

Aus der Neurologischen Klinik
der Medizinischen Fakultät Charité
Universitätsmedizin Berlin

DISSERTATION

Stationäre Aufmerksamkeit und visuelle Suche in Halbfeldern

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

vorgelegt der Medizinischen Fakultät Charité – Universitätsmedizin Berlin

von Wieland Heinrich Sommer

aus München

Gutachter: 1. Prof. Dr. med. S. A. Brandt
 2. Prof. Dr. I. Wartenburger
 3. Prof. Dr. rer. nat. N. Kathmann

Datum der Promotion: 3. September 2010

DANKSAGUNG

Dieses Dissertationsprojekt war nur durch die intensive fachliche Betreuung und die Zusammenarbeit mit verschiedenen Kollegen und Wissenschaftlern möglich. Mein besonderer Dank gilt dabei zwei Personen: Prof. Dr. Stephan Brandt, dem Leiter der Arbeitsgruppe „Vision & Motor Research Group“ der Neurologischen Klinik der Charité und Betreuer meiner Dissertation und Dr. Antje Kraft, die mich im Rahmen dieser Arbeit mit den neurowissenschaftlichen Grundlagen und der Methodik vertraut gemacht haben und an der Planung und Durchführung dieser Studie einen großen Anteil hat.

Des Weiteren bedanke ich mich bei den anderen Mitgliedern der „Vision & Motor System Research Group“ der Neurologischen Klinik der Charité und dem Berlin NeuroImaging Center, insbesondere meinen Kollegen Martin Köhnlein, Kerstin Irlbacher, Manuel Olma, Aki Naito, Sein Schmidt, Nele Pape, Stefanie Kehrer, Radek Cichy, Jan Brocke, Carsten Finke, Mischa Braun, Florian Ostendorf und Maja Trenner.

Bei Professor Dr. Andreas Herz vom Bernstein Center for Computational Neuroscience, München und bei Professor Dr. Dieter Jaeger vom Department of Biology der Emory University in Atlanta möchte ich mich für die interessante Sommerakademie der Studienstiftung des deutschen Volkes mit dem Titel „Time in the Brain“ bedanken, die 2003 in Alpbach stattfand und bei der mein Interesse für neurowissenschaftliche Fragestellungen geweckt wurde.

Für die finanzielle Unterstützung schulde ich der Neurologischen Klinik der Charité, dem Bernstein Center for Computative Neuroscience und der Studienstiftung des deutschen Volkes meinen besten Dank.

Bei meiner Freundin, Veronika Eberle, möchte ich mich herzlich für die vielfältige Unterstützung bedanken. Schließlich möchte ich meinen Eltern, Monika und Bernhard Sommer besonderen Dank aussprechen.

VORWORT

Während meiner Tätigkeit als Doktorand sind unter Betreuung von Prof. Dr. Stephan Brandt (Neurologische Klinik, Universitätsmedizin Charité, Berlin NeuroImaging Center und Bernstein Center for Computational Neuroscience Berlin) folgende wissenschaftliche Vorträge, Kurzbeiträge und Veröffentlichungen unter meiner Mitwirkung entstanden:

Originalarbeiten

Dynamic spatial coding within the dorsal frontoparietal network during a visual search task.

Sommer W.H.*, Kraft A.*, Schmidt S., Olma M.C., Brandt S.A. PLoS ONE. 2008 Sep 9;3(9):e3167.

Dynamic Upper and Lower Visual Field Preferences within the Human Dorsal Frontoparietal Attention Network

Kraft A.*, **Sommer W.H.***, Schmidt S., Brandt S.A. (accepted; Human Brain Mapping)

* **geteilte Erstautorschaft**

Vorträge

Sommer W.H., Kraft, A., Olma, M., Schmidt, S. & Brandt, S.A (2007). *Different patterns of contralateral preference for spatial orienting and visual search*. 14th European Conference on Eye Movements.

Kurzbeiträge

Sommer W.H., Kraft, A., Naito, A., Bruhn, H., & Brandt, S.A. (2006). *Topography and lateralization in the frontoparietal network during covert spatial orienting and visual search revealed by fMRI*. Human Brain Mapping Abstracts.

Sommer W.H., Kraft, A., Naito, A., Bruhn, H., & Brandt, S.A. (2006). *Topography and lateralisation in Frontal Eye Fields during covert spatial orienting and visual search revealed by fMRI*. Klinische Neurophysiologie Abstracts.

Sommer W.H., Kraft, A., Olma, M., Schmidt, S. & Brandt, S.A (2007). *Different patterns of contralateral preference for spatial orienting and visual search*. European Conference on Eye Movements Abstracts.

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
1.1	Visuell-räumliche Aufmerksamkeit	1
1.2	Verarbeitung visuell-räumlicher Aufmerksamkeit	4
1.3	Asymmetrische Verarbeitung der Halbfelder	6
1.3.1	Asymmetrische Verarbeitung des linken und rechten Halbfeldes	7
1.3.2	Asymmetrische Verarbeitung des oberes und unteres Halbfeldes	12
1.4	Fragestellung	14
2	Methoden	16
2.1	fMRT: Prinzip und Technik	16
2.2	Aufmerksamkeitsparadigma	19
2.3	Probanden	22
2.4	Durchführung der Experimente	22
2.4.1	Verhaltensexperimente	22
2.4.2	Hauptexperimente	23
2.5	Datenanalyse	24
3	Ergebnisse	29
3.1	Halbfeldpräferenz: linkes vs. rechtes Halbfeld	30
3.1.1	Verhaltensdaten	30
3.1.2	fMRT Ergebnisse	30
3.1.3	Weitere Ergebnisse	32
3.2	Halbfeldpräferenzen: Oberes vs. unteres Halbfeld	37
3.2.1	Verhaltensdaten	37
3.2.2	fMRT Ergebnisse	37
3.2.3	Weitere Ergebnisse	39
4	Diskussion:	44
4.1	Vergleich: Linkes vs. rechtes Halbfeld	44
4.2	Vergleich: Oberes vs. unteres Halbfeld	49
4.3	Generelle Diskussionspunkte	52
4.4	Abschließende Beantwortung der Fragestellung aus Kapitel 1.4	55
4.5	Zusammenfassung	58
5	Literaturangaben	60
6	Lebenslauf	66
7	Eidesstattliche Erklärung	67

1 Einleitung

1.1 Visuell-räumliche Aufmerksamkeit

Aufmerksamkeit ist ein kognitiver Selektionsmechanismus, der aus einer Vielzahl der einströmenden Informationen diejenigen auswählt, die für den Organismus von Bedeutung sind. Eine der ersten wissenschaftlichen Definitionen der Aufmerksamkeit stammt von William James (1890):

„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“.

Funktion visuell-räumlicher Aufmerksamkeit

Visuell-räumliche Aufmerksamkeit wird bei der Ausführung von Augenbewegungen verwendet. Die Funktion visuell-räumlicher Aufmerksamkeit kann an diesem Beispiel anschaulich dargestellt werden:

Bei der Betrachtung einer visuellen Szene besteht das Explorationsverhalten aus Fixationsphasen und ruckartigen Augenbewegungen (Sakkaden). Während der Fixationsphasen wird ein Objekt von Interesse auf der Fovea abgebildet. Durch Sakkaden wird die Fovea auf den nächsten Ort gerichtet. Visuelle Aufmerksamkeit ist der Hauptmechanismus für die Auswahl des Objektes, auf das die nächste Sakkade gerichtet werden soll. Sie wird häufig mit diesem Prozess gleichgesetzt (Colby und Goldberg, 1999; Andersen und Gnadt, 1989). Des Weiteren ist sie für alle visuell gesteuerten Handlungen, so zum Beispiel auch bei Greif- und Zielbewegungen notwendig.

Visuelle Aufmerksamkeit kann auf verschiedene Modalitäten gerichtet werden, unter anderem auf räumliche Information, Farbe, Form und Bewegung (Duncan und Humphreys, 1989). Die am frühesten bekannte und mittlerweile am besten untersuchte Modalität ist die räumliche Komponente der Aufmerksamkeit (Posner et al., 1980; Shaw und Shaw, 1977).

Visuell-räumliche Aufmerksamkeit kann entweder endogen oder exogen ausgerichtet werden. Endogen bedeutet, dass eine bewusste Verschiebung der Aufmerksamkeit erfolgt. Dies wird auch als „Top-down“ Prozess gesehen, also als Einfluss von hierarchisch höheren Positionen auf die frühen Areale der Verarbeitung. Exogen hingegen bedeutet, dass Aufmerksamkeit

durch einen Reiz erfasst wird und unbewusst zum Beispiel auf ein hervorstechendes Objekt gelenkt wird. Exogene Aufmerksamkeit wird als „Bottom-up“ Prozess gesehen: Dabei beeinflusst visuelle Information aus den frühen visuellen Arealen (z.B. primäre Sehrinde V1 oder V2) höher positionierte Areale des hierarchisch aufgebauten visuellen Systems (Posner und Petersen, 1990a).

Visuell-räumliche Aufmerksamkeit kann verdeckt oder offen ausgerichtet werden (Beauchamp et al., 2001). Verdeckt bedeutet, dass keine Augenbewegungen verwendet werden; offen ausgerichtete Aufmerksamkeit hingegen benötigt Augenbewegungen. Da sich diese Arbeit ausschließlich mit verdeckter Aufmerksamkeit befasst, ist im Nachfolgenden bei Erwähnung visuell-räumlicher Aufmerksamkeit automatisch verdeckte Aufmerksamkeit gemeint.

Stationäre Aufmerksamkeit und visuelle Suche

Bei der experimentellen Untersuchung visuell-räumlicher Aufmerksamkeit wurden verschiedene Paradigmen verwendet, die unterschiedliche Teilfunktionen der Aufmerksamkeit verwenden. Zwei häufige Teilfunktionen sind hier definiert:

1. **Stationäre Aufmerksamkeit:** Der Aufmerksamkeitsfokus wird auf eine Position im Gesichtsfeld ausgerichtet und bleibt dort stationär. Ein sehr bekanntes Aufmerksamkeitsparadigma, das stationäre Aufmerksamkeit untersucht, ist das Experiment von Michael Posner (Posner et al., 1980) (siehe Abbildung 1a, Seite 3).
2. **Visuelle Suche:** Ein Zielobjekt muss unter anderen Objekten, sogenannten Distraktoren, gefunden werden (Duncan und Humphreys, 1989; Horowitz und Wolfe, 1998; Donner et al., 2000; Donner et al., 2002; Wolfe, 2003; Donner, 2003; Treisman und Gelade, 1980). Dabei steuert der Aufmerksamkeitsfokus innerhalb des Gesichtsfeldes verschiedene Positionen an, bis das Zielobjekt gefunden wurde, oder bis der Proband sicher ist, dass kein Zielobjekt vorhanden ist (Donner et al., 2000; Donner et al., 2002; Wolfe, 1998) (siehe Abbildung 1b, Seite 3).

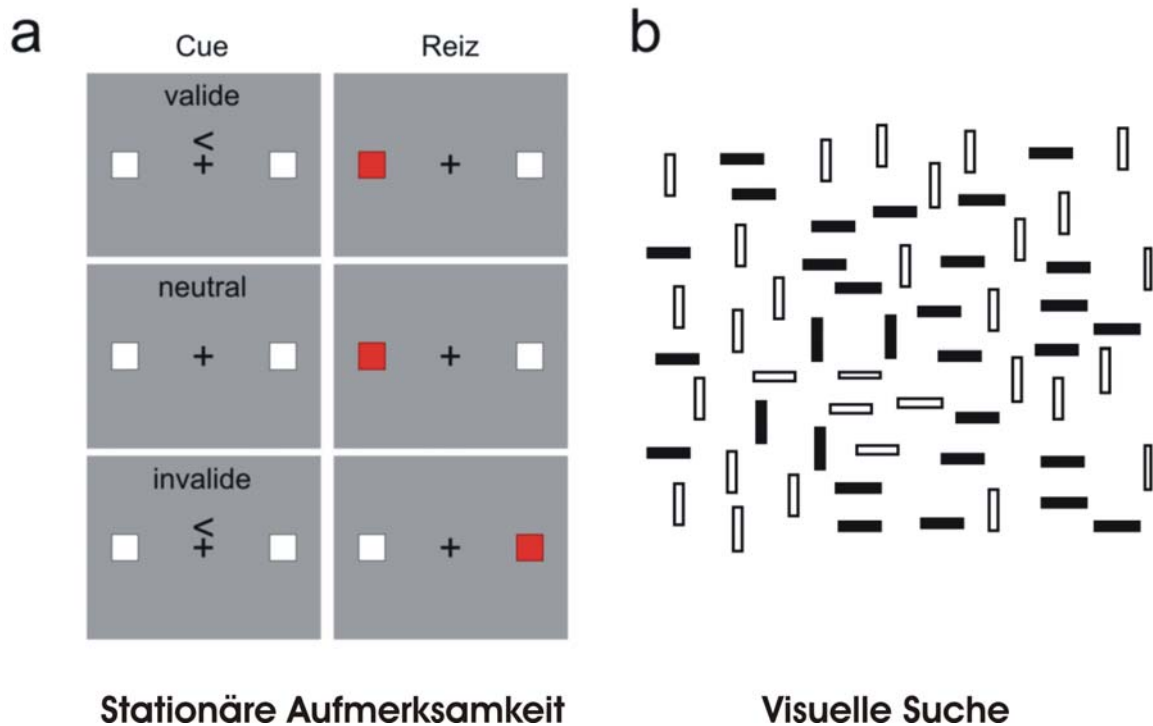


Abbildung 1

a: Posner Paradigma: Paradigma zur Veranschaulichung des Effekts stationärer Aufmerksamkeit. Die Probanden mussten kontinuierlich das zentrale Kreuz fixieren. Ein Hinweisreiz (Cue) zeigte auf die Position, an der mit einer 80%igen Wahrscheinlichkeit im Anschluss der Reiz dargeboten wurde. Die Aufgabe bestand darin, so schnell wie möglich einen Knopf zu drücken, sobald der Reiz sichtbar wurde (Posner et al., 1980).

b: Visuelles Suchparadigma. Dem Probanden werden verschiedene Zielreize über das gesamte Gesichtsfeld dargeboten. Zielreize unterscheiden sich durch gewisse Merkmale oder Merkmalsverknüpfungen: In diesem Beispiel sollten horizontale weiße Linien oder vertikale schwarze Linien identifiziert werden (Abbildung aus Wolfe et al. (Wolfe, 1998).

Stationäre Aufmerksamkeit und visuelle Suche unterscheiden sich folglich in der „Dynamik des Aufmerksamkeitsfokus“: Bei stationärer Aufmerksamkeit wird der Fokus nur initial verschoben und bleibt anschließend stationär, während er bei visueller Suche durch das Gesichtsfeld verschoben wird. Diese beiden Teilfunktionen unterscheiden sich jedoch dadurch, dass stationäre Aufmerksamkeit eher ein „Top-down“ Prozess ist, also eher endogene Aufmerksamkeit verwendet, wohingegen visuelle Suche je nach Paradigma und Salienz des Zielreizes endogene und exogene Aufmerksamkeit benötigt (Donner et al., 2000).

1.2 Verarbeitung visuell-räumlicher Aufmerksamkeit

Beim Primaten erreicht visuelle Information von der Retina vor allem über das Corpus geniculatum laterale mit der vierten Synapse die primäre Sehrinde (V1). Bereits zwischen Retina und primärer Sehrinde besteht eine funktionelle Trennung der visuellen Information, so zum Beispiel im Corpus geniculatum laterale. Ab der primären Sehrinde erfolgt eine Weiterleitung, die teilweise hierarchisch, teilweise parallel organisiert ist. Eine Neusortierung der visuellen Information findet in zwei Pfaden statt, einem ventralen und einem dorsalen Pfad.

Nach der Theorie von Ungerleider und Mishkin handelt es sich hierbei um den sogenannten „Was“-Pfad, der ventral gelegen ist, und den „Wo“-Pfad, der dorsal gelegen ist (Ungerleider und Mishkin, 1982) (siehe Abbildung 2, Seite 5). Der ventrale Pfad verarbeitet vorwiegend foveales Sehen. Er dient der Wahrnehmung von Objekten und verläuft von der primären Sehrinde (V1) zum inferotemporalen Cortex. Die einzelnen Areale innerhalb dieses Pfads zeigen eine Spezialisierung für Farbe, Form oder sogar spezielle Objekte. Die Spezialisierung geht dabei so weit, dass es Areale gibt, die spezifisch der Gesichtserkennung dienen (Hemond et al., 2007). Im Gegensatz dazu wird im dorsalen Pfad das komplette Gesichtsfeld repräsentiert. Dieser Pfad verläuft von der primären Sehrinde in den posterioren parietalen Cortex, speziell in verschiedene Regionen entlang des intraparietalen Sulcus (IPS) und bis zu präfrontalen Regionen, wie dem frontalen Augenzentrum (Frontal Eye Field, FEF). Dieser Pfad ist auf die räumlichen Informationen des visuellen Systems spezialisiert und ist zum Beispiel an der Detektion von Bewegung oder der visuellen Kontrolle von Bewegungsmustern beteiligt (Danckert und Goodale, 2003).

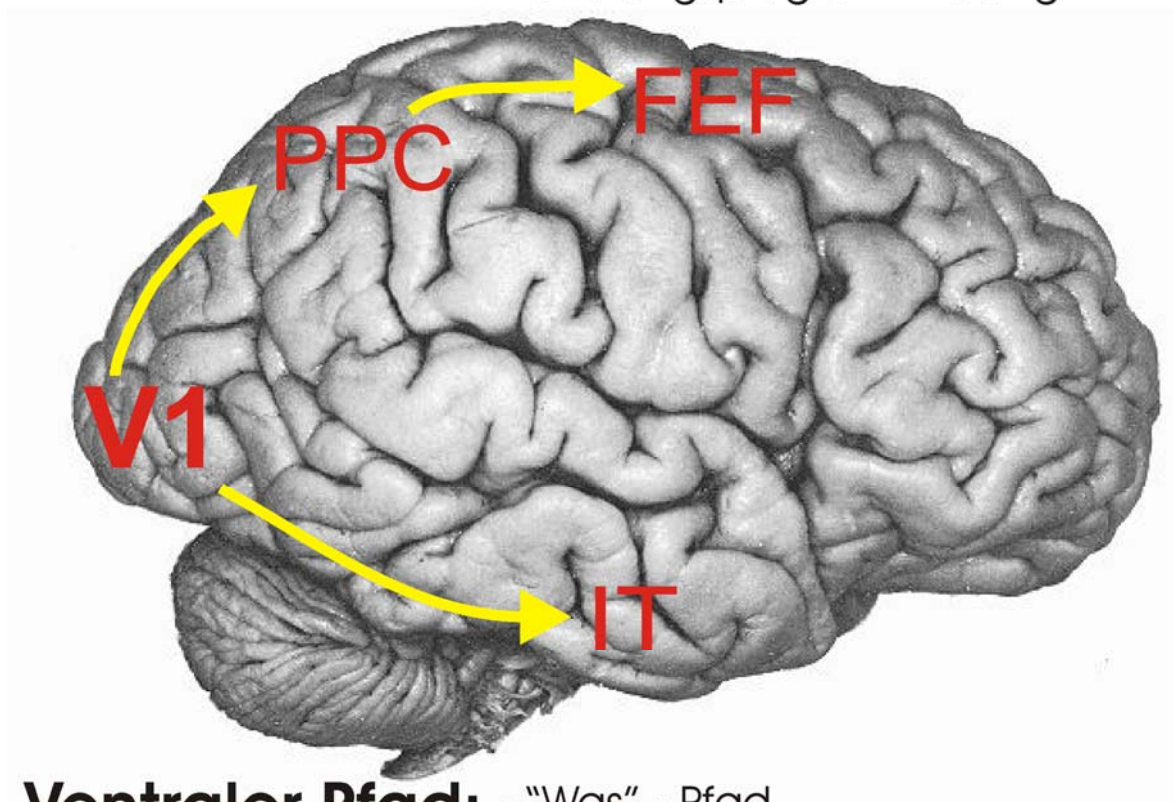
Zehn Jahre später wurde die Theorie zur Funktion des dorsalen Pfades durch Goodale und Milner modifiziert (Goodale und Milner, 1992): Sie berichteten, dass der dorsale Pfad visuell-gesteuerte Zielbewegungen koordiniert. In den Regionen des dorsalen Pfades kommt es zur sensomotorischen Integration, die für die Programmierung von Bewegungen notwendig ist. Somit kommen die Autoren zu dem Schluss, dass der dorsale Pfad eher als „Wie“-Pfad angesehen werden muss (siehe Abbildung 2, Seite 5).

