es wird postuliert, dass ein Lateralisierungsindex basierend auf parieto-okzipitaler Alpha-Aktivität als Indikator für die momentane Ausrichtung visuell-räumlicher Aufmerksamkeit angesehen werden kann und einen Vorhersagewert für behaviorale Reizverarbeitung besitzt.

Literaturverzeichnis

Adrian ED und Matthews BHC (1934). The interpretation of potential waves in the cortex. *Journal Of Physiology-London* **81** (4): 440-471.

Andino SLG, Michel CM, Thut G, Landis T und de Peralta RG (2005). Prediction of response speed by anticipatory high-frequency (gamma band) oscillations in the human brain. *Human Brain Mapping* **24** (1): 50-58.

Babiloni C, Miniussi C, Babiloni F, et al. (2004). Sub-second "temporal attention" modulates alpha rhythms. A high-resolution EEG study. *Cognitive Brain Research* **19** (3): 259-268.

Babiloni C, Vecchio F, Bultrini A, Romani GL und Rossini PM (2006). Pre- and post-stimulus alpha rhythms are related to conscious visual perception: A high-resolution EEG study. *Cerebral Cortex* **16** (12): 1690-1700.

Basar E, Schurmann M, Basar-Eroglu C und Karakas S (1997). Alpha oscillations in brain functioning: An integrative theory. *International Journal Of Psychophysiology* **26** (1-3): 5-29.

Bastiaansen M, Bocker K und Brunia C (2002). ERD as an index of anticipatory attention? Effects of stimulus degradation. *Psychophysiology* **39** (1): 16-28.

Bastiaansen M, Bocker K, Brunia C, de Munck J und Spekreijse H (2001). Event-related desynchronization during anticipatory attention for an upcoming stimulus: a comparative EEG/MEG study. *Clinical Neurophysiology* **112** (2): 393-403.

Bastiaansen M und Hagoort P (2003). Event-induced theta responses as a window on the dynamics of memory. *Cortex* **39** (4-5): 967-992.

Berger H (1929). Über das Elektroenkephalogramm des Menschen. *Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten* **87**: 527-570.

Bergmann TO und Siebner HR (2007). Visuelle Verarbeitung. In: *Das TMS-Buch. Handbuch der transkraniellen Magnetstimulation*. Hrsg. HR Siebner und U Ziemann. Berlin - Heidelberg, Springer.

Bollimunta A, Chen YH, Schroeder CE und Ding M (2008). Neuronal mechanisms of cortical alpha oscillations in awake-behaving macaques. *Journal Of Neuroscience* **28** (40): 9976-9988.

Bowers D und Heilman KM (1980). Pseudoneglect - Effects Of Hemispace On A Tactile Line Bisection Task. *Neuropsychologia* **18** (4-5): 491-498.

Brandt SA (2001). Systemphysiologische Untersuchungen zur Bedeutung des frontalen und parietalen Kortex für visuelle Leistungen beim Menschen. Habilitationsschrift. Medizinische Fakultät Charité, Berlin.

Brefczynski JA und DeYoe EA (1999). A physiological correlate of the 'spotlight' of visual attention. *Nature Neuroscience* **2** (4): 370-374.

Bressler SL, Tang W, Sylvester CM, Shulman GL und Corbetta M (2008). Top-down control of human visual cortex by frontal and parietal cortex in anticipatory visual spatial attention. *Journal Of Neuroscience* **28** (40): 10056-10061.

Broadbent D (1958). *Perception and Communication*. Oxford, Pergamon Press.

Buzsaki G (2002). Theta oscillations in the hippocampus. *Neuron* **33** (3): 325-340.

Cameron EL, Tai JC und Carrasco M (2002). Covert attention affects the psychometric function of contrast sensitivity. *Vision Research* **42** (8): 949-967.

Cave KR und Bichot NP (1999). Visuospatial attention: beyond a spotlight model. *Psychonomic Bulletin & Review* **6** (2): 204-23.

Chapman RM, Ilmoniemi RJ, Barbanera S und Romani GL (1984). Selective Localization Of Alpha-Brain Activity With Neuromagnetic Measurements. *Electroencephalography And Clinical Neurophysiology* **58** (6): 569-572.

Cheal ML, Lyon DR und Hubbard DC (1991). Does Attention Have Different Effects On Line Orientation And Line Arrangement Discrimination. *Quarterly Journal Of Experimental Psychology Section A-Human Experimental Psychology* **43** (4): 825-857.

Cherry EC (1953). Some Experiments On The Recognition Of Speech, With One And With 2 Ears. *Journal Of The Acoustical Society Of America* **25** (5): 975-979.