Weitere Untersuchungen von Dijkerman et al. kamen zu dem Ergebnis, dass der dorsale Pfad die Programmierung von Bewegungen steuert, während der ventrale der Planung von Bewegungen dient (Dijkerman und de Haan, 2007; McIntosh und Schenk, 2009). Mit „Programmierung“ ist dabei der Prozess der Koordination und Ausführung von Bewegungen

gemeint, während unter „Planung“ die Selektion von handlungsrelevanten Objekten und Bewegungen zu verstehen ist.

Eine weiterer Unterschied zwischen ventralem und dorsalem Pfad besteht in der Segregation von zentraler visueller Information, die auf der Fovea oder parafoveal abgebildet wird (ventraler Pfad) und peripherer visueller Information (dorsaler Pfad) (Danckert und Goodale, 2003).

Dorsaler Pfad: - “Wo” - Pfad / “Wie” - Pfad
- periphere visuelle Information
- Handlungsprogrammierung



Ventraler Pfad: - “Was” - Pfad
- zentrale visuelle Information
- Handlungsplanung

Abbildung 2

Zusammenfassung des aktuellen Wissensstands der Theorien zu visueller Verarbeitung im ventralen und dorsalen Pfad. V1: Area striata; PPC: Posteriorer parietaler Cortex; FEF: Frontales Augenfeld; IT: Inferotemporaler Cortex.

Bei visuell-räumlicher Aufmerksamkeit ist vor allem der dorsale Pfad involviert, wie mithilfe der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT) nachgewiesen wurde. Aktivierungskarten¹ fanden sich sowohl für stationäre Aufmerksamkeit, als auch für visuelle Suchaufgaben innerhalb der Regionen des frontoparietalen Netzwerkes beider Hemisphären (Donner et al., 2000; Donner et al., 2002; Beauchamp et al., 2001; Müller et al., 2003b; Schluppeck et al., 2005).

1.3 Asymmetrische Verarbeitung der Halbfelder

In der Sehbahn besteht ab dem Chiasma opticum eine weitgehende Präferenz für das kontralaterale Halbfeld, das bedeutet, dass die linke Hemisphäre das rechte Gesichtsfeld verarbeitet und umgekehrt. Dies kann in V1 nachgewiesen werden. Allerdings wurden in den letzten Jahren für die weitere Verarbeitung im ventralen und dorsalen Pfad gegensätzliche Ergebnisse über eine asymmetrische Verarbeitung der Gesichtsfelder gefunden. Diese sollen in diesem Abschnitt vor allem für den dorsalen Pfad beschrieben werden.

Es bestehen seit langem Hinweise darauf, dass visuelle Aufmerksamkeit in den Hemisphären asymmetrisch verarbeitet wird (Lateralisierung) und dass auch die Halbfelder in den beiden Hemisphären unterschiedlich repräsentiert werden (Halbfeldpräferenz).

1. **Lateralisierung** bedeutet eine funktionelle Asymmetrie der Verarbeitung von Informationen. So besteht eine funktionale Spezialisierung der Großhirnhemisphären. Beispielsweise wissen wir, dass Sprache vorwiegend in der linken Hemisphäre verarbeitet wird. Ebenso wird stationäre Aufmerksamkeit eher durch die linke Hemisphäre verarbeitet, während visuelle Suche eine Lateralisierung in die rechte Hemisphäre aufweist (Donner et al., 2002)
2. **Halbfeldpräferenz** beschreibt eine Spezialisierung eines Areals auf einen Teil des Gesichtsfeldes. In der primären Sehrinde der linken Hemisphäre wird das rechte Gesichtsfeld abgebildet und umgekehrt. Wenn man das linke bzw. rechte Halbfeld vergleicht, spricht man entweder von kontralateraler oder ipsilateraler Präferenz. Im Bezug auf visuelle Aufmerksamkeit bedeutet kontralaterale Präferenz, dass eine Region vor allem Aktivierung zeigt, wenn ein Stimulus oder der Aufmerksamkeitsfokus im kontralateralen Halbfeld liegt.

¹ Der Begriff „Aktivierungskarte“ bezeichnet ein in der fMRT gefundenes Muster neuronaler Aktivität oder eine Aktivierung in umschriebenen Regionen entlang bekannter Netzwerke. „Aktivierungskarte“ ist nur eine annähernde Beschreibung für die komplexen Muster neuronaler Aktivität und kommt vom angloamerikanischen „activation map“. Da diese Arbeit wiederholt Aktivierungsmuster in kortikalen Regionen behandelt, wird aus Gründen der Einfachheit der Begriff „Aktivierungskarte“ verwendet.

1.3.1 Asymmetrische Verarbeitung des linken und rechten Halbfeldes

Von den oben genannten Asymmetrien der Halbfelder ist jene zwischen linkem und rechtem Halbfeld die am besten untersucht. Dies hängt mit dem klinischen Bild des Neglektsyndroms zusammen, das eindrucksvoll die Funktions- und Hemisphärenspezialisierung widerspiegelt. Im Nachfolgenden werden zuerst experimentelle Ergebnisse zu der Verarbeitung des linken und rechten Halbfeldes beschrieben und diskutiert. Anschließend folgen klassische Läsionsstudien und eine Erklärung, wie diese zu Erkenntnissen des Neglekts führten.

Experimentelle Untersuchungen der Halbfeldverarbeitung:

Sowohl in den Verhaltensexperimenten, als auch mithilfe von bildgebenden Verfahren wurden zahlreiche Untersuchungen durchgeführt, um die Verarbeitung der Halbfelder zu untersuchen (Schwartz et al., 2005; Vandenberghe et al., 2005; Heilman und Van Den, 1980; Pouget und Driver, 2000; Corbetta et al., 1993; Corbetta et al., 1995). Hier wurden Hinweise darauf gefunden, dass das linke Aufmerksamkeitsnetzwerk die kontralaterale Seite, also das rechte Halbfeld verarbeitet, während die rechte Hemisphäre beide Halbfelder abbildet (siehe Abbildung 3b, Seite 8). Es wurden Paradigmen verwendet, wie zum Beispiel eine periphere Detektionsaufgabe oder eine zentrale Detektionsaufgabe, mit variierenden peripheren Distraktoren (Schwartz et al., 2005).

In den letzten Jahren wurden allerdings auch Ergebnisse publiziert, die keine Asymmetrien bei der Verarbeitung zeigen, sondern so interpretiert werden, dass beide Hemisphären jeweils das kontralaterale Halbfeld verarbeiten (Silver et al., 2005; Hagler, Jr. und Sereno, 2006; Sereno et al., 2001; Schluppeck et al., 2005) (siehe Abbildung 3a, Seite 8). Allerdings wurden hier unterschiedliche Paradigmen verwendet, die möglicherweise tatsächlich andere Lateralisierungscharakteristika aufweisen. Eines der hierbei verwendeten Paradigmen benötigte die Ausführung von Sakkaden, die auf periphere Ziele gerichtet wurden (Schluppeck et al., 2005). Ein anderes Paradigma, das zu keiner Asymmetrie führte, war eine Arbeitsspeicheraufgabe („n-back working memory task“), bei der der Aufmerksamkeitsfokus im Kreis von einer Position zur nächsten springt (Hagler, Jr. und Sereno, 2006). Ein drittes Paradigma bestand aus einer Aufgabe, bei der der Aufmerksamkeitsfokus kontinuierlich von dem zentralen Fixationskreuz zu peripheren Positionen verdeckt verschoben werden musste (Silver et al., 2005).

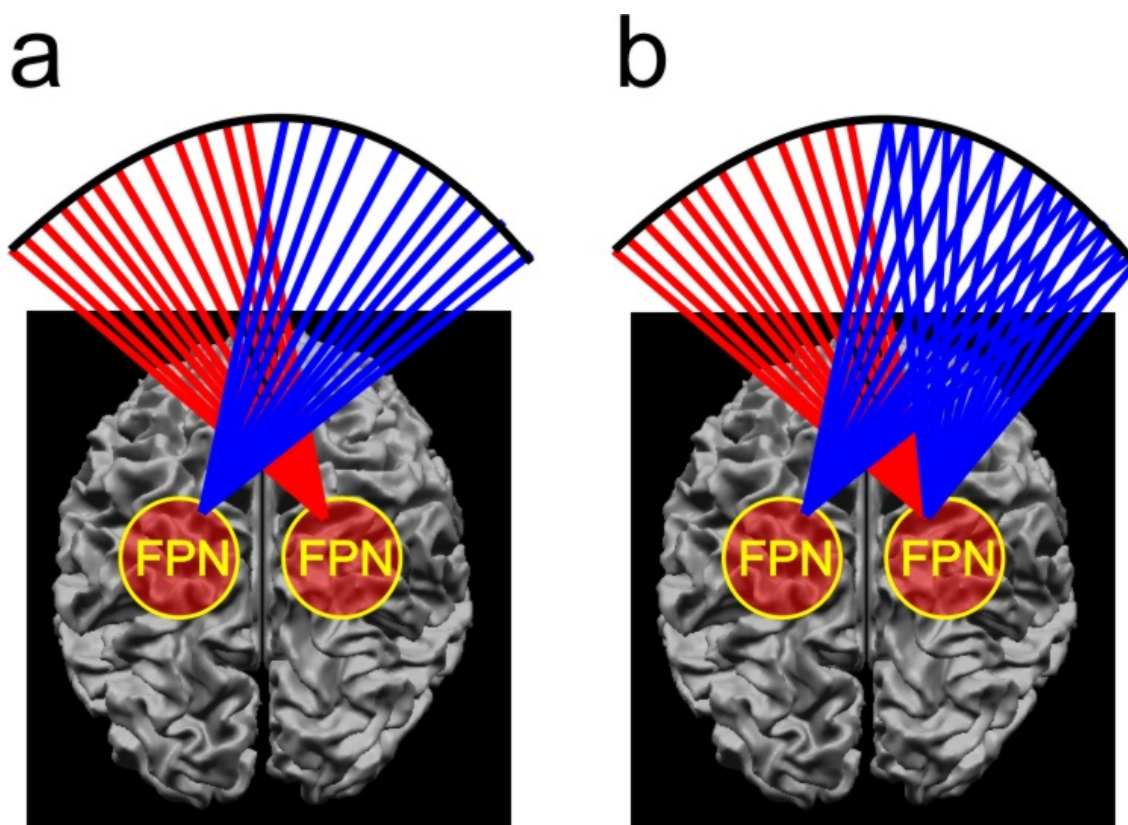


Abbildung 3

Modelle der hemisphärischen Verarbeitung der Halbfelder. Craniale Ansicht der Oberflächenrekonstruktionen beider Hemisphären mit schematischer Darstellung des frontoparietalen Netzwerkes (FPN). Rote Linien zeigen eine Abbildung des linken Halbfeldes, blaue Linien eine Abbildung des rechten Halbfeldes. a: Beidseitige Abbildung des kontralateralen Halbfeldes; b: Asymmetrische Abbildung der Halbfelder mit kontralateraler Präferenz in der linken Hemisphäre und sowohl ipsi- als auch kontralateraler Abbildung in der rechten Hemisphäre.

Während die erstgenannten Studien in diesem Abschnitt eine asymmetrische Halbfeldverarbeitung nachwiesen, wurde dies durch die letztgenannten Studien widerlegt. Welcher Mechanismus zu den unterschiedlichen Halbfeldpräferenzen führt, blieb bisher unklar. Es ist jedoch problematisch, funktionelle Bildgebungsdaten zwischen einzelnen Probandengruppen, Paradigmen und Scannern zu vergleichen (Husain und Rorden, 2003).

- a. Die Variabilität zwischen den typischerweise relativ kleinen Probandengruppen ist ein möglicher Grund für die unterschiedlichen Ergebnisse zu Halbfeldverarbeitungen in den oben genannten Studien.
- b. Auch die verschiedenen Paradigmen, die verwendet wurden, können die Halbfeldpräferenzen beeinflussen, da unterschiedliche kognitive Prozesse und Teilfunktionen visueller Aufmerksamkeit beansprucht werden. So unterschieden sich die oben beschriebenen Paradigmen in folgenden Parametern:

- Bei einigen Aufgaben musste eine Entscheidung getroffen werden (Vandenberghe et al., 2005; Schwartz et al., 2005; Hagler, Jr. und Sereno, 2006), während bei anderen keine getroffen werden musste (Schluppeck et al., 2005; Silver et al., 2005).
- Einige Paradigmen erforderten häufiges Verschieben des Aufmerksamkeitsfokus verdeckt (Silver et al., 2005; Hagler, Jr. und Sereno, 2006) oder offen (Schluppeck et al., 2005), während bei anderen stationäre Aufmerksamkeit erforderlich war (Vandenberghe et al., 2005; Schwartz et al., 2005).
- Ebenfalls war die Aufmerksamkeitsausrichtung bei einigen Paradigmen eher endogen (Vandenberghe et al., 2005; Hagler, Jr. und Sereno, 2006), bei anderen exogen (Schluppeck et al., 2005; Silver et al., 2005).

Somit wird klar, dass es zwischen den genannten Paradigmen viele Variablen gibt, die möglicherweise einen Einfluss auf die Aktivierungen haben, sodass ein Vergleich der Studien problematisch ist. Andererseits lassen sich hieraus neue Fragestellungen ableiten, die auch die Grundlage und Motivation für unsere Untersuchungen sind und unter 1.4 weiter behandelt werden.

Bezüglich Halbfeldpräferenzen wurde in einer fMRT Studie bereits gezeigt, dass verschiedene Aufgabenstellungen zu einem unterschiedlichen Grad an räumlicher Repräsentation in corticalen Regionen führen können (Hagler, Jr. et al., 2007). Auf einen peripheren visuellen Reiz sollte dabei nach einer variablen Zeit entweder mit dem Finger, oder mittels Augenbewegung die Richtung des Zielreizes angegeben werden. Vor diesem Hintergrund stellt sich die Frage, ob nicht auch unterschiedliche kognitive Teilfunktionen der Aufmerksamkeit zu verschiedenen Mustern der Halbfeldpräferenz führen. Wenn dies der Fall ist, können die widersprüchlichen Ergebnisse der oben genannten Studien erklärt werden.

Um unterschiedliche kognitive Prozesse auf das Muster an Halbfeldpräferenzen zu untersuchen, ist folgender Ansatz notwendig:

- Es muss die gleiche Probandengruppe in allen Aufgaben verwendet werden.
- Es werden verschiedene Aufgaben durchgeführt, die unterschiedliche Teilfunktionen der Aufmerksamkeit im linken und rechten Halbfeld testen.
- Alternativ können die unterschiedlichen Teilfunktionen auch in verschiedenen Phasen des gleichen Paradigmas getestet werden. Dies hat den Vorteil, dass keine Variabilität zwischen verschiedenen Messblöcken vorliegt.

Läsionsstudien - Neglekt

Beim Neglektsyndrom handelt es sich um eine Aufmerksamkeitsstörung, bei der Objekte und Vorgänge des kontralateralen Halbfeldes nicht wahrgenommen oder beachtet werden. Die Aufmerksamkeitsstörung kann multimodal sein: Visuell, auditiv, somatosensorisch oder sogar olfaktorisch (Mesulam, 1981; Behrmann et al., 2004). In einer bekannten Studie von Bisiach und Luzzatti (1978) konnte gezeigt werden, dass dieses Syndrom auch die mentale Vorstellung von Orten oder Objekten beeinträchtigt (Bisiach und Luzzatti, 1978).

Bei Patienten mit rechtshemisphärischen Läsionen zeigt sich deutlich häufiger das Neglektsyndrom, als bei Läsionen der linken Hemisphäre (Mesulam, 1981; Posner und Petersen, 1990b). Das häufigere Auftreten von visuellem Neglekt nach Schädigung der rechten Hemisphäre führte zu unterschiedlichen Erklärungsansätzen.

Ein Erklärungsansatz ist die asymmetrische Verarbeitung der Halbfelder, die in verschiedenen neurophysiologischen Untersuchungen am Menschen gefunden wurde (Schwartz et al., 2005; Vandenberghe et al., 2005; Heilman und Van Den, 1980; Pouget und Driver, 2000; Corbetta et al., 1993; Corbetta et al., 1995). Marsel Mesulam machte die asymmetrische Raumrepräsentation der Hemisphären für das häufigere Auftreten des Neglekts nach rechtshemisphärischen Läsionen verantwortlich (Mesulam, 1999) und entwickelte ein Modell, wonach das linke frontoparietale Netzwerk das kontralaterale Halbfeld verarbeitet, während das rechte die Halbfelder sowohl kontra- als auch ipsilateral abbildet. Dies ist in Abbildung 3b (Seite 8) dargestellt und wird generell als **Mesulam Modell** bezeichnet. Bei einer Schädigung im Bereich des linken frontoparietalen Netzwerkes käme es daraufhin nicht zu einem Neglekt, da das rechte frontoparietale Netzwerk noch beide Halbfelder verarbeitet; wird hingegen das rechte geschädigt, kommt es zu einem Neglekt des linken Halbfeldes.

Wie bereits erwähnt, konnte die asymmetrische Verarbeitung der Halbfelder, wie sie von Mesulam vorausgesetzt wurde, nicht in allen Studien bestätigt werden. Andere Studien zeigten die erwähnte bihemisphärielle Präferenz für das kontralaterale Halbfeld (siehe Abbildung 3a, Seite 8). Zusätzlich wurde bei dem Mesulam Modell kritisiert, dass sich die häufigste Lokalisation der Schädigung beim Neglektsyndrom nicht im IPS oder Superioren Parietalen Lobulus befindet, sondern weiter ventral im Inferioren Parietalen Lobulus, oder in der temporoparietalen Übergangsregion (englisch: temporoparietal junction; TPJ). Dies führte zu alternativen Erklärungsansätzen des Neglektsyndroms. Corbetta et al. beschreiben sowohl ein dorsales Aufmerksamkeitssystem, das dem frontoparietalen Netzwerk entspricht, als auch

ein ventrales, zu dem die TPJ gehört. Die TPJ zeigt Aktivierung bei Wahrnehmung eines zu suchenden Zielreizes und beeinflusst dann mittels eines Unterbrechungsmechanismus („circuit breaker“) das dorsale Aufmerksamkeitssystem. Da sich vor allem rechtshemisphärisch eine Aktivierung der TPJ zeigt, würde dies auch das häufigere Auftreten des Neglektsyndroms nach rechtshemisphärischen Läsionen erklären. Die Autoren gehen allerdings von einer bihemisphäriellen Präferenz des frontoparietalen Netzwerkes für das kontralaterale Halbfeld aus. Dadurch bleibt unklar, weshalb beim Neglektsyndrom vor allem die Wahrnehmung des linken Halbfeldes gestört sein soll, da die rechtshemisphärische TPJ das frontoparietale Netzwerk beider Seiten beeinflussen soll. Eine Koinzidenz der Schädigung des rechten frontoparietalen Netzwerkes bei Schädigung der rechten TPJ ist dabei keine ausreichende Erklärung, da das Neglektsyndrom wie erwähnt auch ohne Läsionen des frontoparietalen Netzwerkes auftreten kann.

Inzwischen wurden weitere Studien an Patienten mit rechtsparietalen Läsionen durchgeführt, welche die Komplexität des Neglekts verdeutlichen. Husain and Rorden (2003) fassten die Ergebnisse dieser Studien zusammen und kamen zu dem Ergebnis, dass Neglekt eher als Syndromenkomplex zu bezeichnen ist.

Neglektsyndrome können durch Läsionen verschiedener Areale zustande kommen. Die häufigsten Läsionen sind die TPJ, der superiore temporale Gyrus, der superiore und inferiore parietale Lobulus, sowie frontale Regionen. Husain and Rorden unterscheiden anatomisch frontale als auch parietale Neglektformen, welche auch einen unterschiedlichen zeitlichen Verlauf besitzen. Des Weiteren unterscheiden sie zwischen rechts- und linkshemisphärischem Neglekt. In der akuten Phase des Schlaganfalls zeigt sich fast genauso häufig ein Neglektsyndrom nach linkshemisphärischen, wie nach rechtshemisphärischen Läsionen. Im Verlauf ist der linkshemisphärische Neglekt rascher regredient (Husain und Rorden, 2003). Die Persistenz des rechtshemisphärischen Neglekts könnte damit zusammenhängen, dass zusätzlich zu den Defiziten räumlicher Aufmerksamkeit beim rechtshemisphärischen Neglekt auch Defizite der nicht-räumlichen Aufmerksamkeit bestehen. Husain und Rorden gehen davon aus, dass das häufigere Auftreten und der schwere Symptomenkomplex von Neglekt nach rechtshemisphärischen Läsionen an der zusätzlichen Schädigung nicht-räumlicher Aufmerksamkeitsmechanismen liegt, die vorwiegend rechtshemisphärisch lokalisiert sind (Husain und Rorden, 2003).