- Ciulla C, Takeda T und Endo H (1999). MEG characterization of spontaneous alpha rhythm in the human brain. *Brain Topography* **11** (3): 211-222.
- Corbetta M, Miezin FM, Shulman GL und Petersen SE (1993). A Pet Study Of Visuospatial Attention. *Journal Of Neuroscience* **13** (3): 1202-1226.
- Corbetta M und Shulman GL (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience* **3** (3): 201-215.
- deCharms RC und Zador A (2000). Neural representation and the cortical code. *Annual Review Of Neuroscience* **23**: 613-647.
- Desimone R und Duncan J (1995). Neural Mechanisms Of Selective Visual-Attention. *Annual Review Of Neuroscience* **18**: 193-222.
- Deutsch JA und Deutsch D (1963). Attention - Some Theoretical Considerations. *Psychological Review* **70** (1): 80-90.
- Di Russo F, Martinez A und Hillyard SA (2003). Source analysis of event-related cortical activity during visuo-spatial attention. *Cerebral Cortex* **13** (5): 486-499.
- Doesburg SM, Roggeveen AB, Kitajo K und Ward LM (2008). Large-scale gamma-band phase synchronization and selective attention. *Cerebral Cortex* **18** (2): 386-396.
- Donner T, Kettermann A, Diesch E, et al. (2000). Involvement of the human frontal eye field and multiple parietal areas in covert visual selection during conjunction search. *European Journal Of Neuroscience* **12** (9): 3407-3414.
- Doppelmayr M, Klimesch W, Pachinger T und Ripper B (1998). Individual differences in brain dynamics: important implications for the calculation of event-related band power. *Biological Cybernetics* **79** (1): 49-57.
- Downing CJ (1988). Expectancy And Visual Spatial Attention - Effects On Perceptual Quality. *Journal Of Experimental Psychology-Human Perception And Performance* **14** (2): 188-202.
- Ebe M und Homma I (2002). Leitfaden für die EEG-Praxis: Ein Bildkompendium. 3. Auflage. München, Urban & Fischer.

Engel AK, Debener S und Kranczioch C (2005). Good vibrations. *Gehirn & Geist* **11**: 24-31.

Engel AK, Fries P und Singer W (2001). Dynamic predictions: Oscillations and synchrony in top-down processing. *Nature Reviews Neuroscience* **2** (10): 704-716.

Engel AK, Roelfsema PR, Fries P, Brecht M und Singer W (1997). Role of the temporal domain for response selection and perceptual binding. *Cerebral Cortex* **7** (6): 571-582.

Ergenoglu T, Demiralp T, Bayraktaroglu Z, et al. (2004). Alpha rhythm of the EEG modulates visual detection performance in humans. *Cognitive Brain Research* **20** (3): 376-383.

Eriksen CW und St James JD (1986). Visual attention within and around the field of focal attention: a zoom lens model. *Perception & Psychophysics* **40** (4): 225-40.

Feige B, Scheffler K, Esposito F, et al. (2005). Cortical and subcortical correlates of electroencephalographic alpha rhythm modulation. *Journal Of Neurophysiology* **93** (5): 2864-2872.

Fell J, Fernandez G, Klaver P, Elger CE und Fries P (2003). Is synchronized neuronal gamma activity relevant for selective attention? *Brain Research Reviews* **42** (3): 265-272.

Felleman DJ und Van Essen DC (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex* **1** (1): 1-47.

Felleman DJ und Vanessen DC (1987). Receptive-Field Properties Of Neurons In Area V3 Of Macaque Monkey Extrastriate Cortex. *Journal Of Neurophysiology* **57** (4): 889-920.

Foxe JJ, Simpson GV und Ahlfors SP (1998). Parieto-occipital similar to 10 Hz activity reflects anticipatory state of visual attention mechanisms. *Neuroreport* **9** (17): 3929-3933.

Fries P, Reynolds JH, Rorie AE und Desimone R (2001). Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention. *Science* **291** (5508): 1560-1563.

Fries P, Roelfsema PR, Engel AK, Konig P und Singer W (1997). Synchronization of oscillatory responses in visual cortex correlates with perception in interocular rivalry. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* **94** (23): 12699-12704.

Friston KJ, Holmes AP und Worsley KJ (1999). How many subjects constitute a study? *Neuroimage* **10** (1): 1-5.

Fu KMG, Foxe JJ, Murray MM, et al. (2001). Attention-dependent suppression of distracter visual input can be cross-modally cued as indexed by anticipatory parieto-occipital alpha-band oscillations. *Cognitive Brain Research* **12** (1): 145-152.

Gandhi SP, Heeger DJ und Boynton GM (1999). Spatial attention affects brain activity in human primary visual cortex. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* **96** (6): 3314-3319.

Gegenfurtner KR, Kiper DC und Fenstemaker SB (1996). Processing of color, form, and motion in macaque area V2. *Visual Neuroscience* **13** (1): 161-172.

Georgopoulos AP, Schwartz AB und Kettner RE (1986). Neuronal Population Coding Of Movement Direction. *Science* **233** (4771): 1416-1419.