Die pathoanatomischen Grundlagen für das Neglektsyndrom sind zum Teil recht gut verstanden. Unschärfen gibt es allerdings bei den Auswirkungen auf räumliche und nicht-

räumliche Aufmerksamkeit, sowie bei der Lateralisierung der Schädigungen, die zum Neglekt führen. Der vielversprechende Erklärungsansatz von Mesulam, wonach die asymmetrische räumliche Repräsentation für die rechtshemisphärische Dominanz verantwortlich ist, wurde in Frage gestellt, da diese Asymmetrien nur teilweise in Studien gefunden werden konnten. Ein Ziel dieser Arbeit ist es, diese Halbfeldasymmetrien für das linke und rechte Halbfeld genauer zu untersuchen für verschiedene Teilfunktionen visuell-räumlicher Aufmerksamkeit, um so eventuell für den Syndromenkomplex Neglekt weitere Erklärungen zu finden.

1.3.2 Asymmetrische Verarbeitung des oberes und unteres Halbfeldes

Neben den Asymmetrien der Verarbeitung des linken und rechten Halbfeldes finden sich ebenfalls Unterschiede zwischen der Verarbeitung von Stimuli im oberen und unteren Feld. In vielen Paradigmen zeigen sich dabei Vorteile des unteren Halbfeldes, sowohl in Reaktionszeiten, als auch in Fehlerraten (Ellison und Walsh, 2000; He et al., 1996; Previc, 1990; Malinowski et al., 2007; Kraft et al., 2007b). Dies konnte meist für stationäre Aufmerksamkeitsparadigmen, wie zum Beispiel periphere Detektionsaufgaben nachgewiesen werden.

Erklärungsversuche für Halbfeldvorteile beim Vergleich des oberen und unteren Halbfeldes schliessen auch anatomische Kriterien mit ein, da eine höhere Dichte der Ganglienzellen in der oberen Retina besteht und diese teilweise für den Unterschied aufkommen könnte (Curcio und Allen, 1990). Allerdings bestehen auch Unterschiede der Verarbeitung, die nicht allein durch die anatomischen Gegebenheiten erklärt werden. Rubin, Nakayama and Shapley (1996) zeigten, dass die Illusion subjektiver Konturen im unteren Halbfeld deutlich stärker auftritt, als im oberen (Rubin et al., 1996). Diese Ergebnisse weisen auf eine Beteiligung von Regionen jenseits der Retina hin.

Levine und McAnany wiesen nach, dass die Vorteile des unteren Halbfeldes mit der Art des Paradigmas stark variieren. Probanden wiesen bei der Detektion von kleinen Bewegung, Kontrast und Farbton einen Vorteil des unteren Halbfeldes auf, während sie bei der Detektion räumlicher Tiefe im oberen Halbfeld besser abschnitten (Levine und McAnany, 2005). Sie interpretierten diese Halbfeldunterschiede in einem evolutionären Kontext. Danach finden die meisten Aufgaben, die eine genaue Unterscheidung von Farbe, Kontrast oder kleinen Bewegungen erfordern, im unteren Halbfeld statt. Hingegen hat sich das obere Halbfeld

hauptsächlich auf Detektion räumlicher Tiefe spezialisiert, da sich nähernde Gefahren meist in diesem Halbfeld abspielen.

Danckert und Goodale stellten einen Überblick der aktuellen Literatur zu Halbfeldvorteilen zusammen (Danckert und Goodale, 2003). Hierhin kommen sie zu dem Schluss, dass ein Halbfeldvorteil des unteren Halbfeldes vorwiegend für stationäre Aufmerksamkeit und feine Handbewegungen besteht, wie Zeigeaufgaben oder Greifaufgaben. Dem entgegengesetzt ist die Verschiebung des Aufmerksamkeitsfokus im oberen Halbfeld effizienter und schneller. Ähnliche Ergebnisse wurden zuvor schon von Previc beschrieben (Previc, 1990). Sowohl Danckert und Goodale, als auch Previc erklären die Ergebnisse damit, dass das Gesichtsfeld aus zwei Komponenten aufgebaut ist: „Peripersonal space“, also der Raum um die Person herum, in dem typischerweise die meisten Greifbewegungen stattfinden und der in etwa dem unteren Halbfeld entspricht. „Extrapersonal space“ ist hingegen jenseits der Greifdistanz, und erfordert die Einschätzung größerer Distanzen. Dies entspricht in etwa dem oberen Halbfeld. Die Anforderungen des menschlichen Alltags haben dazu geführt, dass das untere Halbfeld für zielgerichtete Bewegungen spezialisiert ist, während im oberen Halbfeld visuelle Suche und größere Verschiebungen des Aufmerksamkeitsfokus exakter und effizienter durchgeführt werden können.

Obwohl die Verarbeitung des oberen und unteren Halbfeldes in vielen Verhaltensexperimenten untersucht wurde, gibt es nur wenige neurophysiologische Studien, die Auskunft über eine eventuelle Präferenz des oberen oder unteren Halbfeldes innerhalb der Regionen des frontoparietalen Aufmerksamkeitsnetzwerkes geben. Diese bildgebenden Studien beschränken sich außerdem meist auf die frühen visuellen Areale und nicht auf das frontoparietale Netzwerk (Malinowski et al., 2007; Kraft et al., 2007a).

Somit war ein weiteres Ziel dieser Studie, Halbfeldpräferenzen für das untere und obere Halbfeld im menschlichen frontoparietalen Netzwerk zu untersuchen. Diese Halbfeldpräferenzen sollten wiederum für unterschiedliche Teilfunktionen visuell-räumlicher Aufmerksamkeit analysiert werden.

1.4 Fragestellung

In der bisherigen Literatur zu Halbfeldverarbeitung gibt es widersprüchliche Ergebnisse, speziell für Halbfeldpräferenzen des linken und rechten Halbfeldes. Diese Studie hat zum Ziel, die Verarbeitung der Halbfelder während verschiedener Teilprozesse visuell-räumlicher Aufmerksamkeit zu untersuchen. Dies soll getrennt für den Vergleich einerseits des linken und rechten, andererseits des oberen und unteren Halbfeldes durchgeführt werden. Um den Einfluss von verschiedenen Messbedingungen, Geräten und Probandenpopulationen zu minimieren, sind folgende Punkte in dieser Studie ausschlaggebend:

- Die verschiedenen Halbfelder und Teilfunktionen sollen im gleichen Paradigma untersucht werden.
- Die verschiedenen Halbfelder und Teilfunktionen sollen an der gleichen Probandengruppe untersucht werden.
- Blöcke von Versuchsaufgaben sollen randomisiert Aufgaben in allen Halbfeldern enthalten.

Die zwei Unterprozesse visueller Aufmerksamkeit, die verwendet werden, um die Halbfeldverarbeitung zu untersuchen, sind stationäre Aufmerksamkeit und visuelle Suche. Diese Prozesse unterscheiden sich dadurch, dass bei ersterem der Aufmerksamkeitsfokus stationär auf eine räumliche Position gerichtet bleibt und bei letzterem nacheinander verschiedene räumliche Positionen angesteuert werden.

Die Fragestellungen, die in dieser Arbeit behandelt werden, wurden in den vorigen Kapiteln ausführlich besprochen und sollen an dieser Stelle kurz zusammengefasst werden:

Verarbeitung des linken vs. rechten Halbfeldes:

1. Unterscheidet sich das Muster der Halbfeldpräferenz zwischen stationärer Aufmerksamkeit und visueller Suche?
2. Finden sich Asymmetrien in der Halbfeldpräferenz, die mit dem Modell von Mesulam übereinstimmen?
3. Hat die Aufgabenschwierigkeit einen Einfluss auf Lateralisierung und Halbfeldpräferenz?

Verarbeitung des oberen vs. unteren Halbfeldes:

4. Besteht für das frontoparietale Netzwerk eine Präferenz für das obere oder untere Halbfeld?
5. Unterscheidet sich die Präferenz zwischen stationärer Aufmerksamkeit und visueller Suche?
6. Hat die Aufgabenschwierigkeit einen Einfluss auf Lateralisierung und Halbfeldpräferenz?

2 Methoden

Für die Untersuchung der beschriebenen Fragestellung wurde ein Aufmerksamkeitsparadigma verwendet, das sowohl verdeckte stationäre Aufmerksamkeit, als auch verdeckte visuelle Suche beinhaltet. Probanden mussten daher in der Lage sein, diese Teilfunktionen ohne Augenbewegungen durchzuführen. Zur Auswahl der Probanden für die fMRT-Untersuchungen wurde das Aufmerksamkeitsparadigma an 25 Probanden als Verhaltensexperiment durchgeführt. Hierbei wurden die Verhaltensdaten und die Augenbewegungen aufgezeichnet. Das darauf folgende Hauptexperiment sollte mithilfe der fMRT die Aktivierungskarten während der unterschiedlichen Phasen des Paradigmas darstellen.

2.1 fMRT: Prinzip und Technik

Die **funktionelle Magnetresonanztomographie** (fMRT) ist eine nichtinvasive neurophysiologische Technik, mit deren Hilfe über den Cortex verteilte Aktivierungsmuster dargestellt werden können. Seit Anfang der 90er Jahre wird sie in der neurowissenschaftlichen Forschung intensiv verwendet (Kwong et al., 1992; Ogawa et al., 1992). Durch wiederholte Messung der gleichen Hirnregionen mit sogenannten „Echoplanar Imaging“ Sequenzen (=EPI-Sequenzen) kann der Zeitverlauf einer gemessenen T2*-Zeitkonstante im Hirnparenchym und somit der Oxygenierungsgrad und die Durchblutung des Hirnparenchyms aufgezeichnet werden. Das aufgezeichnete Signal wird als „blood oxygenation level dependent“ Signal (BOLD) bezeichnet. Die fMRT zeichnet sich durch eine hohe räumliche Auflösung (im Bereich weniger Millimeter) und durch eine gute zeitliche Auflösung im Bereich weniger Sekunden aus. Mithilfe dieser Technik lassen sich kognitive Prozesse in umschriebenen Hirnregionen relativ präzise charakterisieren (Wandell, 1999).

Neuronale Grundlagen und Interpretation des BOLD-Signals:

Der Technik der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT) liegt die zeitliche und räumliche Kopplung von neuronaler Aktivität, metabolischer Aktivität und von Durchblutungsparametern (Blutfluss und Blutvolumen) im Cortex zugrunde (Villringer und Dirnagl, 1995). Der BOLD Kontrast beruht auf einer überregulierten Antwort der Kapillaren auf neuronale Aktivität. Durch diese Überregulierung verschiebt sich das Verhältnis von

oxygeniertem Hämoglobin (HbO_2) zu desoxygeniertem Hämoglobin (Hb) in Richtung des HbO_2 . HbO_2 und Hb unterscheiden sich in ihrer $T2^*$ Konstante, wobei HbO_2 diamagnetisch und Hb paramagnetisch, also leichter magnetisierbar ist. Aus diesem Grund können der zeitliche Verlauf und die Verteilung dieser beiden Substanzen über wiederholte Messungen dargestellt werden. Im Cortex kommt es nach neuronaler Aktivität infolge der überschießenden Blutgefäßantwort zu einem örtlich begrenzten Anstieg von HbO_2 . Dadurch wird der Suszeptibilitätsgradient zwischen den Kapillaren und dem umgebenden diamagnetischen Nervengewebe herabgesetzt.

Die Inhomogenität nimmt folglich ab und die Transversalrelaxationskonstante ($T2^*$) nimmt zu, was sich in einer Verlangsamung des Signalabfalls zeigt. Daraus resultiert, dass in einer Cortexregion das Signal durch Aktivität ansteigt, im Vergleich zu einer Ruhephase. Eben dieser, durch Aktivierung hervorgerufene Anstieg, entspricht dem BOLD Signal. Wenn nun ein Proband während der fMRT Messung ein Paradigma durchführt, das sowohl Ruhephasen (z.B. Fixationsphase) als auch Aktivitätsphasen (z.B. visuelle Suche) enthält, so können über ein Subtraktionsverfahren die Regionen mit spezifischer Aktivierung dargestellt werden. Normalerweise werden die Ergebnisse dieser funktionellen Messungen auf die hochaufgelösten T1-Bilder bzw. Oberflächenrekonstruktionen projiziert, um diese anatomisch genauer zuordnen zu können.

Die genauen physiologischen Korrelate des BOLD-Signals führten in den letzten Jahren immer wieder zu Diskussionen, die hier in den folgenden zwei Punkten zusammengefasst werden sollen:

1. Einerseits ist die Kopplung des regionalen, zerebralen Blutflusses an den metabolischen Bedarf nachgewiesen, andererseits wird der metabolische Bedarf vorwiegend durch synaptische Aktivität bestimmt (Heeger und Ress, 2002). Über diese beiden Kopplungen ist der Blutfluss indirekt an die synaptische Aktivität gekoppelt. Die Interpretation von Ergebnissen gestaltet sich insofern schwierig, als die exakte Beziehung zwischen neuronaler Aktivität und BOLD-Signal nicht sicher bekannt ist. Am häufigsten wurde bei der Datenanalyse die Gültigkeit der einfachsten Beziehung vorausgesetzt, nämlich der linearen Transformation eines neuronalen Signals in das BOLD-Signal (Heeger und Ress, 2002). Logothetis et al. zeigten im Jahr 2002 zum ersten Mal durch simultane Mikroelektrodenableitungen und fMRT Messungen, welche Parameter über das BOLD Signal tatsächlich gemessen werden. Dabei stellte sich heraus, dass das BOLD Signal weniger mit der mittleren Feuerrate, als vielmehr mit dem lokalen Feldpotential zusammenhängt (Logothetis, 2002).

Während die mittlere Feuerrate eher ein Maß für den Output eines Neurons ist, zeigt sich durch das lokale Feldpotential der Input der Dendriten. Weil präsynaptische Elemente überwiegend zu einem Zellkörper im lokalen corticalen Netzwerk zurückverfolgt werden können, sollten Input und Output in der Regel korreliert sein.

2. In weiteren Studien, die sich mit den physiologischen Korrelaten des BOLD-Signals befassten, zeigte sich, dass das BOLD-Signal glutaminerge synaptische Aktivität widerspiegelt (Haydon und Carmignoto, 2006). GABA-erge Neurone, die zu einer Inhibition führen, können nach dem Stand der aktuellen Forschung im BOLD-Signal nicht beurteilt werden (Patel et al., 2005). Eine Deaktivierung im BOLD-Signal korreliert somit nicht mit einer Inhibition, sondern mit einer Abnahme neuronaler Aktivität (Shmuel et al., 2006; Raichle und Mintun, 2006).

Trotz berechtigter Zweifel an der Interpretation der Ergebnisse der fMRT gibt es mehrere Studien aus den letzten Jahren, die die Möglichkeiten der fMRT und speziell den positiven prädiktiven Wert der Ergebnisse einzelner Versuchsdurchgänge verdeutlichen:

John Dylan Haynes führte fMRT Experimente mithilfe eines Paradigmas durch, das binokulare Rivalität untersuchte. Das heißt, dass den Probanden auf beiden Augen unterschiedliche Stimuli präsentiert wurden. Dabei wurde auf dem linken Auge ein blaues Gitter und auf dem rechten ein rotes Gitter präsentiert und die Probanden mussten über den gesamten Versuchsblock durchgehend mittels eines Knopfdruckes angeben, welches der Gitter gerade wahrgenommen wurde (Haynes und Rees, 2005). Die Autoren zeigten, dass selbst das BOLD-Signal einzelner Voxel in den frühen visuellen Arealen diese unterschiedliche Wahrnehmung der Stimuli in ihrem Signal-Zeit-Verlauf abbildete. Mit 20 Voxeln der Region V1 wurde dabei in >80% der Fälle die Antwort des Probanden richtig vorhergesagt. Dies verdeutlicht den hohen Informationsgehalt, den das BOLD-Signal bei korrekter Interpretation enthält. In einer weiteren Studie von Haynes et al. (2005) konnte für einzelne Voxel im Corpus geniculatum laterale eine Präferenz für die linke oder rechte Bedingung in einem ähnlichen Paradigma errechnet werden. Haynes et al. führten für einzelne aktivierte Voxel jeweils einen T-Test durch, der anzeigte, ob dieses Voxel eher durch das Bild des linken Auges oder des rechten Auges aktiviert werden (Haynes et al., 2005). Da sich diese T-Tests für einzelne Voxel ebenfalls für unsere Fragestellung der Halbfeldpräferenzen eignen, wurde die Auswertung teilweise mit dieser Methode durchgeführt.

2.2 Aufmerksamkeitsparadigma

Für diese Studie wurde ein Aufmerksamkeitsparadigma entworfen, das sowohl zwei unterschiedliche Teilfunktionen räumlicher Aufmerksamkeit (stationäre Aufmerksamkeit und verdeckte visuelle Suche), als auch die 4 Halbfeldbedingungen (links, rechts, oben, unten) beinhaltet (siehe Abbildung 4).

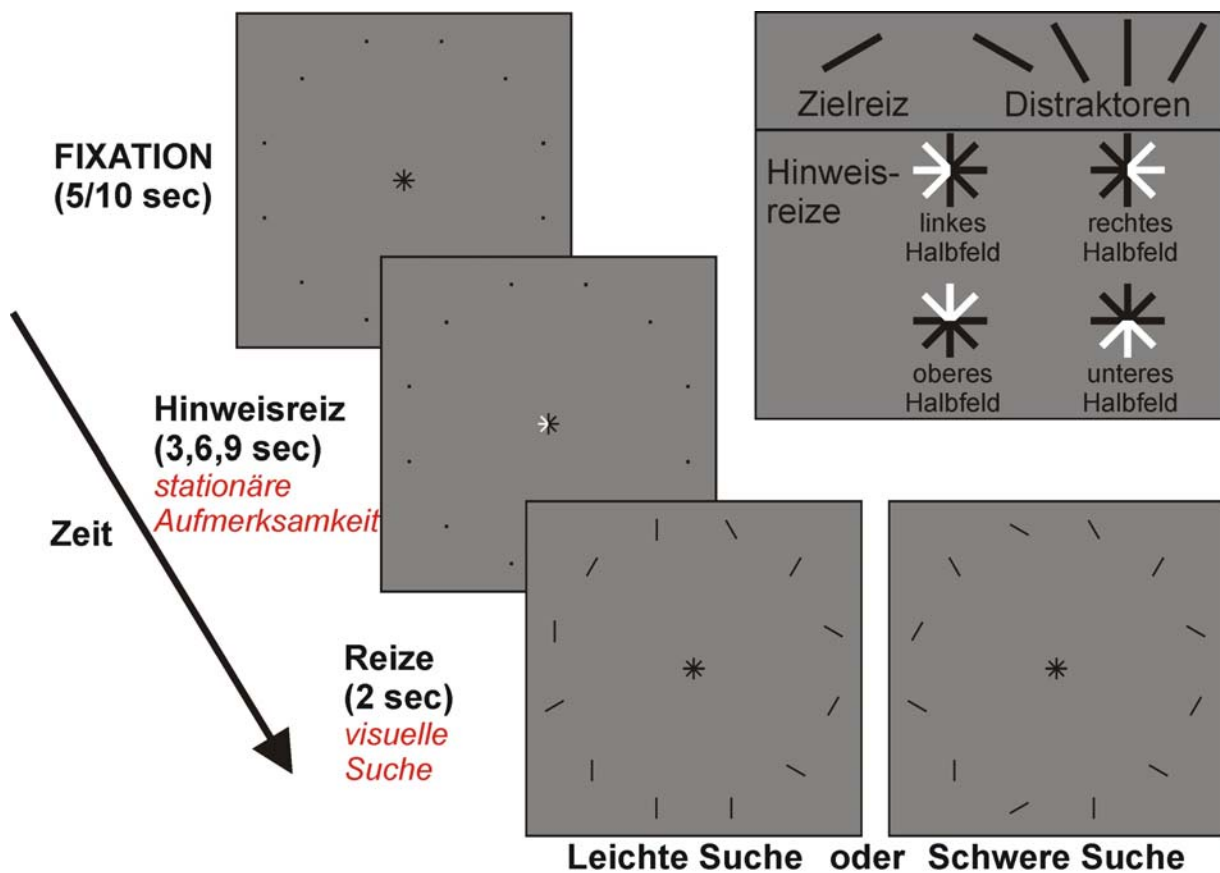


Abbildung 4

Aufmerksamkeitsparadigma zur Untersuchung von stationärer Aufmerksamkeit und visueller Suche: Jeder Versuchsdurchgang begann mit einer Fixationsphase, anschließend folgte ein Hinweisreiz (Cue) von unterschiedlicher Dauer (3,6 oder 9 Sekunden), der das relevante Halbfeld für den folgenden Versuchsdurchgang anzeigte. Die Suchanordnung (Reize) wurde für 2 Sekunden dargeboten. Diese bestanden aus schwarzen Balken, die sich lediglich in dem Winkel zur Horizontalen unterschieden. Anhand der Anzahl von Distraktoren, die eine nicht-vertikale Ausrichtung hatten, wurde die Schwierigkeit der Suchaufgabe verändert. In der leichten Suchbedingung gab es 2, in der schweren 5 nicht-vertikale Stimuli innerhalb des relevanten Halbfeldes. Im nicht-relevanten Halbfeld wurden ebenfalls Reize dargeboten, diese enthielten jedoch nie den Zielreiz. Die Aufgabe der Probanden bestand darin, möglichst schnell und exakt über 2 Knöpfe anzugeben, ob der Zielreiz innerhalb des relevanten Halbfeldes anwesend oder abwesend war.

Bei diesem Paradigma fixierten Probanden durchgehend ein zentrales Kreuz und verschoben den Aufmerksamkeitsfokus in ein Halbfeld. Während eines Hinweisreizes wurde der Aufmerksamkeitsfokus dort belassen (stationäre Aufmerksamkeit). Nach einer variablen Zeit erschien ein Suchparadigma und die Probanden mussten innerhalb dieses Halbfeldes ein Zielobjekt unter Distraktoren finden (visuelle Suche). Die Aufgabe bestand darin, über 2 Tasten jeweils anzugeben, ob das Zielobjekt (Target) vorhanden war, oder nicht (siehe Abbildung 4, Seite 19).

Das zentrale Kreuz musste während des gesamten Versuchs mit den Augen fixiert werden. Es wurde von einer kreisförmigen Anordnung von schwarzen Punkten umgeben, die sich alle auf einem Kreis von 7° Sehwinkel befanden und als Platzhalter dienten. Die kreisförmige Anordnung stellte sicher, dass sich die Exzentrizität zwischen verschiedenen Positionen nicht veränderte. Keine der 12 Positionen lag auf dem horizontalen oder vertikalen Meridian, wodurch jeder Zielreiz klar einem Halbfeld zuzuordnen war. Jeder Versuchsdurchgang begann mit einer Fixationsphase. Diese dauerte bei den Vorexperimenten 5 Sekunden, bei den fMRT Experimenten 10 Sekunden. Während der fMRT Untersuchungen diente diese dazu, dass das BOLD Signal vor dem nächsten Versuchsdurchgang auf das Ausgangsniveau zurückkehrte.

Auf die Fixationsphase folgte die Phase mit dem Hinweisreiz (= Cue), der darin bestand, dass das Fixationskreuz zu einem Halbfeld hin weiß wurde und somit dem Probanden das für den nächsten Versuchsdurchgang relevante Halbfeld anzeigte. Die Hinweisreize wurden für 3, 6 oder 9 Sekunden gezeigt. Die prozentuale Verteilung der Zeiten war: 20% 3 Sekunden, 40% 6 Sekunden, 40% 9 Sekunden. Die unterschiedliche Dauer des Hinweisreizes stellte sicher, dass die Probanden während der gesamten Zeit die Aufmerksamkeit ausrichten und nicht erst gegen Ende des Hinweisreizes die Aufmerksamkeit auf das Halbfeld richten. Durch die Cue-Phase wurde die stationäre Aufmerksamkeit getestet.

Im Anschluss an die Hinweisreize erschien die Suchanordnung. Hierbei wurden anstelle der 12 Platzhalter für 2 Sekunden jeweils schwarze Balken von 1° Sehwinkel mit einer bestimmten Orientierung dargeboten. Die schwarzen Balken konnten 5 verschiedene Orientierungen haben mit folgenden Winkelangaben zur Horizontalen: 30° , 60° , 90° , 120° , 150° . Der Zielreiz (Target) hatte zur Horizontalen die Orientierung 30° gegen den Uhrzeigersinn. Die restlichen Balken waren Distraktoren. (siehe Abbildung 4, Seite 19). Die 6 Positionen des nicht-relevanten Halbfeldes wurden immer mit dem gleichen Muster von Distraktoren besetzt und enthielten nie den Zielreiz. Die Aufgabe des Probanden bestand darin, in Abwägung aus Geschwindigkeit und Genauigkeit mithilfe von zwei Tasten

anzugeben, ob sich der Zielreiz in den 6 Positionen des vorher durch den Hinweisreiz angezeigten Halbfeldes befand oder nicht. Die Antwort wurde über 2 Knöpfe gegeben. Bei der Hälfte der Probanden wurde die Tastenkombination so festgelegt, dass ein Drücken des Zeigefingers der dominanten Hand die Anwesenheit bedeutete, während ein Drücken des Mittelfingers der gleichen Hand die Abwesenheit bedeutete. Bei den restlichen Probanden wurde die Belegung der Tasten umgedreht. Falls innerhalb eines Versuchsdurchgangs nicht geantwortet wurde, galt die Antwort automatisch als falsch. Außerdem musste die Antwort innerhalb von 3 Sekunden nach Präsentation der Zielreize gegeben werden.

Leichte vs. schwere Bedingung

Während der Suchphase gab es eine leichte und eine schwere Bedingung. Diese beiden unterschieden sich in der Anzahl an Balken, die eine nicht-vertikale Ausrichtung hatten. Der Schwierigkeitseffekt beruht darauf, dass bei mehreren vertikalen Balken ein Gruppierungseffekt auftritt, sodass Probanden schneller die Anwesenheit des Zielreizes ausschließen können (Carrasco et al., 1998). Die leichte Bedingung enthielt innerhalb der 6 Positionen des relevanten Halbfeldes 2 Balken mit einer nicht-vertikalen Ausrichtung, während die restlichen 4 Balken eine vertikale Orientierung hatten. Die schwere Bedingung wies in 5 der 6 möglichen Positionen des relevanten Halbfeldes eine nicht-vertikale Orientierung auf (siehe Abbildung 4, Seite 19).

Anzahl der Versuchsdurchgänge und der Bedingungen

Die Verhaltensexperimente bestanden aus 240 Versuchsdurchgängen (Trials) pro Proband, die Hauptexperimente hingegen aus 480 Versuchsdurchgängen. Für die 480 Trials des Hauptexperiments wurde ein 3-faktorielles Design verwendet mit:

- 1. Halbfeld (4-fach gestuft, je 25 %): links, rechts, oben, unten
- 2. Schwierigkeit (2-fach gestuft, je 50%): leicht, schwer
- 3. Target (2-fach gestuft, je 50%): abwesend, anwesend

Dies ergab 16 mögliche Bedingungen, die mit je 30 Trials pro Proband ausbalanciert waren. Die Versuchsdurchgänge wurden so gestaltet, dass sowohl die Distraktoren, als auch der Zielreiz an jeder der 6 Positionen eines Halbfeldes gleich häufig auftraten. Die 480 Trials des fMRT Experiments wurden randomisiert und in 12 Blöcke zu je 40 Trials aufgeteilt.

2.3 Probanden

An den Vorexperimenten nahmen 25 Probanden im Alter zwischen 20 und 30 Jahren teil (Durchschnittsalter = $25,3 \pm 2,3$ Jahre). Bei diesen Probanden gab es anamnestisch keine neurologischen oder psychiatrischen Erkrankungen in der Vergangenheit. Alle Probanden waren Rechtshänder (nach Oldfield, 1972) und hatten eine ausreichende Sehschärfe für den benötigten Bildabstand der Experimente. Jeder Teilnehmer wurde über den Ablauf der Experimente informiert und gab schriftlich eine Einwilligung. Für die Teilnahme an den Versuchen gab es eine Aufwandsentschädigung von 8 Euro/Std. bei den Vorexperimenten und 10 Euro/Std. bei den fMRT Experimenten.

Die Studie wurde von der Ethikkommission der Charité Berlin genehmigt und entsprechend der Grundsätze der Deklaration von Helsinki durchgeführt.

2.4 Durchführung der Experimente

Sowohl bei den Verhaltensexperimenten, als auch bei dem fMRT-Hauptexperiment wurde das Programm Presentation® der Firma Neurobehavioural Systems zur Präsentation des Paradigmas und zur Aufzeichnung der Reaktionszeiten verwendet.

2.4.1 Verhaltensexperimente

Die Vorexperimente wurden in einem ruhigen, abgedunkelten Raum, dem Augenlabor des psychologischen Instituts der Humboldt Universität durchgeführt.

Die Präsentation des Paradigmas erfolgte auf einem 17-Zoll Farbmonitor. Bei den Vorexperimenten zeichnete eine 50 Hz Kamera die Augenbewegungen mit einem I-View System der Firma SMI (Sensomotoric Instruments, Teltow; I-View Version 10) auf. Diese war mittels eines Helms so positioniert, dass sie über eine Plexiglasscheibe, die als selektiver Infrarot-Spiegel diente, ein Bild der Pupille darstellte. Zur weitgehenden Unterdrückung von Kopfbewegungen diente bei den Verhaltensexperimenten eine Kinnstütze. Die 2 Reaktionstasten waren so positioniert, dass sie bequem mit dem Zeige- und Mittelfinger der rechten Hand des Probanden bedient wurden.

Jeder Proband führte nach der Instruktion und einem Übungsdurchgang 6 Blöcke mit jeweils 40 Trials durch.

Während des Versuchs zeichnete die Kamera durchgehend die Augenposition des Probanden auf. Veränderungen der Augenposition innerhalb eines Bereiches von 2° um den

Fixationspunkt wurden als irrelevante Mikrosakkaden gewertet (Fischer und Weber, 1993), Veränderungen von mehr als 2° hingegen wurden als Abweichung und somit als Sakkade betrachtet.

2.4.2 Hauptexperimente

Die fMRT Experimente wurden an einem 3 Tesla Magnetresonanztomographen der Firma General Electrics in der alten Strahlenklinik des Virchow Klinikums durchgeführt. Nach den Vorexperimenten führten 11 geeignete Probanden die fMRT Experimente durch. Bei der Gruppenanalyse ist diese Probandenzahl für qualitative Aussagen zur funktionellen Neuroanatomie ausreichend. Hierbei werden nicht subtile Unterschiede der Aktivierungen zwischen verschiedenen Populationen gemessen, wie es etwa bei der klinischen Forschung der Fall ist, sondern Aktivierungen der Areale bei bestimmten Aufgaben (Friston et al., 1999). Da neben der Gruppenanalyse auch auf individueller Ebene Daten analysiert werden sollten, wurde mit 2 bzw. 3 Versuchstagen und 480 Trials pro Proband ein aufwändiges Versuchsdesign gewählt.

Zur Darbietung visueller Stimuli verwendeten wir den in der Abbildung 5 schematisch dargestellten Aufbau. Ein PC in der Kontrollkabine des MRTs generierte das visuelle Paradigma als RGB Signal und sandte dieses Signal mit einem LCD Videoprojektor über ein Lambda-Halbe Rohr in den MRT Raum. Dort wurde das Signal auf eine Mattscheibe projiziert, die an der Kopfspule befestigt war. Die Optik des Projektors wurde durch eine spezielle Linse mit großer Brennweite ersetzt, sodass das komplette Bild auf der Mattscheibe abgebildet wurde. Das Signal wurde von der Mattscheibe über einen Plastikspiegel mit einer Kippung von 45° reflektiert. Somit konnte der Proband im Liegen das reflektierte Bild sehen.

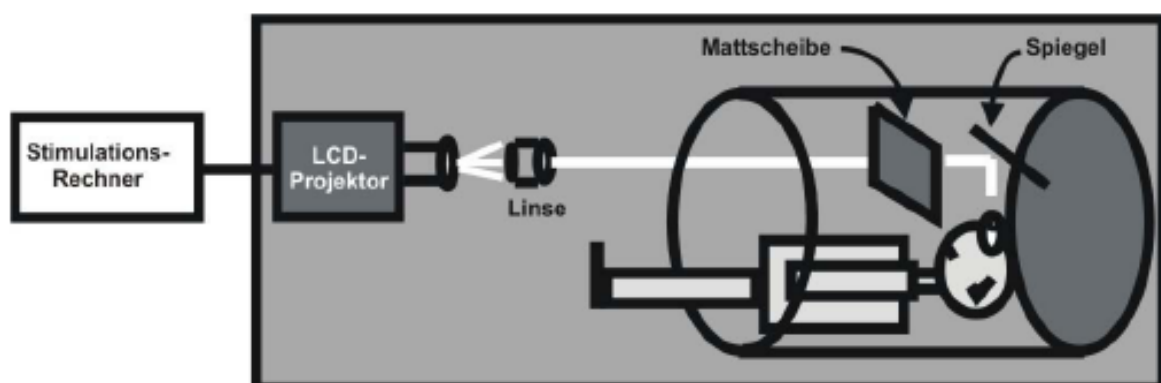


Abbildung 5

Versuchsaufbau der MRT Experimente

MRT Messungen

Anatomische Messungen

Für eine möglichst optimale Darstellung und Rekonstruktion der individuellen Cortexoberflächen wurde eine besonders kontrastreiche T1-gewichtete 3D-Flash Sequenz gewählt (Schichte: 180, Orientierung: Sagittal, Flipwinkel: 30°, TE: 5ms, TR: 38 ms, Voxelgröße: 1*1*1 mm, Matrix: 256). Der starke Kontrast diente der besseren Abgrenzung zwischen grauer und weißer Substanz, die für die Rekonstruktion der Cortexoberfläche wichtig ist.

Funktionelle Messungen

Die fMRT Experimente wurden an zwei Messtagen durchgeführt. An jedem Messtag begannen die Probanden außerhalb des Scanners mit einem Übungsblock. Während der funktionellen Messungen lagen die Probanden in dem 3,0 Tesla MRT, wobei sich der Kopf in einer 8 Phasen „Phased Array“ Kopfspule befand. Ein Vakuumkissen innerhalb der Spule diente dazu, Kopfbewegungen zu minimieren.

Während jedes Blocks des Aufmerksamkeitsparadigmas wurde eine funktionelle Messung durchgeführt. Diese bestand aus einer EPI Sequenz (Flipwinkel: 90°, TE: 60 ms, TR: 3000 ms, Schichtabstand: 0,5 mm, Voxelgröße: 2*2*3,5 mm, Matrix: 128) und beinhaltete 258 Volumina von je 32 Schichten, die so angeordnet waren, dass das gesamte Gehirn gemessen wurde. Jedes Volumen dauerte 3000 ms. Ein Block dauerte somit 12 Minuten und 54 Sekunden. Anschließend fand nach einer kurzen Pause von 5 Minuten der zweite und dritte Block statt. Nach dem dritten Block gab es eine halbstündige Pause. Danach wurden die Messungen in der gleichen Reihenfolge erneut durchgeführt.

2.5 Datenanalyse

Verhaltensdaten

Die statistische Analyse der Verhaltensdaten aus dem fMRT Hauptexperiment wurde mithilfe der Software SPSS (Version 12.0) durchgeführt. Mittlere Reaktionszeit, Fehlerrate, sowie der d' und c wurden jeweils in eine zweifaktorielle ANOVA eingegeben mit den Faktoren „Aufgabenschwierigkeit“ und Halbfeld.

„ d' “ ist eine Maßeinheit der Signalentdeckungstheorie (Green und Swets, 1966), die Auskunft gibt über die Sensitivität einer Versuchsperson, unabhängig von der Antworttendenz. Es gibt

zwei Arten von Fehlern, entweder einen verpassten Zielreiz (=„Miss“) oder einen falschen Alarm (=„False Alarm“). Bei Aufgaben, in denen diese beiden Fehler nicht gleich häufig sind, kommt es zu einer Verfälschung der Ergebnisse, wenn man nur die absolute Fehlerrate bestimmt. Das Criterion „c“ ist ebenfalls ein Parameter der Signalentdeckungstheorie und ist hierbei eine Maßzahl für eine Antworttendenz (Green und Swets, 1966).

Vorverarbeitung der fMRT Daten

Die Auswertung aller fMRT Daten erfolgte mithilfe der Software BrainVoyager QX ® (BrainInnovation, Maastricht, Netherlands). Die ersten 3 Volumina jedes Blocks wurden entfernt und nicht weiter analysiert, während die folgenden 255 Volumina jedes Blocks weiterverarbeitet wurden. Dazu wurden diese schichtweise zu „2D-Signal-Zeitverläufen“ zusammengefasst. Ein 2D-Signal-Zeitverlauf entspricht einer Anordnung des fMRT-Signalverlaufs aller Bildelemente („Pixel“) in einer Schicht der EPI Messung. Die 2D-Signal-Zeitverläufe wurden anschließend durch Koregistrierung mit dem anatomischen 3D-Datensatz aus derselben funktionellen Sitzung (3D SPGR Messung) in „3D-Signal-Zeitverläufe“, also die entsprechenden Anordnungen für alle im Messvolumen enthaltenen Volumenelemente („Voxel“) umgewandelt. Letztendlich erfolgte die Koregistrierung aller Datensätze auf die hochaufgelöste 3D-Flash Sequenz. Dabei wurde die räumliche Auflösung durch Interpolation auf die Auflösung des anatomischen Datensatzes (Voxelgröße: 1 mm³) erhöht. Die Koregistrierung der Datensätze erfolgte durch eine lineare Transformation mit sechs unabhängigen Parametern (je drei für die Translation entlang der drei Hauptachsen und für die Rotation um die drei Hauptachsen). Die gespeicherten Positionierungsparameter der EPI- und 3D SPGR Sequenzen führten zu einer groben Überlagerung. Die Feinabstimmung der Koregistrierung wurde anschließend durch die schichtweise Überlagerung der Datensätze unter visueller Kontrolle ermittelt und durch manuelle Adjustierung der Parameter korrigiert. Die 3D-Datensätze und 3D-Zeitverläufe jedes einzelnen Probanden wurden in den stereotaktischen Standard-Raum von Talairach und Tournoux (Talairach und Tournoux, 1988) überführt. Dies geschah durch eine individuelle Definierung von 8 Punkten: Anteriore und posteriore Kommissur, sowie die Voxel der grauen Substanz, die am weitesten anterior, posterior, kranial, kaudal, rechts und links gelegen waren. Die individuellen 3D-Datensätze wurden dann in einen Standard-Raum transformiert. Dieses Verfahren ermöglicht, dass in diesem Standard-Raum statistische Analysen funktioneller Datensätze über mehrere Probanden durchgeführt werden können, da die korrespondierenden Regionen individueller Gehirne in diesem Raum annähernd übereinander liegen.

In den funktionellen Datensätzen erfolgte dann eine Zeitkorrektur für die einzelnen Schichten. Dies ist nötig, da die Registrierung der einzelnen Schichten eines Volumens nacheinander erfolgt. Somit kann zwischen der Registrierung der ersten und letzten Schicht ein Zeitunterschied von bis zu 3 Sekunden bestehen. Lineare Trends wurden aus dem Signal jedes Voxels entfernt. Ein Frequenzfilter entfernte Frequenzen von weniger als 3 Zyklen pro Block. Damit wurden langsame Schwankungen des fMRT Signals erfasst und eliminiert. Eine Bewegungskorrektur erfasste zeitlich aufgelöst die Kopfbewegungen innerhalb eines Blocks und glich die Auswirkungen der Bewegungen auf den 3D-Datensatz aus. Trotz des Vakuumkissens kam es teilweise zu einem langsamen Abdriften des Kopfes während eines Blockes. Bei einigen Probanden kam es zusätzlich zu ruckartigen Bewegungen des Kopfes während der Messungen. Bei Bewegungsüberschreitung von 2 mm innerhalb eines Blocks wurde der gesamte Block aus der Analyse ausgeschlossen.

In der 3D Flash-Sequenz wurde eine Segmentierung zwischen weißer und grauer Substanz durchgeführt. Anschließend wurde für jeden Probanden eine Oberflächenrekonstruktion der weißen Substanz erstellt. Die funktionellen Ergebnisse konnten so sichtbar auf der Cortexoberfläche dargestellt werden. Auf jeder individuellen Hemisphäre wurden 4 Regionen („Region Of Interest“ = ROI) des frontoparietalen Aufmerksamkeitsnetzwerkes anhand anatomischer Kriterien definiert (siehe Abbildung 6, Seite 27). Diese waren innerhalb des intraparietalen Sulcus: Der anteriore (AIPS) und posteriore (PIPS) Anteil des Sulcus, sowie seine Verbindung mit dem transversen occipitalen Sulcus (IPTO). An der Kreuzung des Sulcus frontalis superior mit dem Sulcus praecentralis wurde das frontale Augenfeld („Frontal Eye Field“ = FEF) definiert. Diese anatomischen Kriterien sind aus verschiedenen Voruntersuchungen bekannt (Donner et al., 2000; Beauchamp et al., 2001). Zusätzlich wurde am ventralen okzipitalen Pol eine ROI für die frühen visuellen Areale definiert, die im nachfolgenden VO bezeichnet ist.

Berechnung der Aktivierungskarten

Für die Berechnung von „Aktivierungskarten“ aus den fMRT-Datensätzen wurde das Allgemeine Lineare Modell (General Linear Model = GLM) verwendet. In den resultierenden Aktivierungskarten wird jedem Voxel in diesen Karten eine Farbe zugewiesen, die für den Signifikanzwert der Aktivierung kodiert.