Giesbrecht B, Weissman DH, Woldorff MG und Manqun GR (2006). Pre-target activity in visual cortex predicts behavioral performance on spatial and feature attention tasks. *Brain Research* **1080**: 63-72.

Goldman-Rakic PS, Selemon LD und Schwartz ML (1984). Dual Pathways Connecting The Dorsolateral Prefrontal Cortex With The Hippocampal-Formation And Parahippocampal Cortex In The Rhesus-Monkey. *Neuroscience* **12** (3): 719-743.

Gomez-Ramirez M, Higgins BA, Rycroft JA, et al. (2007). The deployment of intersensory selective attention: A high-density electrical mapping study of the effects of theanine. *Clinical Neuropharmacology* **30** (1): 25-38.

Goodale MA und Milner AD (1992). Separate Visual Pathways For Perception And Action. *Trends In Neurosciences* **15** (1): 20-25.

Gross J, Schmitz F, Schnitzler I, et al. (2004). Modulation of long-range neural synchrony reflects temporal limitations of visual attention in humans. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* **101** (35): 13050-13055.

Hanslmayr S, Aslan A, Staudigl T, et al. (2007). Prestimulus oscillations predict visual perception performance between and within subjects. *Neuroimage* **37** (4): 1465-1473.

Hanslmayr S, Klimesch W, Sauseng RFI, et al. (2005). Visual discrimination performance is related to decreased alpha amplitude but increased phase locking. *Neuroscience Letters* **375** (1): 64-68.

Hari R und Salmelin R (1997). Human cortical oscillations: A neuromagnetic view through the skull. *Trends In Neurosciences* **20** (1): 44-49.

Heilman KM (1997). The neurobiology of emotional experience. *Journal Of Neuropsychiatry And Clinical Neurosciences* **9** (3): 439-448.

Heilman KM und Van den Abell T (1979). Right Hemispheric Dominance For Mediating Cerebral Activation. *Neuropsychologia* **17** (3-4): 315-321.

Heinze HJ, Mangun GR, Burchert W, et al. (1994). Combined Spatial And Temporal Imaging Of Brain Activity During Visual Selective Attention In Humans. *Nature* **372** (6506): 543-546.

Helmholtz H (1867). *Handbuch der physiologischen Optik*. Leipzig, Voss.

Henderson JM (1996). Spatial precues affect target discrimination in the absence of visual noise. *Journal Of Experimental Psychology-Human Perception And Performance* **22** (3): 780-787.

Herrmann CS, Munk MHJ und Engel AK (2004). Cognitive functions of gamma-band activity: memory match and utilization. *Trends In Cognitive Sciences* **8** (8): 347-355.

Hilgetag CC, Theoret H und Pascual-Leone A (2001). Enhanced visual spatial attention ipsilateral to rTMS-induced 'virtual lesions' of human parietal cortex. *Nature Neuroscience* **4** (9): 953-957.

- Hjorth B (1975). Online Transformation Of EEG Scalp Potentials Into Orthogonal Source Derivations. *Electroencephalography And Clinical Neurophysiology* **39** (5): 526-530.
- Homan RW, Herman J und Purdy P (1987). Cerebral Location Of International 10-20 System Electrode Placement. *Electroencephalography And Clinical Neurophysiology* **66** (4): 376-382.
- Hopf JM, Boehler CN, Luck SJ, et al. (2006). Direct neurophysiological evidence for spatial suppression surrounding the focus of attention in vision. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* **103** (4): 1053-1058.
- Hopfinger JB, Buonocore MH und Mangun GR (2000). The neural mechanisms of top-down attentional control. *Nature Neuroscience* **3** (3): 284-291.
- Hubel DH und Wiesel TN (1977). Functional Architecture Of Macaque Monkey Visual-Cortex. *Proceedings Of The Royal Society Of London Series B-Biological Sciences* **198** (1130): 1-59.
- Intriligator J und Cavanagh P (2001). The spatial resolution of visual attention. *Cognitive Psychology* **43** (3): 171-216.
- Ishikane H, Gangi M, Honda S und Tachibana M (2005). Synchronized retinal oscillations encode essential information for escape behavior in frogs. *Nature Neuroscience* **8** (8): 1087-1095.
- James W (1890). *The Principles of Psychology* Cambridge, Harvard University Press,
- Jasper H (1958). The ten-twenty electrode system of the International Federation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology* (10): 371–375.
- Jewell G und McCourt ME (2000). Pseudoneglect: A review and meta-analysis of performance factors in line bisection tasks. *Neuropsychologia* **38** (1): 93-110.
- Kastner S, Pinsk MA, De Weerd P, Desimone R und Ungerleider LG (1999). Increased activity in human visual cortex during directed attention in the absence of visual stimulation. *Neuron* **22** (4): 751-761.

Kastner S und Ungerleider LG (2000). Mechanisms of visual attention in the human cortex. *Annual Review Of Neuroscience* **23**: 315-341.