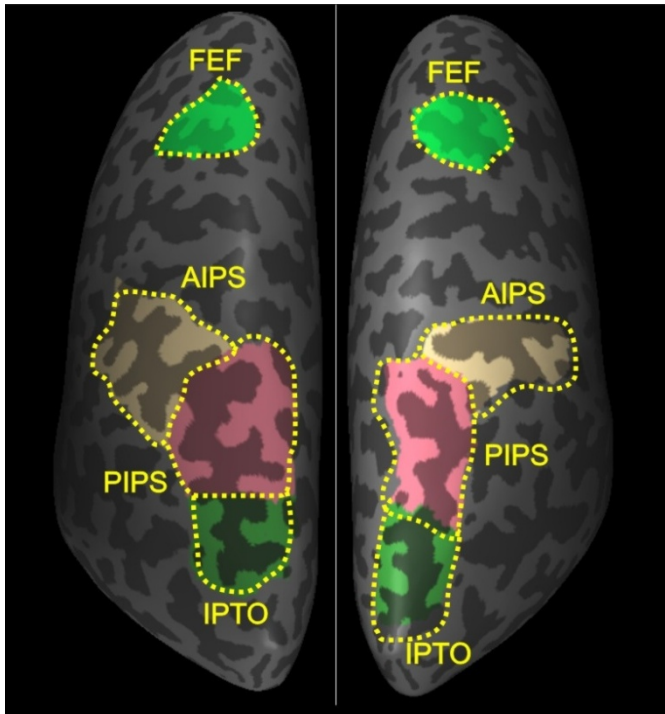


Abbildung 6

Dorsale Ansicht auf die rekonstruierten Cortexoberflächen des Probanden SM. Farblich markiert sind die ROIs entlang des frontoparietalen Netzwerkes, die aufgrund anatomischer Kriterien auf jeder individuellen Hemisphere eingezeichnet wurden. Entlang des intraparietalen Sulcus (IPS) befinden sich: die Kreuzungsstelle des IPS und des transversen occipitalen Sulcus (IPTO), der posteriore Anteil des IPS (PIPS) und der anteriore Anteil des IPS (AIPS). An der Kreuzung des superioren parietalen Sulcus mit dem Sulcus praecentralis befindet sich das frontale Augenfeld (FEF).

Da es das Ziel dieses Experimentes war, verschiedene Unterprozesse innerhalb des gleichen Paradigmas zu untersuchen, wurde ein ereigniskorreliertes („event-related“) fMRT Design verwendet. Dabei wurden verschiedene Prädiktoren je nach Unterprozess (stationäre Aufmerksamkeit oder visuelle Suche), Dauer des Prozesses (Cue: 3, 6, 9 Sekunden), Halbfeld (links, rechts, oben, unten), sowie Schwierigkeit (Suche: leicht/schwer) definiert. Mithilfe der GLM wurden die Aktivierungskarten der einzelnen Prädiktoren berechnet. Voxel wurden nur dann als signifikant aktiviert gewertet, wenn sie einem vorher festgelegten Signifikanzkriterium genügten.

In dieser Arbeit wurden zwei Arten von Analysen verwendet: Gruppenanalysen und Analysen einzelner Probanden:

- Bei der *Gruppenanalyse* werden die 3D-Zeitverläufe aller Probanden aneinandergereiht. Da 3D-Zeitverläufe jedes einzelnen Probanden zuvor bereits in den stereotaktischen Standard-Raum von Talairach und Tournoux gebracht wurden, konnten die 3D-Datensätze aller Probanden für die Gruppenanalyse auf einen einzelnen anatomischen Datensatz übertragen werden. Eine z-Transformation der 3D-Zeitverläufe fand zuvor statt, um den Einfluss unterschiedlicher Ausgangssignalintensitäten und unterschiedlicher Varianzen von einem Sequenz-Durchlauf zum nächsten zu eliminieren. Es wurde eine „Random Effects Analysis“ (RFX) – GLM durchgeführt, um den Effekt von starken Aktivierungen bei

Einzelprobanden, die bei der restlichen Gruppe nicht auftraten, zu vermindern. Die RFX gilt als eine konservative Interpretationsform einer Gruppenanalyse.

- Bei der *Einzelprobandenanalyse* hingegen werden alle 3D-Zeitverläufe dieses Probanden auf den individuellen anatomischen Datensatz dieses Probanden übertragen und es wurde eine GLM errechnet. Zuvor fand ebenfalls eine z-Transformation der verschiedenen 3D-Zeitverläufe statt.

Folgende Parameter wurden für die unterschiedlichen Teilfunktionen (stationäre Aufmerksamkeit & visuelle Suche), sowie für die verschiedenen Schwierigkeitsbedingungen der visuellen Suche bestimmt:

- **Größe der Aktivierungskarte:** bezeichnet die Anzahl aktivierter Voxel, die sich innerhalb einer anatomisch definierten ROI befinden.
- **Lateralisierung der Aktivierungskarten:** Bezeichnet das Verhältnis der Aktivierungskarten zwischen linker und rechter Hemisphäre. Eine Lateralisierung in die linke Hemisphäre bedeutet folglich, dass die ROIs der linken Hemisphäre größere Aktivierungskarten zeigen als die entsprechenden der rechten Hemisphäre.
- **Präferenz für ein Halbfeld:** Bezeichnet, ob eine Aktivierungskarte bzw. ein einzelnes Voxel durch Aufmerksamkeitsprozesse in beiden Halbfeldern gleich aktiviert wird, oder vor allem durch ein Halbfeld. Bei der Auswertung des linken vs. rechten Halbfeldes wird im Folgenden auch der Begriff kontralaterale Präferenz bzw. ipsilaterale Präferenz verwendet. Bei der Kartierung der Halbfeldpräferenz waren folgende zwei Schritte notwendig:
 - o Die für die entsprechende Fragestellung aktivierten Voxel wurden definiert (z.B. alle Voxel, die Aktivierung zeigen bei visueller Suche im linken oder rechten Halbfeld). In der Gruppenanalyse wurden hierfür alle Voxel verwendet, die bei einem Signifikanzniveau von $p < 0,005$ in der RFX-GLM Aktivierung zeigten.
 - o Für jedes aktivierte Voxel wurde eine Halbfeldpräferenz errechnet. Hierfür wurde ein T-Test durchgeführt, der untersuchte, ob das Voxel stärker durch die linke oder rechte Halbfeldbedingung beeinflusst wurde.

3 Ergebnisse

Aus Gründen der Darstellung sind im nachfolgenden Abschnitt den Halbfelder Farben zugeteilt. Diese sind: Rot (linkes Halbfeld), blau (rechtes Halbfeld), grün (oberes Halbfeld) und orange (unteres Halbfeld).

An den fMRT Untersuchungen nahmen insgesamt 11 Probanden teil (4 weiblich, 7 männlich, mittleres Alter: 25.3 Jahre; Standardabweichung 2.3 Jahre), die in den Verhaltensexperimenten mindestens 95% der Versuchsdurchgänge ohne Augenbewegungen durchführen konnten. Wie in dem Methodenteil erwähnt, ist dies eine typische Probandenzahl für qualitative Aussagen zur funktionellen Neuroanatomie. Der Grund hierfür ist, dass bei der aktuellen Untersuchung nicht subtile Unterschiede der Aktivierungen zwischen verschiedenen Populationen gemessen werden, wie es etwa bei der klinischen Forschung der Fall ist. Es geht vielmehr um Aktivierungen von Hirnregionen bei bestimmten Aufgaben (Friston et al., 1999). Aufgrund von exzessiven Kopfbewegungen während der funktionellen Messungen mussten 3 Blöcke eines Probanden (MB) ausgeschlossen werden. Ein anderer Proband wurde aufgrund deutlicher Bewegungen in allen Blöcken komplett von der weiteren Analyse ausgeschlossen.

Im Folgenden werden die Ergebnisse in zwei Teile gegliedert:

- Halbfeldpräferenz: linkes vs. rechtes Halbfeld (siehe Kapitel 3.1)
- Halbfeldpräferenz: oberes vs. unteres Halbfeld (siehe Kapitel 3.2)

Die Abbildungen und Tabellen zu dem jeweiligen Teil finden sich am Ende von Kapitel 3.1 und 3.2.

3.1 Halbfeldpräferenz: linkes vs. rechtes Halbfeld

3.1.1 Verhaltensdaten

Es wurden separate zweifaktorielle ANOVAs mit den Faktoren „Aufgabenschwierigkeit“ (leichte vs. schwere visuelle Suche) und „Halbfeld“ (linkes vs. rechtes Halbfeld) für die Reaktionszeiten, die Fehlerrate, d' und c durchgeführt. Hierbei zeigte sich ein signifikanter Haupteffekt für den Faktor „Aufgabenschwierigkeit“ bei den Reaktionszeiten [$F(1,9) = 91,77; p < 0,001$], bei der Fehlerrate [$F(1,9) = 23,77; p < 0,001$], bei d' [$F(1,9) = 23,36; p < 0,001$], allerdings nicht bei c [$F(1,9) = 1,8; p > 0,05$]. Für den Faktor „Halbfeld“ wurde jedoch bei keinem dieser Parameter ein signifikanter Haupteffekt gefunden; Reaktionszeit: [$F(1,9) = 3,98; p > 0,05$], Fehlerrate [$F(1,9) = 2,62; p > 0,05$], d' [$F(1,9) = 2,10; p > 0,05$] und c [$F(1,9) = 1,7; p > 0,05$]. Es zeigten sich keine signifikanten Interaktionen zwischen den beiden Faktoren. (Reaktionszeit: [$F(1,9) = 0; p > 0,05$]; Fehlerrate [$F(1,9) = 0,11; p > 0,05$]; d' [$F(1,9) = 0,05; p > 0,05$]; c [$F(1,9) = 1; p > 0,05$]).

Der Parameter c der Signalentdeckungstheorie wies bei allen Bedingungen positive Werte auf. Dies bedeutet, dass die Häufigkeit von nicht-erkannten Zielreizen höher war, als die Häufigkeit eines falschen Alarms, also eines falsch-positiv bewerteten Zielreizes. Positive c -Werte entsprechen somit einer Nein-Tendenz in dem Antwortverhalten der Probanden. Dies ist ein bekanntes Phänomen bei visuellen Suchaufgaben (Zenger und Fahle, 1997). In den meisten visuellen Suchaufgaben sind Distraktoren häufiger als Zielreize, daher stellen sich die Probanden auf eine Strategie ein, bei der ein unklarer Stimulus eher als Distraktor bewertet wird. Dies wiederum führt zu der Nein-Tendenz in dem Antwortverhalten. Eine Zusammenfassung der Verhaltensdaten für visuelle Suche im linken und rechten Halbfeld findet sich in Tabelle 1 (Seite 33).

3.1.2 fMRT Ergebnisse

Halbfeldpräferenzen

Sowohl während stationärer Aufmerksamkeit, als auch während visueller Suche wurden Aktivierungskarten in beiden Hemisphären gefunden, die dem bekannten frontoparietalen Netzwerk entsprechen (Donner et al., 2000; Donner et al., 2002). Bei der Analyse der Halbfeldpräferenzen zeigen die Ergebnisse, dass stationäre Aufmerksamkeit und visuelle Suche unterschiedliche Muster in den Hemisphären aufweisen. Positive T-Werte deuten im

Folgenden auf eine Präferenz des rechten Halbfeldes hin und werden blau kodiert, während negative T-Werte auf eine Präferenz für das linke Halbfeld deuten und rot kodiert werden. T-Werte um 0 hingegen werden weiß kodiert und zeigen an, dass die entsprechenden Voxel zwar durch die Teilfunktion visueller Aufmerksamkeit aktiviert werden, jedoch keine relevante Halbfeldpräferenz aufweisen.

- **Stationäre Aufmerksamkeit:** Aus den mittleren T-Werten für aktivierte Voxel während stationärer Aufmerksamkeit ergibt sich ein Muster, das dem in der Einleitung erwähnten Mesulam-Modell entspricht (siehe Abbildung 7a, links; Seite 34). Hierbei weist die linke Hemisphäre eine Präferenz für das kontralaterale Halbfeld auf, während die rechte Hemisphäre beide Halbfelder repräsentiert. In frühen visuellen Arealen (VO) zeigt sich während stationärer Aufmerksamkeit erwartungsgemäß eine Präferenz für das kontralaterale Halbfeld in beiden Hemisphären (siehe Abbildung 7c, links, Seite 34). Im linken frontoparietalen Netzwerk wurden positive T-Werte und somit eine Präferenz für das kontralaterale Halbfeld in den folgenden ROIs gefunden: IPTO (T:2,18); PIPS (T: 1,39) und im FEF (T: 1,41). AIPS der linken Hemisphäre wies keine eindeutige kontralaterale Präferenz auf (T: 0,22). Die rechtshemisphärischen ROIs zeigen nur in IPTO eine Präferenz für das kontralaterale Halbfeld (somit negative mittlere T-Werte): IPTO (T: -1,25), während PIPS, AIPS und das FEF mittlere T-Werte um 0 aufweisen. Dies entspricht einer Abbildung beider Halbfelder in diesen ROIs (PIPS T: -0,34; AIPS T: -0,37; FEF T: 0,09).
- **Visuelle Suche:** Während der visuellen Suchphasen des Paradigmas wiesen die frühen visuellen Areale (VO) vergleichbare Präferenzen für das kontralaterale Halbfeld auf (VO links: T: 0,64; VO rechts: T: -0,74; siehe Abbildung 7c rechts, Seite 34). Im frontoparietalen Netzwerk hingegen stellte sich ein Muster von Halbfeldpräferenzen dar, das sich nahezu komplementär verhält: Hierbei wurde von den rechtshemisphärischen ROIs vorwiegend das kontralaterale Halbfeld repräsentiert (entsprechend negative mittlere T-Werte: IPTO T: -1,23; PIPS T: -1,35; AIPS T: -1,97; FEF T: -1,37). Die ROIs der linken Hemisphäre zeigten während visueller Suche hingegen entweder keine relevante Halbfeldpräferenz (IPTO T: -0,21; AIPS T: -0,48) oder sogar eine Präferenz für das ipsilaterale Halbfeld (PIPS T: -1,42) (siehe Abbildung 7a, rechts, Seite 34). Der Wechsel der Halbfeldpräferenz wurde somit sowohl in den Regionen des intraparietalen Sulcus (IPTO, PIPS und AIPS), als auch besonders deutlich im frontalen Augenfeld (FEF) beobachtet.

- **Schwierigkeitseffekt bei visueller Suche:** Das beschriebene Muster der Halbfeldpräferenzen während visueller Suche zeigte sich sowohl bei der einfachen, als auch bei der schwierigen Suchbedingung (siehe Abbildung 8b, Seite 35). Der Vergleich dieser beiden Suchbedingungen hingegen ergab, dass die mittleren T-Werte bei der einfachen Suchbedingung signifikant niedriger waren, als bei der schwierigen Suchbedingung ($p < 0,01$). Dies entspricht für die linke Hemisphäre einer vermehrt ipsilateralen Tendenz und für die rechte Hemisphäre einer vermehrt kontralateralen Halbfeldpräferenz.

3.1.3 Weitere Ergebnisse

Unter den ROIs des frontoparietalen Netzwerkes zeigte sich nur in IPTO eine Abhängigkeit der Anzahl aktivierter Voxel von der Aufgabenschwierigkeit (siehe Tabelle 2, Seite 36). Auch für VO, die frühen visuellen Areale, zeigte sich eine hohe Abhängigkeit der Aktivierungsgröße von der Aufgabenschwierigkeit. Da VO nicht anatomisch vordefiniert wurde, sondern nur anhand der funktionellen Aktivierungen bestimmt wurde, kann hier keine Prozentangabe gemacht werden. Hier werden die absoluten Zahlen der aktivierten Voxel gezeigt: VO links: Leichte Suche: 1017 Voxel; schwere Suche: 4711 Voxel; VO rechts: Leichte Suche: 1980 Voxel; schwere Suche: 4772 Voxel. Die übrigen ROIs (PIPS, AIPS und FEF) wiesen keine vergleichbare Abhängigkeit der Aktivierungskarten von der Aufgabenschwierigkeit auf.

Zwischen stationärer Aufmerksamkeit und visueller Suche fanden sich des Weiteren Unterschiede in der Lateralisierung. Bei dem Vergleich der Aktivierungsgröße (Prozent aktivierter Voxel unter allen Voxel der vordefinierten ROIs unter dem beschriebenen Signifikanzniveau (RFX, $p < 0,005$)) führte stationäre Aufmerksamkeit zu einer vorwiegend linkshemisphärischen Lateralisierung. Das bedeutet, die Aktivierungskarten der linken Hemisphäre zeigten mehr aktivierte Voxel, als die der Gegenseite, speziell für die ROIs PIPS, AIPS und FEF. Im Gegensatz dazu führte visuelle Suche zu einer Lateralisierung in die rechte Hemisphäre, vor allem in IPTO, PIPS und dem FEF (siehe Tabelle 2, Seite 36 und Abbildung 7, Seite 34). Die rechtshemisphärische Lateralisierung der Aktivierungen besteht sowohl während der einfachen, als auch während der schwierigen Suchbedingung. Bei der einfachen Suchbedingung war diese jedoch noch stärker ausgeprägt (siehe Tabelle 2, Seite 36).

Bedingung	RT (ms)	FR (%)	d'	c
Linkes Halbfeld	1229 ± 59	4,45 ± 0,66	3,51 ± 0,14	0,18 ± 0,07
Rechtes Halbfeld	1207 ± 56	5,52 ± 0,99	3,41 ± 0,17	0,29 ± 0,07
Leichte Suche	1090 ± 59	2,60 ± 0,38	3,90 ± 0,07	0,19 ± 0,06
Schwere Suche	1352 ± 58	7,36 ± 1,24	3,12 ± 0,20	0,28 ± 0,07
Leichte Suche linkes Halbfeld	1101 ± 60	2,20 ± 0,67	3,76 ± 0,15	0,11 ± 0,08
Leichte Suche rechtes Halbfeld	1076 ± 56	3,01 ± 0,74	3,59 ± 0,10	0,27 ± 0,07
Schwere Suche linkes Halbfeld	1364 ± 61	6,70 ± 1,27	3,03 ± 0,19	0,25 ± 0,07
Schwere Suche rechtes Halbfeld	1339 ± 58	8,03 ± 1,34	2,92 ± 0,16	0,32 ± 0,09

Tabelle 1

Reaktionszeiten (RT), Fehlerrate (FR), Detektionssensitivität (d') und Antworttendenz (c) der visuellen Suche im linken und rechten Halbfeld. Vergleich leichter und schwerer Suchbedingungen und Vergleich der Verhaltensdaten bei leichter und schwerer Suche getrennt für das linke und rechte Halbfeld. Dargestellt sind die absoluten Werte ± Standardfehler.

Die schwere Suchbedingung führte zu signifikant längeren Reaktionszeiten, als die leichte Bedingung. Auch die Fehlerrate war signifikant höher. Der Parameter c der Signalentdeckungstheorie war positiv für alle Bedingungen. Dies entspricht einer Nein-Tendenz bei der Antwort.