Kelly SP, Gomez-Ramirez M und Foxe JJ (2008). Spatial Attention Modulates Initial Afferent Activity in Human Primary Visual Cortex. *Cerebral Cortex* **18** (11): 2629-2636.

Kelly SP, Gomez-Ramirez M, Montesi JL und Foxe JJ (2008). L-theanine and caffeine in combination affect human cognition as evidenced by oscillatory alpha-band activity and attention task performance. *Journal Of Nutrition* **138** (8): 1572-1577.

Kelly SP, Lalor EC, Finucane C, McDarby G und Reilly RB (2005). Visual spatial attention control in an independent brain-computer interface. *IEEE Trans Biomed Eng* **52** (9): 1588-96.

Kelly SP, Lalor EC, Reilly RB und Foxe JJ (2006). Increases in alpha oscillatory power reflect an active retinotopic mechanism for distracter suppression during sustained visuospatial attention. *Journal Of Neurophysiology* **95** (6): 3844-3851.

Kim YJ, Grabowecy M, Paller KA, Muthu K und Suzuki S (2007). Attention induces synchronization-based response gain in steady-state visual evoked potentials. *Nature Neuroscience* **10** (1): 117-125.

Kinsbourne M (1970). Cerebral Basis Of Lateral Asymmetries In Attention. *Acta Psychologica* **33**: 193-&.

Kinsbourne M (1977). Hemi-neglect and hemisphere rivalry. *Advances in neurology* (18): 41- 49.

Klein RM (2000). Inhibition of return. *Trends In Cognitive Sciences* **4** (4): 138-147.

Klimesch W (1996). Memory processes, brain oscillations and EEG synchronization. *International Journal Of Psychophysiology* **24** (1-2): 61-100.

Klimesch W (1999). EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis. *Brain Research Reviews* **29** (2-3): 169-195.

Klimesch W, Doppelmayr M, Russegger H, Pachinger T und Schwaiger J (1998). Induced alpha band power changes in the human EEG and attention. *Neuroscience Letters* **244** (2): 73-76.

Klimesch W, Russegger H, Doppelmayr M und Pachinger T (1998). A method for the calculation of induced band power: implications for the significance of brain oscillations. *Evoked Potentials-Electroencephalography And Clinical Neurophysiology* **108** (2): 123-130.

Klimesch W, Sauseng P und Hanslmayr S (2007). EEG alpha oscillations: The inhibition-timing hypothesis. *Brain Research Reviews* **53** (1): 63-88.

Kopruner V, Pfurtscheller G und Auer LM (1984). Quantitative EEG In Normals And In Patients With Cerebral-Ischemia. *Progress In Brain Research* **62**: 29-50.

Kraft A, Müller NG, Hagendorf H, et al. (2005). Interactions between task difficulty and hemispheric distribution of attended locations: Implications for the splitting attention debate. *Cognitive Brain Research* **24** (1): 19-32.

Laufs H, Kleinschmidt A, Beyerle A, et al. (2003). EEG-correlated fMRI of human alpha activity. *Neuroimage* **19** (4): 1463-1476.

Lavie N (1995). Perceptual Load As A Necessary Condition For Selective Attention. *Journal Of Experimental Psychology-Human Perception And Performance* **21** (3): 451-468.

Li XL, Yao X, Fox J und Jefferys JG (2007). Interaction dynamics of neuronal oscillations analysed using wavelet transforms. *Journal Of Neuroscience Methods* **160** (1): 178-185.

Linkenkaer-Hansen K, Nikulin VV, Palva S, Ilmoniemi RJ und Palva JM (2004). Prestimulus oscillations enhance psychophysical performance in humans. *Journal Of Neuroscience* **24** (45): 10186-10190.

Lopes da Silva F (2004). Dynamics of EEGs as signals of neuronal populations: Models and theoretical considerations. In: *Electroencephalography. Basic Principles, Clinical*

Applications, and Related Fields. Hrsg. E Niedermeyer und F Lopes da Silva. 5.Auflage. Baltimore, Williams & Wilkins.

Lu ZL und Doshier BA (1998). External noise distinguishes attention mechanisms. *Vision Research* **38** (9): 1183-1198.

Luck SJ, Chelazzi L, Hillyard SA und Desimone R (1997). Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex. *Journal Of Neurophysiology* **77** (1): 24-42.

Makeig S (1993). Auditory Event-Related Dynamics Of The Eeg Spectrum And Effects Of Exposure To Tones. *Electroencephalography And Clinical Neurophysiology* **86** (4): 283-293.

Malinowski P, Fuchs S und Muller MM (2007). Sustained division of spatial attention to multiple locations within one hemifield. *Neuroscience Letters* **414** (1): 65-70.

Malsburg C (1981). The correlation theory of brain function. Internal report 81-2. MPI für Biophysikalische Chemie, Göttingen.

Mangun GR und Hillyard SA (1991). Modulations Of Sensory-Evoked Brain Potentials Indicate Changes In Perceptual Processing During Visual Spatial Priming. *Journal Of Experimental Psychology-Human Perception And Performance* **17** (4): 1057-1074.

Manson C und Kandel E (1991). Central visual pathways. In: *Principles of Neural Science*. Hrsg. E Kandel und JH Schwartz. New York, Elsevier. 420-439.

McAdams CJ und Maunsell JHR (1999). Effects of attention on the reliability of individual neurons in monkey visual cortex. *Neuron* **23** (4): 765-773.

Mesulam MM (1981). A Cortical Network For Directed Attention And Unilateral Neglect. *Annals Of Neurology* **10** (4): 309-325.

Mesulam MM (1983). The Functional-Anatomy And Hemispheric-Specialization For Directed Attention - The Role Of The Parietal Lobe And Its Connectivity. *Trends In Neurosciences* **6** (9): 384-387.

- Moosmann M, Ritter P, Krastel I, et al. (2003). Correlates of alpha rhythm in functional magnetic resonance imaging and near infrared spectroscopy. *Neuroimage* **20** (1): 145-158.
- Moran J und Desimone R (1985). Selective Attention Gates Visual Processing In The Extrastriate Cortex. *Science* **229** (4715): 782-784.
- Müller H und Krummenacher J (2006). Funktionen und Modelle der selektiven Aufmerksamkeit. In: *Neuropsychologie*. Hrsg. H-O Karnath und PH Thier. 2. Auflage. Berlin-Heidelberg, Springer. 239-253.
- Muller MM, Teder-Salejarvi W und Hillyard SA (1998). The time course of cortical facilitation during cued shifts of spatial attention. *Nature Neuroscience* **1** (7): 631-634.
- Müller NG, Bartelt O, Donner T, Villringer A und Brandt S (2003). A physiological correlate of the "zoom lens" of visual attention. *Journal Of Neuroscience* **23** (9): 3561-3565.
- Nakatani C, Ito J, Nikolaev AR, Gong PL und van Leeuwen C (2005). Phase synchronization analysis of EEG during attentional blink. *Journal Of Cognitive Neuroscience* **17** (12): 1969-1979.
- Neuper C und Pfurtscheller G (2001). Evidence for distinct beta resonance frequencies in human EEG related to specific sensorimotor cortical areas. *Clinical Neurophysiology* **112** (11): 2084-2097.
- Niedermeyer E (2004). The normal EEG of the waking adult. In: *Electroencephalography. Basic Principles, Clinical Applications, and Related Fields*. Hrsg. E Niedermeyer und F Lopes da Silva. 5. Auflage. Baltimore, Williams & Wilkins.
- Nobre AC, Sebestyen GN, Gitelman DR, et al. (1997). Functional localization of the system for visuospatial attention using positron emission tomography. *Brain* **120**: 515-533.
- O'Connor DH, Fukui MM, Pinsk MA und Kastner S (2002). Attention modulates responses in the human lateral geniculate nucleus. *Nature Neuroscience* **5** (11): 1203-1209.

Oldfield RC (1971). Assessment And Analysis Of Handedness - Edinburgh Inventory. *Neuropsychologia* **9** (1): 97-&.

Orr CA und Nicholls MER (2005). The nature and contribution of space- and object-based attentional biases to free-viewing perceptual asymmetries. *Experimental Brain Research* **162** (3): 384-393.

Palva S und Palva JM (2007). New vistas for alpha-frequency band oscillations. *Trends In Neurosciences* **30** (4): 150-158.

Pessoa L, Kastner S und Ungerleider LG (2003). Neuroimaging studies of attention: From modulation of sensory processing to top-down control. *Journal Of Neuroscience* **23** (10): 3990-3998.

Pfurtscheller G (2003). Induced oscillations in the alpha band: Functional meaning. *Epilepsia* **44**: 2-8.

Pfurtscheller G und Aranibar A (1977). Event-Related Cortical Desynchronization Detected By Power Measurements Of Scalp Eeg. *Electroencephalography And Clinical Neurophysiology* **42** (6): 817-826.

Pfurtscheller G und Lopes da Silva F (1999). Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles. *Clinical Neurophysiology* **110** (11): 1842-1857.

Pfurtscheller G, Neuper C und Mohl W (1994). Event-Related Desynchronization (ERD) During Visual Processing. *International Journal Of Psychophysiology* **16** (2-3): 147-153.

Pfurtscheller G, Stancak A und Neuper C (1996). Event-related synchronization (ERS) in the alpha band - An electrophysiological correlate of cortical idling: A review. *International Journal Of Psychophysiology* **24** (1-2): 39-46.

Pinsk MA, Doniger GM und Kastner S (2004). Push-pull mechanism of selective attention in human extrastriate cortex. *Journal Of Neurophysiology* **92** (1): 622-629.