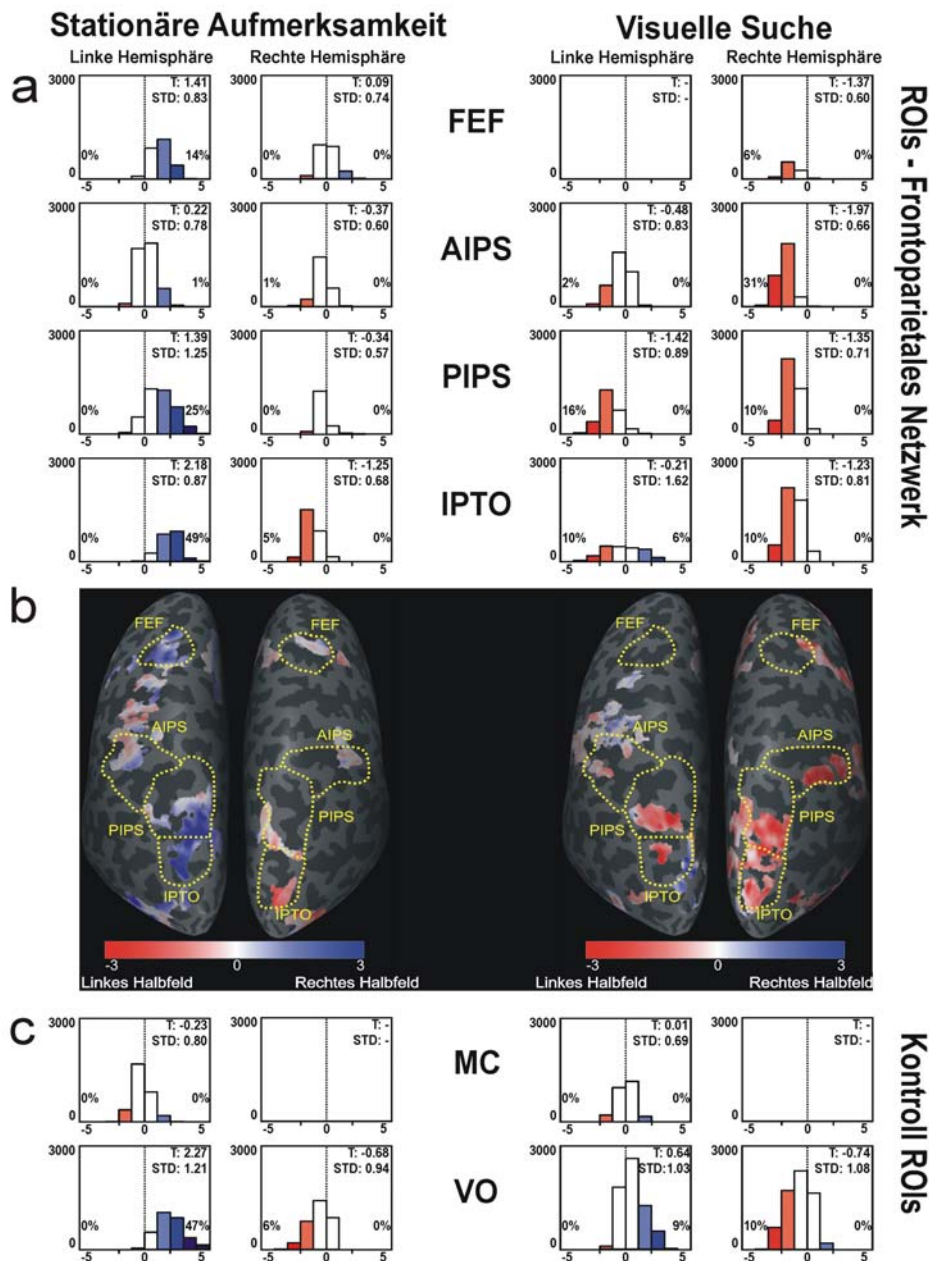


Abbildung 7

Ergebnisse der Gruppenanalyse: Aktivierungen für stationäre Aufmerksamkeit und visuelle Suche im linken und rechten Halbfeld. Für alle aktivierten Voxel innerhalb der ROIs ($p < 0,005$, RFX, Schwellenwert für Aktivierungskarten: 50 mm^2) wurden T-Werte berechnet, die eine Präferenz für das ipsi- oder kontralaterale Halbfeld anzeigen. Negative T-Werte werden rot dargestellt und weisen auf eine Präferenz für das linke Halbfeld hin. Positive T-Werte werden blau dargestellt und zeigen eine Präferenz für das rechte Halbfeld.

- **a:** Histogramme mit der Verteilung der T-Werte innerhalb der ROIs des frontoparietalen Netzwerkes. Jeder Balken umfasst einen Bereich 1,13. Voxel mit T-Werten $< -2,26$ oder $> 2,26$ deuten auf eine signifikante Präferenz für ein Halbfeld hin ($p < 0,05$).
- **b:** Visualisierung der T-Werte der Gruppenanalyse auf einer einzelnen Cortexoberfläche.
- **c:** Histogramme mit der Verteilung der T-Werte innerhalb der Kontroll ROIs, dem rechten Motorcortex (MC) und den frühen visuellen Arealen (VO).

Abkürzungen: N: Anzahl aktivierter $1 \times 1 \times 1 \text{ mm}$ Voxel innerhalb einer ROI. T: Mittlerer T-Wert der aktivierten Voxel innerhalb einer ROI; STD: Standardabweichung der T-Werte vom Mittelwert; Gelb gepunktete Linien: anatomisch vordefinierte Grenzen der ROIs. FEF: Frontales Augenfeld; AIPS, PIPS, IPTO: Regionen innerhalb des intraparietalen Sulcus (siehe Abbildung 6).

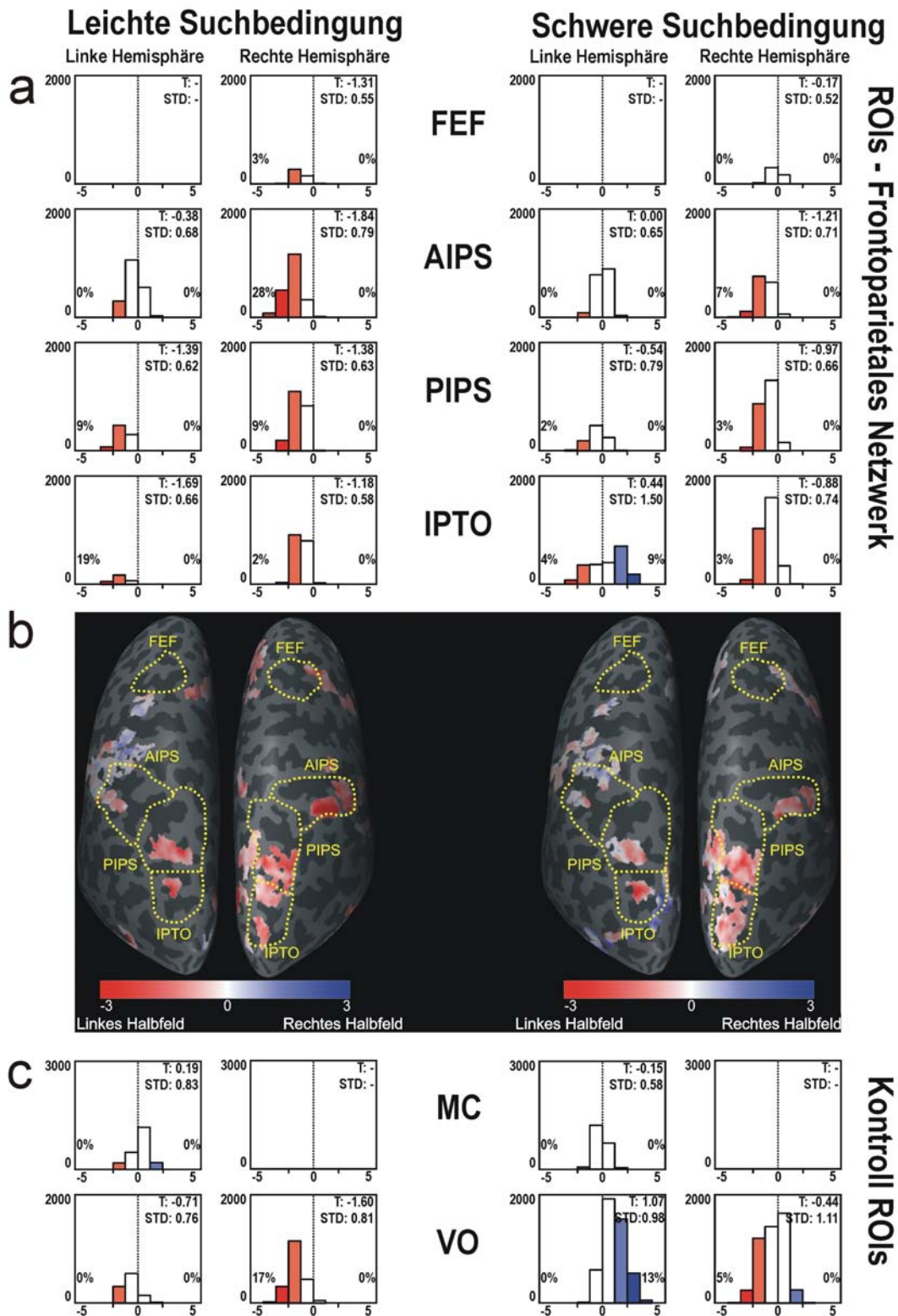


Abbildung 8

Ergebnisse der Gruppenanalyse; Aktivierungen für leichte und schwere visuelle Suche im linken und rechten Halbfeld. Details der Visualisierung wie in Abbildung 7.

- **a:** Histogramme mit der Verteilung der T-Werte innerhalb der ROIs des frontoparietalen Netzwerkes.
- **b:** Visualisierung der T-Werte der Gruppenanalyse auf einer einzelnen Cortexoberfläche.
- **c:** Histogramme mit der Verteilung der T-Werte innerhalb der Kontroll ROIs, dem rechten Motorcortex (MC) und den frühen visuellen Arealen (VO).

ROI	ROI Größe (mm)	Stationäre Aufm.(%)	Visuelle Suche (%)	Leichte Suche (%)	Schwere Suche (%)
FEF links	3863	65	0	0	0
FEF rechts	4451	50	18	9	11
AIPS links	7437	56	44	26	24
AIPS rechts	5460	40	56	38	29
PIPS links	8719	48	29	10	11
PIPS rechts	5970	27	68	36	40
IPTO links	4997	41	39	6	42
IPTO rechts	5846	46	81	30	53
Linkes FPN	25016	52	31	12	19
Rechtes FPN	21727	40	58	30	34

Tabelle 2

Anatomisch definierte ROI-Größen (1×1×1 mm Voxel); Prozent (%) aktivierter Voxel während stationärer Aufmerksamkeit (Stat. Aufm.) und der visuellen Suchbedingungen. (FPN = frontoparietales Netzwerk).

Während stationärer Aufmerksamkeit weist das linke frontoparietale Netzwerk mit den Regionen FEF, AIPS, PIPS und IPTO mehr aktivierte Voxel auf, als die Gegenseite. Bei visueller Suche hingegen zeigt sich ein umgekehrtes Muster mit mehr aktivierten Voxeln im rechten FPN. Diese Lateralisierung in die rechte Hemisphäre zeigt sich sowohl bei der leichten, als auch bei der schweren Suchbedingung.

3.2 Halbfeldpräferenzen: Oberes vs. unteres Halbfeld

3.2.1 Verhaltensdaten

Es wurden separate zweifaktorielle ANOVAs mit den Faktoren „Aufgabenschwierigkeit“ (leichte vs. schwere visuelle Suche) und „Halbfeld“ (oberes vs. unteres Halbfeld) durchgeführt. Diese wurden separat erstellt für Reaktionszeiten, Fehlerrate, d' und c (siehe Tabelle 3, Seite 40).

Ein signifikanter Haupteffekt für den Faktor „Aufgabenschwierigkeit“ zeigte sich erneut für folgende drei Parameter: Reaktionszeit [$F(1,9) = 73,11$; $p < 0,005$], Fehlerrate [$F(1,9) = 15,46$; $p < 0,005$], d' [$F(1,9) = 18,48$; $p < 0,005$] aber nicht für c [$F(1,9) = 0,56$; $p > 0,05$]. Keiner der vier Parameter zeigte einen signifikanten Haupteffekt für den Faktor „Halbfeld“; Reaktionszeit [$F(1,9) = 3,62$; $p > 0,05$], Fehlerrate [$F(1,9) = 2,81$; $p > 0,05$], d' [$F(1,9) = 2,09$; $p > 0,05$] und c [$F(1,9) = 1,15$; $p > 0,05$]. Es bestanden keine signifikanten Interaktionen zwischen den Faktoren „Aufgabenschwierigkeit“ und „Halbfeld“ (Reaktionszeit: [$F(1,9) = 2,28$; $p > 0,05$]; Fehlerrate [$F(1,9) = 3,78$; $p > 0,05$]; d' [$F(1,9) = 1,55$; $p > 0,05$]; c [$F(1,9) = 0,23$; $p > 0,05$]).

Der Faktor Halbfeld zeigte in der ANOVA keinen signifikanten Haupteffekt. Ein zusätzlich durchgeführter T-Test führte jedoch zu einer signifikant höheren Detektionssensitivität für das obere Halbfeld, verglichen mit dem unteren Halbfeld ($p < 0,05$). Wie in der Auswertung für das linke und rechte Halbfeld (siehe Kapitel 3.1.1) hatte die Antworttendenz c immer positive Werte, was einer Nein-Tendenz entspricht.

3.2.2 fMRT Ergebnisse

Halbfeldpräferenzen

Stationäre Aufmerksamkeit und visuelle Suche im oberen und unteren Halbfeld führten zu bihemisphärischen Aktivierungen im frontoparietalen Aufmerksamkeitsnetzwerk (Donner et al., 2000; Donner et al., 2002) (siehe Abbildung 9 b, Seite 41). Es zeigte sich jedoch, dass sich die Aktivierungskarten der beiden Teilprozesse (stationäre Aufmerksamkeit und visuelle Suche) innerhalb einzelner ROIs unterscheiden (siehe Abbildung 9 b, Seite 41). Zudem weisen sie eine unterschiedliche Halbfeldpräferenz für das obere und untere Halbfeld auf. Positive T-Werte deuten im Folgenden auf eine Präferenz des oberen Halbfeldes hin und werden grün kodiert, während negative T-Werte auf eine Präferenz für das untere Halbfeld

deuten und orange kodiert werden. T-Werte um 0 hingegen werden weiß kodiert und zeigen an, dass die entsprechenden Voxel zwar durch den Teilprozess aktiviert werden, jedoch keine relevante Halbfeldpräferenz aufweisen.

- **Stationäre Aufmerksamkeit:** Bei stationärer Aufmerksamkeit wiesen alle ROIs des frontoparietalen Netzwerkes negative T-Werte auf (siehe Abbildung 9 a, links). Dies entspricht einer Präferenz für das untere Halbfeld in beiden Hemisphären während dieses Teilprozesses (Mittlerer T-Wert (= T) IPTO links T: -0,38; IPTO rechts T: -1,33; PIPS links T: -0,55; PIPS rechts T: -1,07; AIPS links T: -1,09; AIPS rechts T: -1,44; FEF links T: -1,16; FEF rechts T: -1,81). Die rechtshemisphärischen ROIs wiesen hierbei jeweils noch niedrigere mittlere T-Werte auf, als die entsprechenden ROIs der Gegenseite. Dies deutet auf eine noch stärkere Präferenz für das untere Halbfeld in der rechten Hemisphäre. Interessanterweise nahm die Präferenz für das untere Halbfeld in weiter dorsal gelegenen ROIs, wie z.B. AIPS und FEF zu, was durch die negativeren Werte belegt wird.
- **Visuelle Suche:** Im Vergleich zu den zuvor beschriebenen T-Werten wiesen alle ROIs des frontoparietalen Netzwerkes höhere T-Werte auf, als während stationärer Aufmerksamkeit (siehe Abbildung 9a, Seite 41). Dies entspricht einer stärkeren Präferenz für das obere Halbfeld während visueller Suche. Bei dem Vergleich zwischen den links- und rechtshemisphärischen ROIs bei visueller Suche zeigt die rechte Hemisphäre höhere T-Werte und somit auch eine stärkere Präferenz für das obere Halbfeld. Hingegen hat die linke Hemisphäre in den ROIs PIPS und FEF keine relevante Halbfeldpräferenz und die T-Werte dieser ROIs liegen nahe 0 (PIPS links T: -0,46, FEF links T: -0,21). Nur die ROI AIPS hat in beiden Hemisphären positive T-Werte (siehe Abbildung 9a, Seite 41; AIPS links: T: 0,67; AIPS rechts: T: 1,31). Somit ergibt sich auch für den Vergleich des oberen und unteren Halbfeldes ein unterschiedliches Muster der Halbfeldpräferenzen während visueller Suche, verglichen mit der Halbfeldrepräsentation während stationärer Aufmerksamkeit. Diese Änderung der Halbfeldrepräsentation konnte in den Kontroll-ROIs des linken Motorcortex (MC) und der frühen visuellen Areale (VO) nicht beobachtet werden (siehe Abbildung 9c, Seite 41). Die direkte Umkehr der Halbfeldpräferenz zwischen stationärer Aufmerksamkeit und visueller Suche zeigt sich auch besonders deutlich in

der rechten Hemisphäre einzelner Probanden. Die rechte Hemisphäre von zwei Probanden ist in Abbildung 10 (Seite 42) dargestellt.

- **Schwierigkeitseffekt bei visueller Suche:** Die Aufgabenschwierigkeit hat einen deutlichen Effekt auf das Muster der Halbfeldrepräsentation des oberen und unteren Halbfeldes (siehe Abbildung 11, Seite 43). Um einen Überblick über die Halbfeldpräferenzen des gesamten frontoparietalen Netzwerkes zu bekommen, wurde ein mittlerer T-Wert für alle aktivierten Voxel im frontoparietalen Netzwerk unter folgenden Bedingungen bestimmt: stationäre Aufmerksamkeit, visuelle Suche (alle Bedingungen), leichte Suchbedingung, schwere Suchbedingung (siehe Tabelle 4, Seite 42). Stationäre Aufmerksamkeit wies hierbei den negativsten mittleren T-Wert auf (-1,05). Dies entspricht einer starken Präferenz für das untere Halbfeld. Die schwere Suchbedingung hingegen führte zu T-Werten um 0, während die leichte Suchbedingung zu den höchsten mittleren T-Werten führte (0,68) und somit die stärkste Präferenz für das obere Halbfeld aufwies. Das obere Halbfeld wird während der leichten Suchbedingung vor allem in rechtshemisphärischen ROIs dargestellt (siehe Abbildung 11 a und b, Seite 43). Dies zeigte sich nicht in den frühen visuellen Arealen (VO; siehe Abbildung 11 c, Seite 43) und scheint somit charakteristisch für das frontoparietale Aufmerksamkeitsnetzwerk zu sein.

3.2.3 Weitere Ergebnisse

Des Weiteren wurde analysiert, ob die Teilprozesse visueller Aufmerksamkeit zu unterschiedlichen Lateralisierungen der Aktivierungskarten führen, oder ob beide Hemisphären ähnlich große Aktivierungskarten aufweisen. Wie in Abbildung 9 und Abbildung 11 zu sehen, führen sowohl stationäre Aufmerksamkeit, als auch die unterschiedlichen Suchbedingungen zu Aktivierungskarten in beiden Hemisphären. Jedoch zeigten sich bei der definierten Signifikanzschwelle (RFX, $p < 0,005$) während stationärer Aufmerksamkeit vergleichbare Aktivierungskarten in beiden Hemisphären. Das bedeutet, dass etwa die gleiche Anzahl aktivierter Voxel im linken und rechten frontoparietalen Netzwerk zu finden ist (siehe Tabelle 4, Seite 42; linkes frontoparietales Netzwerk: 19 % aktivierte Voxel; rechtes frontoparietales Netzwerk: 18% aktivierte Voxel). Hingegen führte visuelle Suche zu einer Lateralisierung der Aktivierungskarten in die rechte Hemisphäre (linkes frontoparietales Netzwerk: 20 % aktivierte Voxel; rechtes frontoparietales Netzwerk: 37% aktivierte Voxel). In einer weiteren Unterscheidung der zwei Schwierigkeitsbedingen führte leichte visuelle

Suche zu einer stärkeren Lateralisierung, als die schwere Suchbedingung (leichte Suchbedingung: linkes frontoparietales Netzwerk: 10 % aktivierte Voxel; rechtes frontoparietales Netzwerk: 24% aktivierte Voxel; schwere Suchbedingung: linkes frontoparietales Netzwerk: 26 % aktivierte Voxel; rechtes frontoparietales Netzwerk: 36% aktivierte Voxel).

Bedingung	RT (ms)	FR (%)	d'	c
Oberes Halbfeld	1221 ± 66	6,01 ± 1,58	3,40 ± 0,25	0,21 ± 0,08
Unteres Halbfeld	1170 ± 53	7,21 ± 1,19	3,07 ± 0,18	0,28 ± 0,06
Leichte Suche	1060 ± 55	3,93 ± 0,98	3,66 ± 0,18	0,21 ± 0,06
Schwere Suche	1341 ± 66	9,28 ± 1,90	2,92 ± 0,23	0,27 ± 0,08
Leichte Suche oberes Halbfeld	1078 ± 62	4,18 ± 1,30	3,45 ± 0,20	0,19 ± 0,07
Leichte Suche unteres Halbfeld	1042 ± 49	3,68 ± 0,94	3,48 ± 0,15	0,23 ± 0,07
Schwere Suche oberes Halbfeld	1370 ± 74	7,84 ± 1,99	2,97 ± 0,24	0,22 ± 0,09
Schwere Suche unteres Halbfeld	1309 ± 61	10,73 ± 1,97	2,66 ± 0,22	0,32 ± 0,10

Tabelle 3

Reaktionszeiten (RT), Fehlerrate (FR), Detektionssensitivität (d') und Antworttendenz (c) der visuellen Suche im oberen und unteren Halbfeld. Vergleich leichter und schwerer Suchbedingungen und Vergleich der Verhaltensdaten bei leichter und schwerer Suche getrennt für das obere und untere Halbfeld. Dargestellt sind die absoluten Werte ± Standardfehler.

Die schwere Suchbedingung führte zu signifikant längeren Reaktionszeiten, als die leichte Bedingung. Auch die Fehlerrate war signifikant höher. Der Parameter c der Signalentdeckungstheorie war positiv für alle Bedingungen. Dies entspricht einer Nein-Tendenz bei der Antwort.