Posner MI (1980). Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology* **32** (1): 3-25.

Posner MI und Gilbert CD (1999). Attention and primary visual cortex. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* **96** (6): 2585-2587.

Posner MI, Snyder CR und Davidson BJ (1980). Attention and the detection of signals. *Journal of Experimental Psychology* **109** (2): 160-74.

Ress D, Backus BT und Heeger DJ (2000). Activity in primary visual cortex predicts performance in a visual detection task. *Nature Neuroscience* **3** (9): 940-945.

Reuter-Lorenz PA, Kinsbourne M und Moscovitch M (1990). Hemispheric Control Of Spatial Attention. *Brain And Cognition* **12** (2): 240-266.

Reynolds JH, Pasternak T und Desimone R (2000). Attention increases sensitivity of V4 neurons. *Neuron* **26** (3): 703-714.

Rihs TA, Michel CM und Thut G (2007). Mechanisms of selective inhibition in visual spatial attention are indexed by alpha-band EEG synchronization. *European Journal Of Neuroscience* **25** (2): 603-610.

Rihs TA, Michel CM und Thut G (2009). A bias for posterior alpha-band power suppression versus enhancement during shifting versus maintenance of spatial attention. *Neuroimage* **44** (1): 190-199.

Romei V, Brodbeck V, Michel C, et al. (2008). Spontaneous fluctuations in posterior alpha-band EEG activity reflect variability in excitability of human visual areas. *Cerebral Cortex* **18** (9): 2010-2018.

Romei V, Rihs T, Brodbeck V und Thut G (2008). Resting electroencephalogram alpha-power over posterior sites indexes baseline visual cortex excitability. *Neuroreport* **19** (2): 203-208.

Salmelin R und Hari R (1994). Spatiotemporal Characteristics Of Sensorimotor Neuro-magnetic Rhythms Related To Thumb Movement. *Neuroscience* **60** (2): 537-550.

Sauseng P, Klimesch W, Stadler W, et al. (2005). A shift of visual spatial attention is selectively associated with human EEG alpha activity. *European Journal Of Neuroscience* **22** (11): 2917-2926.

Schall JD und Thompson KG (1999). Neural selection and control of visually guided eye movements. *Annual Review Of Neuroscience* **22**: 241-259.

Shaw ML und Shaw P (1977). Optimal Allocation Of Cognitive Resources To Spatial Locations. *Journal Of Experimental Psychology-Human Perception And Performance* **3** (2): 201-211.

Silver MA, Ress D und Heeger DJ (2007). Neural correlates of sustained spatial attention in human early visual cortex. *Journal Of Neurophysiology* **97** (1): 229-237.

Siman-Tov T, Mendelsohn A, Schonberg T, et al. (2007). Bihemispheric leftward bias in a Visuospatial attention-related network. *Journal Of Neuroscience* **27** (42): 11271-11278.

Singer W (1993). Synchronization Of Cortical Activity And Its Putative Role In Information-Processing And Learning. *Annual Review Of Physiology* **55**: 349-374.

Singer W (1999). Time as coding space? *Current Opinion In Neurobiology* **9** (2): 189-194.

Slotnick SD, Schwarzbach J und Yantis S (2003). Attentional inhibition of visual processing in human striate and extrastriate cortex. *Neuroimage* **19** (4): 1602-1611.

Smith AT, Singh KD und Greenlee MW (2000). Attentional suppression of activity in the human visual cortex. *Neuroreport* **11** (2): 271-277.

Somers DC, Dale AM, Seiffert AE und Tootell RBH (1999). Functional MRI reveals spatially specific attentional modulation in human primary visual cortex. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* **96** (4): 1663-1668.

Stein A, Chiang C und König P (2000). Top-down processing mediated by interareal synchronization. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* **97** (26): 14748-14753.

Steriade M, McCormick DA und Sejnowski TJ (1993). Thalamocortical Oscillations In The Sleeping And Aroused Brain. *Science* **262** (5134): 679-685.

Stopfer M, Bhagavan S, Smith BH und Laurent G (1997). Impaired odour discrimination on desynchronization of odour-encoding neural assemblies. *Nature* **390** (6655): 70-74.

Stryker MP (1989). Cortical physiology. Is grandmother an oscillation? *Nature* **338** (6213): 297-8.

Sylvester CM, Jack AI, Corbetta M und Shulman GL (2008). Anticipatory suppression of nonattended locations in visual cortex marks target location and predicts perception. *Journal of Neuroscience* **28** (26): 6549-56.

Sylvester CM, Jack AI, Corbetta M und Shulman GL (2008). Anticipatory suppression of nonattended locations in visual cortex marks target location and predicts perception. *Journal Of Neuroscience* **28** (26): 6549-6556.

Tallon-Baudry C (2009). The roles of gamma-band oscillatory synchrony in human visual cognition. *Frontiers In Bioscience* **14**: 321-332.

Tallon-Baudry C, Bertrand O, Henaff MA, Isnard J und Fischer C (2005). Attention modulates gamma-band oscillations differently in the human lateral occipital cortex and fusiform gyrus. *Cerebral Cortex* **15** (5): 654-662.

Tanaka K (1997). Mechanisms of visual object recognition: monkey and human studies. *Current Opinion In Neurobiology* **7** (4): 523-529.

Thut G, Nietzel A, Brandt SA und Pascual-Leone A (2006). alpha-Band electroencephalographic activity over occipital cortex indexes visuospatial attention bias and predicts visual target detection. *Journal Of Neuroscience* **26** (37): 9494-9502.

Thut G, Nietzel A und Pascual-Leone A (2005). Dorsal posterior parietal rTMS affects voluntary orienting of visuospatial attention. *Cerebral Cortex* **15** (5): 628-638.

Tootell RBH, Hadjikhani N, Hall EK, et al. (1998). The retinotopy of visual spatial attention. *Neuron* **21** (6): 1409-1422.

Trenner M, Heekeren H, Bauer M, et al. (2008). What happens in between? Human oscillatory brain activity related to crossmodal spatial cueing. *PLoS ONE* **3** (1).

Treue S (2006). Neuronale Grundlagen von Aufmerksamkeit. In: Neuropsychologie. Hrsg. H-O Karnath und PH Thier. 2. Auflage. Berlin-Heidelberg, Springer.

Ungerleider LG (1995). Functional Brain Imaging Studies Of Cortical Mechanisms For Memory. *Science* **270** (5237): 769-775.

Ungerleider LG und Mishkin M (1982). Two cortical visual systems. In: Analysis of Visual Behavior . Hrsg. J Ingle, MA Goodale und RJW Mansfield. Cambridge, MIT Press. 549-580.

Van Dijk H, Schoffelen JM, Oostenveld R und Jensen O (2008). Prestimulus oscillatory activity in the alpha band predicts visual discrimination ability. *Journal Of Neuroscience* **28** (8): 1816-1823.

Vanduffel W, Tootell RBH und Orban GA (2000). Attention-dependent suppression of metabolic activity in the early stages of the macaque visual system. *Cerebral Cortex* **10** (2): 109-126.

Vidal JR, Chaumon M, O'Regan JK und Tallon-Baudry C (2006). Visual grouping and the focusing of attention induce gamma-band oscillations at different frequencies in human magnetoencephalogram signals. *Journal Of Cognitive Neuroscience* **18** (11): 1850-1862.

Watson DG und Humphreys GW (1997). Visual marking: Prioritizing selection for new objects by top-down attentional inhibition of old objects. *Psychological Review* **104** (1): 90-122.

Welford A (1952). The "psychological refractory period" and the timing of high speed performance—A review and a theory. *British Journal of Psychology* **43**: 2- 19.

Wilke M, Logothetis NK und Leopoldt DA (2006). Local field potential reflects perceptual suppression in monkey visual cortex. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* **103** (46): 17507-17512.

Womelsdorf T und Fries P (2007). The role of neuronal synchronization in selective attention. *Current Opinion In Neurobiology* **17** (2): 154-160.

Womelsdorf T, Fries P, Mitra PP und Desimone R (2006). Gamma-band synchronization in visual cortex predicts speed of change detection. *Nature* **439** (7077): 733-736.

Worden MS, Foxe JJ, Wang N und Simpson GV (2000). Anticipatory biasing of visuospatial attention indexed by retinotopically specific alpha-band electroencephalography increases over occipital cortex. *Journal Of Neuroscience* **20** (6): 1 - 6.

Wrobel A (2000). Beta activity: a carrier for visual attention. *Acta Neurobiologiae Experimentalis* **60** (2): 247-260.

Wyart V und Tallon-Baudry C (2008). Neural dissociation between visual awareness and spatial attention. *Journal Of Neuroscience* **28** (10): 2667-2679.

Yamagishi N, Callan DE, Anderson SJ und Kawato M (2008). Attentional changes in pre-stimulus oscillatory activity within early visual cortex are predictive of human visual performance. *Brain Research* **1197**: 115-122.

Yamagishi N, Callan DE, Goda N, et al. (2003). Attentional modulation of oscillatory activity in human visual cortex. *Neuroimage* **20** (1): 98-113.

Yamagishi N, Goda N, Callan DE, Anderson SJ und Kawato M (2005). Attentional shifts towards an expected visual target alter the level of alpha-band oscillatory activity in the human calcarine cortex. *Cognitive Brain Research* **25** (3): 799-809.

Zeki S (1980). The Representation Of Colors In The Cerebral-Cortex. *Nature* **284** (5755): 412-418.