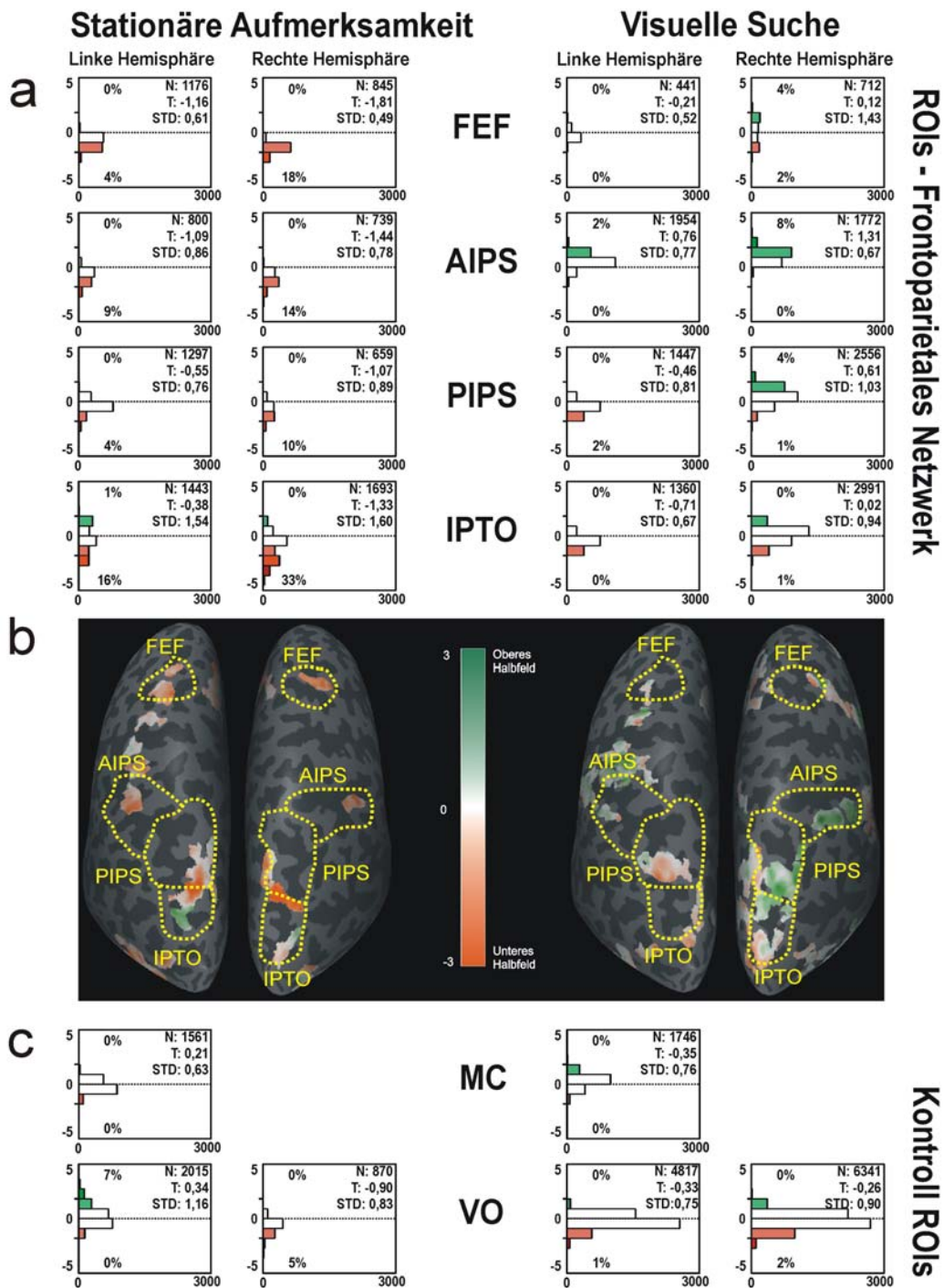


Abbildung 9

Ergebnisse der Gruppenanalyse: Aktivierungskarten für stationäre Aufmerksamkeit und visuelle Suche im oberen und unteren Halbfeld. Eine Präferenz für das obere Halbfeld ist durch positive T-Werte angezeigt und wird grün kodiert. Negative T-Werte stehen für eine Präferenz für das untere Halbfeld und werden orange kodiert. Die übrigen Details zu der Abbildung können Abbildung 7 (Seite 34) entnommen werden.

- **a:** Histogramme mit der Verteilung der T-Werte innerhalb der ROIs des frontoparietalen Netzwerkes.
- **b:** Visualisierung der T-Werte der Gruppenanalyse auf einer einzelnen Cortexoberfläche.
- **c:** Histogramme mit der Verteilung der T-Werte innerhalb der Kontroll ROIs, dem rechten Motorcortex (MC) und den frühen visuellen Arealen (VO).

Abkürzungen: N: Anzahl aktivierter 1*1*1 mm Voxel innerhalb einer ROI. T: Mittlerer T-Wert der aktivierten Voxel innerhalb einer ROI; STD: Standardabweichung der T-Werte vom Mittelwert; Gelb gepunktete Linien: anatomisch vordefinierte Grenzen der ROIs. FEF: Frontales Augenfeld; AIPS, PIPS, IPTO: Regionen innerhalb des intraparietalen Sulcus (siehe Abbildung 6).

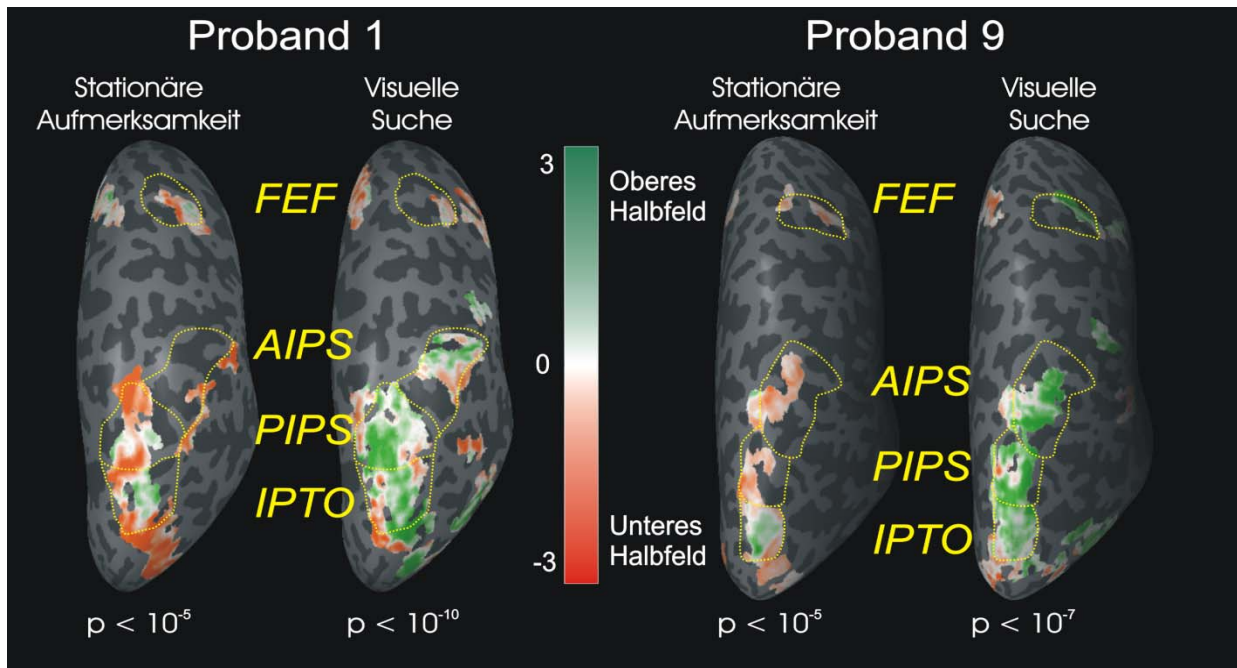


Abbildung 10

Halbfeldpräferenz für das obere und das untere Halbfeld während stationärer Aufmerksamkeit und visueller Suche in zwei Einzelprobanden. Die rechte Hemisphäre weist bei diesen beiden Probanden eine deutliche Präferenz für das untere Halbfeld während stationärer Aufmerksamkeit auf. Hingegen wird während visueller Suche vorwiegend das obere Halbfeld repräsentiert.

	Stationäre Aufmerksamkeit	Visuelle Suche	Leichte Suchbedingung	Schwere Suchbedingung
Mittlere T-Werte im frontoparietalen Netzwerk	-1.05 ± 1.20	0.29 ± 1.08	0.68 ± 0.85	-0.05 ± 0.99
% aktivierter Voxel im linken frontoparietalen Netzwerk	19	20	10	26
% aktivierter Voxel im rechten frontoparietalen Netzwerk	18	37	24	39

Tabelle 4

Aktivierter Voxel in den anatomisch vordefinierten ROIs im frontoparietalen Netzwerk. Mittlere T-Werte \pm Standardabweichung und Prozentsatz (%) aktivierter Voxel während stationärer Aufmerksamkeit und verschiedenen Suchbedingungen.

Im FPN führt stationäre Aufmerksamkeit zu negativen T-Werten und somit zu einer Präferenz für das untere Halbfeld. Die leichte Suchbedingung hingegen führte zu positiven T-Werten und somit zu einer Präferenz für das obere Halbfeld. Während der schweren visuellen Suchaufgabe gab es hingegen keine wesentliche Halbfeldpräferenz. Dies entspricht den T-Werten um 0.

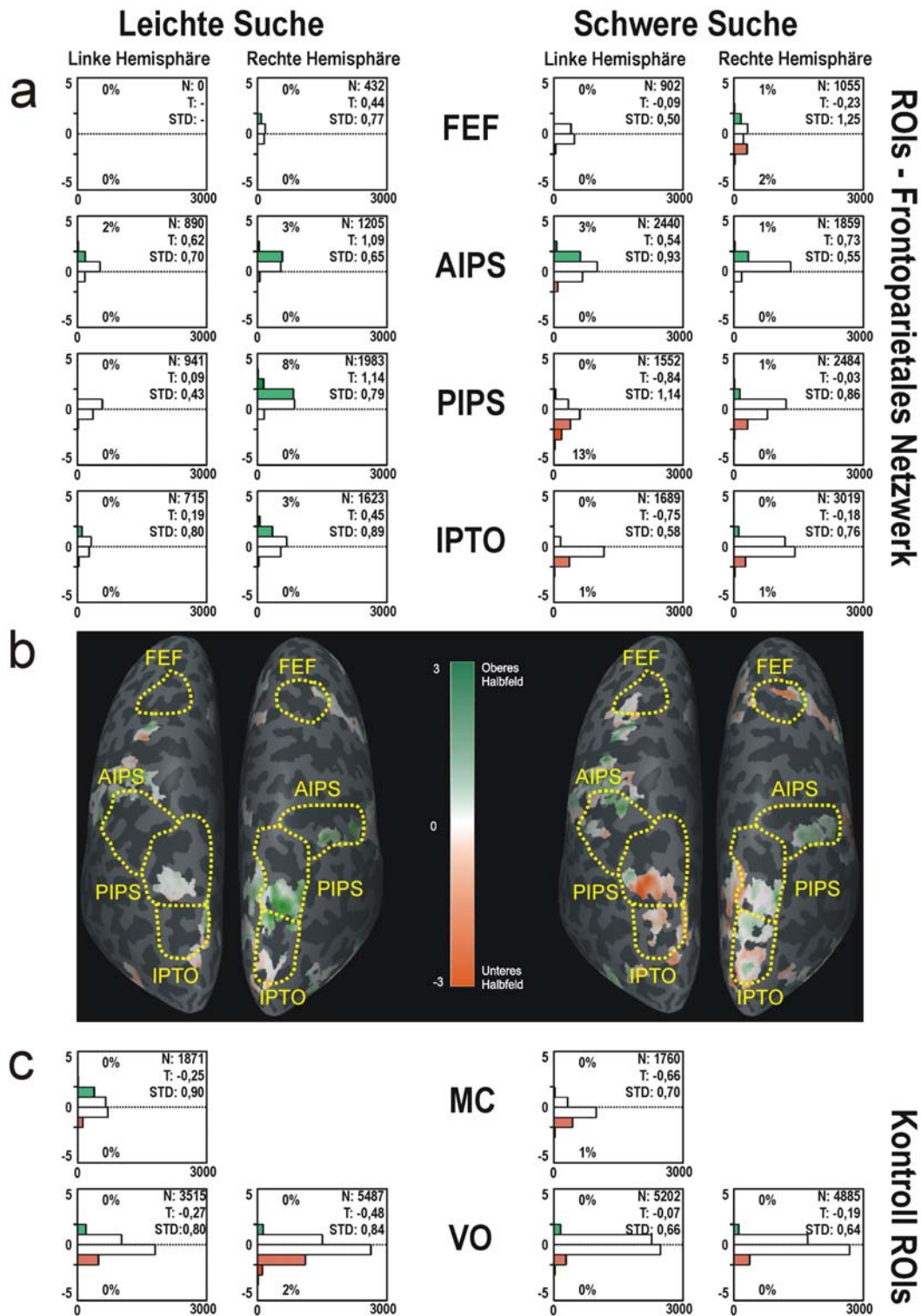


Abbildung 11

Ergebnisse der Gruppenanalyse; Aktivierungen für leichte und schwere visuelle Suche im oberen und unteren Halbfeld. Methodik der Visualisierung wie in Abbildung 9 (Seite 41).

- **a:** Histogramme mit der Verteilung der T-Werte innerhalb der ROIs des frontoparietalen Netzwerkes.
- **b:** Visualisierung der T-Werte der Gruppenanalyse auf einer einzelnen Cortexoberfläche.
- **c:** Histogramme mit der Verteilung der T-Werte innerhalb der Kontroll ROIs, dem rechten Motorcortex (MC) und den frühen visuellen Arealen (VO).

Abkürzungen: N: Anzahl aktivierter 1*1*1 mm Voxel innerhalb einer ROI. T: Mittlerer T-Wert der aktivierten Voxel innerhalb einer ROI; STD: Standardabweichung der T-Werte vom Mittelwert; Gelb gepunktete Linien: Anatomisch vordefinierte Grenzen der ROIs.

4 Diskussion:

Zuerst werden in Kapitel 4.1 die Ergebnisse der Halbfeldpräferenzen für das linke und rechte Halbfeld diskutiert. Anschließend werden in Kapitel 4.2 die Halbfeldpräferenzen für das obere und untere Halbfeld bewertet. Die weiteren Ergebnisse, vor allem die Lateralisierung, die für alle Halbfeldbedingungen zutrifft, werden im folgenden Kapitel 4.3 besprochen. Kapitel 4.4 stellt eine abschließende Beantwortung der Fragen dar, die in Kapitel 1.4 gestellt wurden. In Kapitel 4.5 werden die Ergebnisse dieser Dissertation zusammengefasst. Dabei werde ich versuchen, sowohl für die Ergebnisse des Vergleichs linkes vs. rechtes Halbfeld, als auch für den Vergleich des oberen vs. unteren Halbfeldes eine gemeinsame Erklärung zu finden.

4.1 Vergleich: Linkes vs. rechtes Halbfeld

Halbfeldpräferenzen

Die funktionellen Daten für das linke und rechte Halbfeld deuten darauf hin, dass Halbfeldpräferenzen keine Konstante darstellen, sondern dynamisch wechseln können. Die Halbfeldpräferenzen ändern sich mit den Teilfunktionen visuell-räumlicher Aufmerksamkeit, die jeweils in dem Paradigma verwendet werden.

Während stationärer Aufmerksamkeit fanden wir das bekannte Muster der Halbfeldpräferenzen nach Mesulam, bei dem die linke Hemisphäre eine starke Präferenz für das kontralaterale Halbfeld aufweist, während die rechte Hemisphäre beide Halbfelder verarbeitet (Mesulam, 1981; Mesulam, 1999). Dazu im Gegensatz steht das Muster der Halbfeldpräferenzen während visueller Suche. Hier zeigen die Regionen des rechten frontoparietalen Netzwerkes eine kontralaterale Präferenz und die linke Hemisphäre verarbeitet beide Halbfelder gleichermaßen. Diese Veränderung der Halbfeldpräferenzen fand sich sowohl bei einfacher, als auch bei schwerer visueller Suche. Schematisch werden die unterschiedlichen Muster der Halbfeldpräferenzen in Abbildung 12 (Seite 45) dargestellt.

In der Einleitung wurde bereits eine schematische Darstellung der in der Literatur gefundenen Muster der Halbfeldverarbeitung gezeigt (siehe Abbildung 3, Seite 8). Wie erwähnt stimmt das Muster während stationärer Aufmerksamkeit (siehe Abbildung 12a, Seite 45) mit dem Mesulam Modell überein (Abbildung 3b, Seite 8). Visuelle Suche hingegen führt nicht etwa zu einer kontralateralen Präferenz beider Hemisphären, wie es von unterschiedlicher Seite

gezeigt wurde (Hagler, Jr. und Sereno, 2006; Schluppeck et al., 2005; Silver et al., 2005) (siehe Abbildung 3a, Seite 8), sondern weist ebenfalls eine asymmetrische Verarbeitung der Halbfelder auf. Diese ist jedoch umgekehrt zum Mesulam Modell (siehe Abbildung 12b).

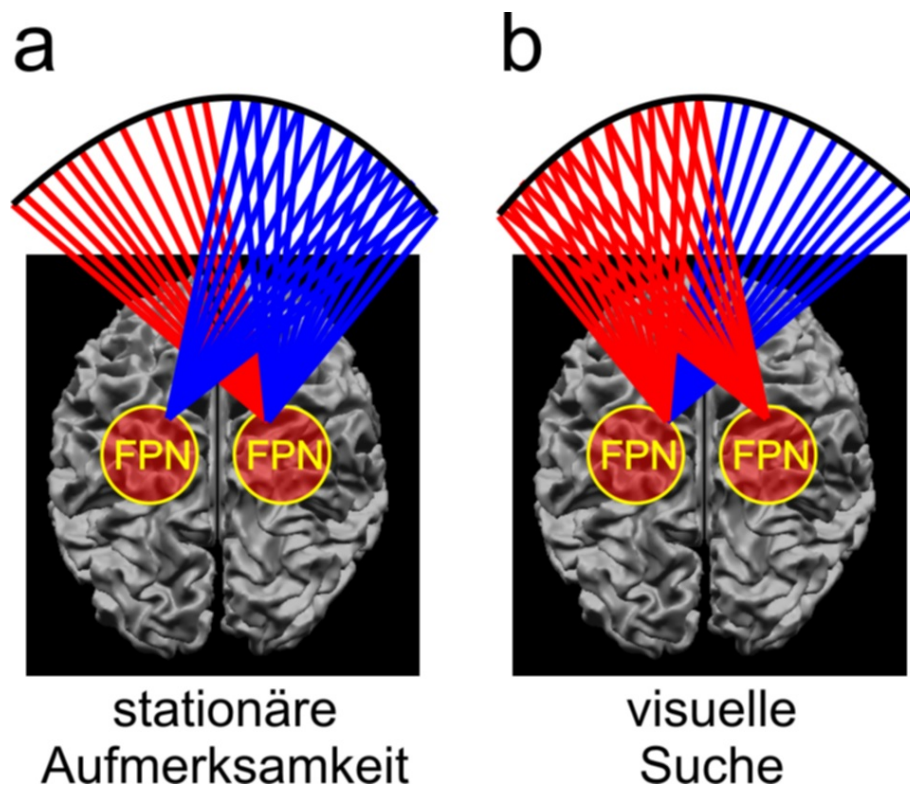


Abbildung 12

Verarbeitung der Halbfelder während stationärer Aufmerksamkeit und visueller Suche. Craniale Ansicht der Oberflächenrekonstruktionen beider Hemisphären mit schematischer Darstellung des frontoparietalen Netzwerkes (FPN). Rote Linien zeigen eine Abbildung des linken Halbfeldes, blaue Linien eine Abbildung des rechten Halbfeldes. (a) Während stationärer Aufmerksamkeit fanden wir für das frontoparietale Netzwerk (FPN) ein Muster an Halbfeldpräferenzen, das mit dem sogenannten Mesulam-Modell übereinstimmt (siehe Text). Die Halbfeldpräferenzen während visueller Suche verhielten sich hingegen komplementär dazu.

Die Ergebnisse der unterschiedlichen räumlichen Codierung im dorsalen Pfad des Aufmerksamkeitssystems, der dem frontoparietalen Netzwerk entspricht, stehen im Gegensatz zu den Arealen im ventralen Pfad. Hier wurde eine stabile Präferenz für kontralaterale Stimuli bei unterschiedlichen Aufgaben gefunden (Hemond et al., 2007). Dies wurde für unterschiedliche Areale getestet, zum Beispiel für Areale zur Objekterkennung und Gesichtererkennung.