Zeki S (1980). Response Properties Of Cells In The Middle Temporal Area (Area Mt) Of Owl Monkey Visual-Cortex. *Proceedings Of The Royal Society Of London Series B-Biological Sciences* **207** (1167): 239-248.

Zschocke S (2002). *Klinische Elektroenzephalographie*. 2. Auflage. Berlin, Springer.

Danksagung

Ich danke Prof. Dr. Stephan Brandt für die Aufnahme in seine Arbeitsgruppe und die Betreuung dieser Arbeit.

Ich danke Prof. Dr. Alvaro Pascual-Leone für die Möglichkeit, in seinem Labor die Experimente für diese Arbeit durchzuführen und die engagierte Begleitung während der Entwicklung der Fragestellung und der Auswertung der Daten.

Besonders herzlich danke ich Dr. Gregor Thut für seine intensive praktische Anleitung und Hilfestellung zu jeder Phase dieser Arbeit, an deren Entstehung er entscheidenden Anteil trägt.

Ich danke allen Mitgliedern der „Vision & Motor System Group“ der Klinik für Neurologie der Charité für die angenehme Atmosphäre und den bereichernden Austausch. Insbesondere Dr. Antje Kraft danke ich für die vielen hilfreichen Anregungen und die Durchsicht der Arbeit.

Ich danke dem Biomedical Exchange Program (BMEP), dem Deutschen Akademischen Austausch Dienst (DAAD) und dem Beth Israel Deaconess Hospital für die logistische und finanzielle Ermöglichung des Forschungsaufenthaltes in Boston, USA.

Meiner Familie in Bornheim und Berlin danke ich für ihre Unterstützung und Geduld.

Lebenslauf

Mein Lebenslauf wird aus Datenschutzgründen in der elektronischen Version meiner Arbeit nicht mit veröffentlicht.

Mein Lebenslauf wird aus Datenschutzgründen in der elektronischen Version meiner Arbeit nicht mit veröffentlicht.

Publikationen

Während meiner Tätigkeit als Doktorandin sind unter Betreuung von Prof. Dr. Stephan Brandt (Neurologische Klinik, Universitätsmedizin Charité, Berlin NeuroImaging Center und Bernstein Center for Computational Neuroscience Berlin) und Prof. Dr. Alvaro Pascual-Leone (Center for Noninvasive Brain Stimulation, Harvard Medical School, and Beth Israel Deaconess Medical Center, Boston, USA) folgende wissenschaftliche Vorträge, Kurzbeiträge und Veröffentlichungen unter meiner Mitwirkung entstanden:

Originalarbeiten:

Thut G., Nietzel A., Pascual-Leone A.

Dorsal posterior parietal rTMS affects voluntary orienting of visuospatial attention.

Cerebral Cortex. 2005 May;15(5):628-38

Thut G., Nietzel A., Brandt S. A., Pascual-Leone A.

Alpha-band electroencephalographic (EEG) activity over occipital cortex indexes visuospatial attention bias and predicts visual target detection. Journal of Neuroscience.

2006 Sep 13;26(37):9494-50

Kongressbeiträge:

Nietzel A., Thut G., Pascual-Leone A.

Does lateralization of occipital alpha predict perceptual bias in a spatial cueing paradigm ? Poster, 9th Annual Meeting of the Organization for Human Brain Mapping, NY, USA, 18.-22. Juni, 2003

Nietzel A., Thut G., Pascual-Leone A.

Biasing of visuospatial attention indexed by lateralization of occipital alpha.

Vortrag, 14th European Students' Conference, Berlin, 4.-9. November 2003

Thut G., Nietzel A., Pascual-Leone A.

Differential effects of parietal rTMS on sustained and transient visuo-spatial attention.
Vortrag, Meeting of the Society of Neuroscience, New Orleans, 8.-12. November 2003

Thut G., Nietzel A., Pascual-Leone A.

Repetitive transcranial magnetic stimulation (rTMS) over posterior parietal cortex affects orienting of visuospatial attention under endogenous control. Poster, Joint Meeting of the Swiss Society for Neuroscience and the Swiss Society of Behavioral Neurology, Lausanne, 17. Januar 2004

Thut G., Nietzel A., Pascual-Leone A.

Differential distribution of alpha-band EEG activity over occipital cortex indexes visuo-spatial attention bias and predicts visual target detection. Poster, 16th Meeting of the International Society for Brain Electromagnetic Topography, Bern, 5.-8. Oktober 2005

Selbstständigkeitserklärung

Ich, Annika Brigitta Nietzel, erkläre, dass ich die vorgelegte Dissertation mit dem Thema: „**Korrelate der verdeckten Verschiebung visueller Aufmerksamkeit im Alpha-Band des menschlichen EEG**“ selbst verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt, ohne die (unzulässige) Hilfe Dritter verfasst und auch in Teilen keine Kopien anderer Arbeiten dargestellt habe.

Datum

Unterschrift