Bei unseren Ergebnissen zeigt sich, dass die asymmetrische Halbfeldverarbeitung erst in den Regionen des intraparietalen Sulcus beginnt. Frühe visuelle Areale in beiden Hemisphären weisen eine Präferenz für kontralaterale Stimuli auf. Diese Tatsache spricht auch gegen einen systematischen Fehler in unserem Paradigma oder unseren Ergebnissen.

Der Vergleich bisheriger Studien zu Halbfeldpräferenzen war nur eingeschränkt möglich, da unterschiedliche Paradigmen und Probandengruppen untersucht wurden. Aus diesem Grund wurden die aktuellen Untersuchungen so geplant, dass diese beiden Faktoren keinen Einfluss auf unsere Ergebnisse haben konnten. Dies wurde erreicht durch Untersuchung beider Teilprozesse im gleichen Paradigma und an der gleichen Probandengruppe.

Eine mögliche Verfälschung der Ergebnisse der Halbfeldpräferenzen könnte aus unterschiedlichen Verhaltensdaten für visuelle Suche im linken und rechten Halbfeld resultieren. Jedoch zeigten sich weder Unterschiede in Reaktionszeiten, noch in Fehlerraten, noch in Detektionssensitivität oder der Antworttendenz.

Ein möglicher Erklärungsversuch für die unterschiedliche räumliche Codierung bei stationärer Aufmerksamkeit und visueller Suche wäre, dass der Aufmerksamkeitsfokus bei visueller Suche sowohl in ipsilaterale, als auch in kontralaterale Richtung verschoben wird, während er sich bei stationärer Aufmerksamkeit nur in eine Richtung bewegt. Außerdem finden während visueller Suche im linken und rechten Halbfeld auch Verschiebungen des Aufmerksamkeitsfokus nach oben und unten statt. Während stationärer Aufmerksamkeit hingegen ist die Richtung auf links-rechts beschränkt. Bei dieser Erklärung könnten die unterschiedlichen Muster der Halbfeldpräferenz teilweise durch die verschiedenen Bewegungsarten des Aufmerksamkeitsfokus zustande kommen. Jedoch sprechen Ergebnisse aus früheren Studien gegen diesen Ansatz. Aktivierungskarten im frontoparietalen Netzwerk sind eher von der Lage des Aufmerksamkeitsfokus, als von dessen Richtung abhängig (Corbetta et al., 1993). Außerdem wurde in einer weiteren Studie nachgewiesen, dass die Achse der Verschiebung von Aufmerksamkeit keinen Einfluss auf die Aktivierungskarten hat (Macaluso und Patria, 2007). Daher erscheint dieser Erklärungsansatz nicht ausreichend, um die deutlichen Unterschiede der Halbfeldrepräsentation zwischen stationärer Aufmerksamkeit und visueller Suche zu erklären.

Für die Ergebnisse der Halbfeldpräferenzen ist noch wichtig zu erwähnen, dass die veränderten Halbfeldpräferenzen durch Aufmerksamkeitsprozesse zustande kommen und nicht durch einen unterschiedlichen visuellen Input. Sowohl bei der Suchbedingung im linken, als auch im rechten Halbfeld wurden Stimuli in beiden Halbfeldern dargeboten. Daher können die unterschiedlichen Halbfeldpräferenzen nicht durch veränderte visuelle Stimuli erklärt werden.

In unserer Studie war eine motorische Antwort nur während der visuellen Suchphase notwendig. Diese Antwort wurde stets mit der rechten Hand gegeben. Es könnte argumentiert werden, dass die räumliche Repräsentation des linken und rechten Halbfeldes durch die

motorische Antwort der rechten Hand beeinflusst wird. Bisher gibt es jedoch in der Literatur keine Hinweise dafür, dass die Antworthand einen Einfluss auf räumliche Repräsentation in visuellen Arealen oder dem frontoparietalen Netzwerk hat (Hagler, Jr. und Sereno, 2006; Silver et al., 2005).

Dynamik des Aufmerksamkeitsfokus

Eine mögliche Ursache der unterschiedlichen Halbfeldpräferenzen liefert die unterschiedliche „Dynamik des Aufmerksamkeitsfokus“ während stationärer Aufmerksamkeit und visueller Suche. Die „Dynamik des Aufmerksamkeitsfokus“ bedeutet, dass bei einigen Teilfunktionen visuell-räumlicher Aufmerksamkeit der Fokus stationär auf eine Lokalisation gerichtet bleibt, während er bei anderen Teilfunktionen wiederholt verschoben werden muss. Genau diese Dynamik unterscheidet die beiden Teilfunktionen unseres Paradigmas: Stationäre Aufmerksamkeit und visuelle Suche.

Einfluss endogener und exogener Aufmerksamkeit

Neben der Dynamik der Aufmerksamkeitsfokus ergibt sich jedoch ein weiterer plausibler Erklärungsansatz für die unterschiedliche räumliche Codierung bei den einzelnen Bedingungen des Paradigmas (stationärer Aufmerksamkeit, leichte Suchbedingung, schwere Suchbedingung). Diese Bedingungen unterscheiden sich deutlich darin, ob eher endogene oder exogene Aufmerksamkeit benötigt wird. In unserem Paradigma war die Phase der stationären Aufmerksamkeit deutlich durch endogene Aufmerksamkeit bestimmt. Hierbei gab es einen zentralen Hinweisreiz und ein langes Intervall, während derer der Aufmerksamkeitsfokus stationär gehalten wurde. Dies ist somit ein typischer „Top-down“ Prozess (Nakayama und Mackeben, 1989; Weichselgartner und Sperling, 1987; Collie et al., 2000). Für die visuelle Suchphase ist es nicht eindeutig, ob die Aufgabe mithilfe endogener oder exogener Aufmerksamkeit durchgeführt wurde, oder einer Mischung der beiden Komponenten. Während die Probanden für die Aufgabe endogene Aufmerksamkeit benötigen, um die visuelle Information nach bestimmten Kriterien zu durchsuchen, führt der Zielreiz zu exogener Aufmerksamkeit, indem er sich von den anderen Stimuli unterscheidet und somit hervortritt (Wolfe, 2003). Die Aufgabenschwierigkeit kann somit die Komponente der exogenen und endogenen Aufmerksamkeit entscheidend beeinflussen: Während der leichten Suchbedingung ist möglicherweise keine endogene Aufmerksamkeit notwendig, da der Zielreiz über einen „Pop-out Effekt“ unter den übrigen vertikalen Linien hervorsteht und

eine exogene Aufmerksamkeitsausrichtung auslöst. Während der schwierigen visuellen Suchbedingung hingegen scheint eine Mischung sowohl aus endogener, als auch aus exogener Aufmerksamkeit notwendig, da die Suchanordnung zu komplex für eine rein exogene, stimulusbasierte Aufmerksamkeitsausrichtung ist.

Die graduelle Veränderung der Halbfeldpräferenz von stationärer Aufmerksamkeit (endogene Komponente) über die schwere Suchbedingung (endogene und exogene Komponente) zu der leichten Suchbedingung (exogene Komponente) wird durch diesen Ansatz erklärt. Dadurch werden ebenfalls die Ergebnisse der Lateralisierung erklärt, die eine ähnliche Veränderung von stationärer Aufmerksamkeit (Lateralisierung der Aktivierungen in die linke Hemisphäre) über die schwere Suchbedingung (etwa gleich große Aktivierungen in beiden Hemisphären) zu der leichten Suchbedingung (Lateralisierung der Aktivierungen in die rechte Hemisphäre) aufweisen. Dies wird in dem Kapitel 4.3 weiter diskutiert.

Modellbildung für die Ergebnisse des linken und rechten Halbfeldes

Wie aus der Aufmerksamkeitsforschung bekannt, finden sich im frontoparietalen Netzwerk sowohl Regionen mit räumlichen, als auch mit nicht-räumlichen Funktionen (Coull und Frith, 1998). Dies könnte ebenfalls sowohl für die wechselnde räumliche Codierung, als auch für die wechselnde Lateralisierung der Aktivierungskarten verantwortlich sein, wie in der aktuellen Studie beobachtet. Sowohl während stationärer Aufmerksamkeit, als auch während visueller Suche zeigen sich Areale des frontoparietalen Netzwerkes, die keine Halbfeldpräferenz aufweisen und somit am ehesten nicht-räumliche Funktionen besitzen. Zum Beispiel weist die Region AIPS der linken Hemisphäre für das linke und rechte Halbfeld keine Halbfeldpräferenz auf, weder während stationärer Aufmerksamkeit, noch während visueller Suche. Dies ist vereinbar mit früheren Studien, die zeigen konnten, dass die Region AIPS der linken Hemisphäre vor allem für Objekterkennung und die Erkennung von Stimuluseigenschaften verantwortlich ist, also für nicht-räumliche Aufmerksamkeit (Müller et al., 2003a; Donner et al., 2000). Andere ROIs des frontoparietalen Netzwerkes weisen deutlichere Halbfeldpräferenzen auf und entsprechen somit eher Regionen mit räumlichen Funktionen (z.B. PIPS). Während die Regionen mit nicht-räumlichen Funktionen in beiden Hemisphären zu Aktivierungskarten führen, gilt für die Regionen mit räumlichen Funktionen Folgendes: Stationäre Aufmerksamkeit wird vorwiegend durch das linke frontoparietale Netzwerk verarbeitet, visuelle Suche hingegen durch das rechte. Dies würde erklären, dass sich sowohl die Halbfeldpräferenz, als auch die Lateralisierung der Aktivierungskarten zwischen den beiden Teilprozessen ändert (siehe Abbildung 13, Seite 49).

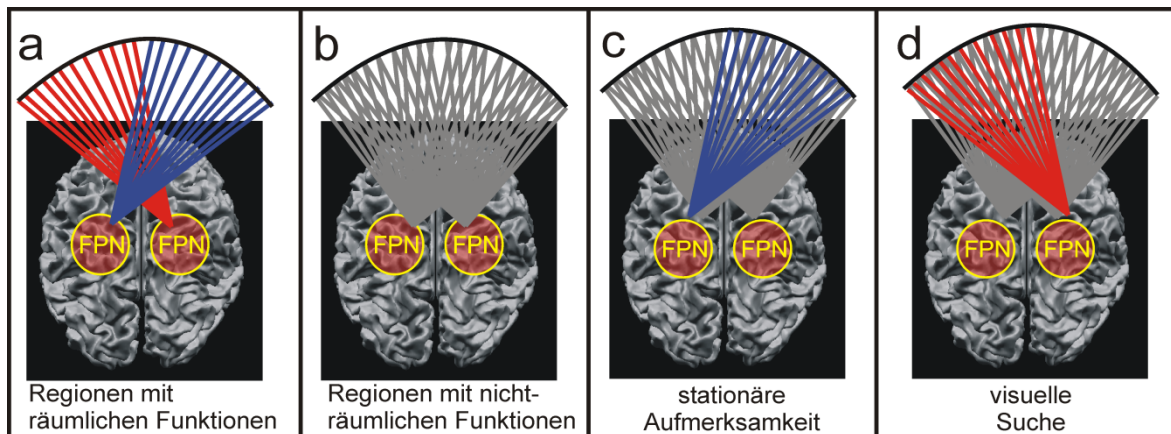


Abbildung 13

Erklärungsmodell für die Verarbeitung von räumlichen und nicht-räumlichen Funktionen innerhalb des Aufmerksamkeitsnetzwerkes für das linke und rechte Halbfeld. Siehe Erklärung im Text.

4.2 Vergleich: Oberes vs. unteres Halbfeld

Halbfeldpräferenzen

In den Verhaltensdaten findet sich bei der visuellen Suche ein signifikanter Unterschied für den T-Test, der die Detektionssensitivität (d') zwischen dem oberen und unteren Halbfeld vergleicht. Dabei war für die visuelle Suchaufgabe die Verarbeitung des oberen Halbfeldes exakter.

Die Halbfeldpräferenzen des frontoparietalen Netzwerkes unterscheiden sich zwischen den verschiedenen Teilprozessen. Während stationärer Aufmerksamkeit zeigt sich eine Präferenz für das untere Halbfeld, die sich für visuelle Suche in eine Präferenz für das obere Halbfeld umkehrt. Die veränderte Halbfeldpräferenz stellt sich vor allem in den rechtshemisphärischen Arealen dar und vor allem während der einfachen Suchbedingung.

Diese dynamische Halbfeldpräferenz steht in Einklang mit der zuvor Beschriebenen für das linke und rechte Halbfeld, bei der ebenfalls ein verändertes Muster für stationäre Aufmerksamkeit und visuelle Suche dargestellt werden konnte.

Halbfeldvorteile in Verhaltensdaten

Die funktionellen Daten für die Halbfeldpräferenzen sind ebenfalls in Einklang mit Verhaltensdaten aus früheren Studien, die für stationäre Aufmerksamkeit einen Vorteil für das

untere Halbfeld fanden (Kraft et al., 2005; He et al., 1996; Intriligator und Cavanagh, 2001). Auf der anderen Seite wurde bei Verhaltensexperimenten während visueller Suche ein Vorteil für das obere gefunden (Previc, 1990; Fecteau et al., 2000). Dies stimmt mit unseren Ergebnissen der höheren Detektionssensitivität d' im oberen Halbfeld überein.

Insgesamt werden Halbfeldvorteile kontrovers diskutiert: Einerseits wurde von Danckert und Goodale postuliert, dass die Dynamik des Aufmerksamkeitsfokus eine wichtige Rolle spielt und es hierdurch zu einem Halbfeldvorteil für das untere Halbfeld bei stationärer Aufmerksamkeit kommt, während das Verschieben des Aufmerksamkeitsfokus im oberen Halbfeld exakter funktioniert (Danckert und Goodale, 2003). Wie in der Einleitung erwähnt, gibt es jedoch auch andere Parameter, die für die unterschiedlichen Halbfeldpräferenzen in Frage kommen (Levine und McAnany, 2005). Halbfeldvorteile für das obere Halbfeld wurden vor allem gefunden, wenn Distraktoren über das gesamte Gesichtsfeld verteilt waren, wie es auch in unserer Studie der Fall war. Alternativ könnte der Halbfeldvorteil auch dadurch erklärt werden, dass der Aufmerksamkeitsfokus im oberen Halbfeld leichter geteilt werden kann, als im unteren Halbfeld (Malinowski et al., 2007a).

Der Halbfeldvorteil wurde jedoch nicht für alle Aufmerksamkeitsaufgaben gefunden. Michel und Ojeda fanden keine Verhaltensunterschiede für das obere und untere Halbfeld in einer visuellen Suchaufgabe. Hierbei waren allerdings die Zielreize nur $2,3^\circ$ Sehwinkel vom Mittelpunkt entfernt, sodass sie parafoveal gelegen waren (Michael und Ojeda, 2005). Daher waren keine größeren Verschiebungen des Aufmerksamkeitsfokus notwendig, für die der Halbfeldvorteil des oberen Halbfeldes nach Danckert und Goodale zutrifft. Aufgaben, die größere Verschiebungen des Aufmerksamkeitsfokus benötigen, werden im dorsalen Pfad des Aufmerksamkeitsnetzwerkes verarbeitet, der dem frontoparietalen Netzwerk entspricht, während foveales Sehen eher im ventralen Pfad verarbeitet wird.

Carrasco et al. führten mehrere visuelle Suchstudien durch: bei einem Experiment war kein Halbfeldvorteil zu sehen (Carrasco und Frieder, 1997); bei einer Diskriminationsaufgabe, die auch eine visuelle Suchkomponente enthielt, wurde sogar ein Halbfeldvorteil für das untere Halbfeld beobachtet (Carrasco et al., 2001). Dabei wurden an 8 Positionen einer zirkulären Anordnung die Verhaltensdaten für eine Detektions- und Diskriminationsaufgabe gemessen. Die Positionen wurden nach den Himmelsrichtungen N, O, S, W, sowie NO, SO, SW und NW benannt. Interessanterweise resultierte der Vorteil des unteren Halbfeldes einzig und allein durch ein deutlich schlechteres Antwortverhalten bei der Position N, während sich die Positionen NO, SO, SW und NW nicht voneinander unterschieden. Dies spricht daher gegen einen generellen Nachteil des oberen Halbfeldes in den Aufgaben, sondern für einen

spezifischen Nachteil der Position, die im oberen Halbfeld genau in der Mitte auf dem vertikalen Meridian liegt. Da die 12 Positionen in unserem Paradigma nie auf dem horizontalen oder vertikalen Meridian zu liegen kamen, sondern immer klar einem Quadranten zugeordnet werden konnten, ist es möglich, dass der Nachteil der Position N in der Studie von Carrasco et al. bei unserem Experiment nicht zum Tragen kam. Eine weitere Erklärung der Ergebnisse der erwähnten Studie könnte aber auch die Anzahl der Shifts sein, die in diesem Experiment aufgrund der geringeren Anzahl an Distraktoren (0, 3 oder 7) deutlich niedriger war, als in unserem Paradigma. Außerdem spielt eventuell noch eine Rolle, dass es eine „Grating“-Diskriminierungsaufgabe war, bei der eine feinere Auflösung des Aufmerksamkeitsfokus nötig war, als in unserem Experiment, was folglich die Verhaltensdaten eher in Richtung eines Vorteils des unteren Halbfeldes beeinflussen würde. Insgesamt folgere ich aus den Studien, dass Halbfeldvorteile keine feste Größe in der Aufmerksamkeitsverarbeitung darstellen, sondern dass sie von der Teilfunktion visueller Aufmerksamkeit, der Anzahl und der Entfernung von Aufmerksamkeitsverschiebungen, sowie der Art der Zielreize abhängig sind. Bei unserem Paradigma scheint die visuelle Suchaufgabe weniger hochaufgelöste Aufmerksamkeit (Vorteil des unteren Halbfeldes) zu beanspruchen, als vielmehr eine hohe Anzahl an Aufmerksamkeits-Shifts über die Mittellinie (Vorteil des oberen Halbfeldes). Dadurch kommt die signifikant höhere Sensitivität im oberen Halbfeld zustande. Die aktuelle Studie ergänzt nun die Literatur der Halbfeldvorteile, indem sie die corticalen Korrelate darstellt.

Dynamik des Aufmerksamkeitsfokus

Das Modell von Danckert und Goodale legt nahe, dass die Halbfeldvorteile aufgrund der unterschiedlichen Dynamik des Aufmerksamkeitsfokus zustande kommt (Danckert und Goodale, 2003). Jedoch spricht der Vergleich der Halbfeldvorteile bei der leichten und schweren Suchbedingung gegen diesen Erklärungsansatz als alleinigen Grund für die veränderten Halbfeldpräferenzen: Während der schweren Suchbedingung sind mehr Verschiebungen des Aufmerksamkeitsfokus notwendig, als während der leichten Suchbedingung. Somit sollte auch die Halbfeldpräferenz deutlicher ausgeprägt sein. Jedoch zeigen sich entgegengesetzte Ergebnisse.

Einfluss endogener und exogener Aufmerksamkeit

Für dieses Muster ist wieder die genauere Analyse der endogenen und exogenen Komponente der Aufmerksamkeit hilfreich: Wie auch für die Analyse des linken Halbfeldes beschrieben, beinhaltet die Hinweisreizphase eher endogene Aufmerksamkeit. Bei schwerer visueller Suche wird sowohl endogene, als auch exogene Aufmerksamkeit benötigt. Bei der leichten Suchbedingung ist hingegen vorwiegend exogene Aufmerksamkeit erforderlich. Die Halbfeldpräferenzen zeigen sich direkt mit der endogenen/exogenen Aufmerksamkeitskomponente verbunden. Hierbei führt endogene Aufmerksamkeit (stationäre Aufmerksamkeit) eher zu einem Vorteil des unteren, exogene Aufmerksamkeit (leichte Suchbedingung) eher zu einem Vorteil des oberen Halbfeldes. Die schwere Suchbedingung hingegen zeigt hingegen nur eine minimale Präferenz des oberen Halbfeldes. Dieser Argumentation folgend, kann der Vorteil des oberen Halbfeldes im Modell von Danckert und Goodale nur für exogen-induzierte Aufmerksamkeitsverschiebungen angenommen werden.

4.3 Generelle Diskussionspunkte

Lateralisierung

Da sich ähnliche Muster der Lateralisierung sowohl für den Vergleich linkes/rechtes Halbfeld, als auch oberes/unteres Halbfeld gezeigt haben, werde ich die Diskussion dieses Ergebnisteiles zusammen behandeln.

In unserem Paradigma führte stationäre Aufmerksamkeit zu einer bihemisphärischen Aktivierung bzw. zu einer geringen Lateralisierung der Aktivierungen in die linke Hemisphäre. Visuelle Suche hingegen aktivierte vermehrt das rechte frontoparietale Netzwerk. Corbetta und Shulman postulierten, dass eine starke Asymmetrie während visueller Aufmerksamkeit nur im rechten ventralen frontoparietalen Netzwerk, der sogenannten „TPJ – temporoparietal junction“ zu finden ist (Corbetta und Shulman, 2002).

Für das dorsale frontoparietale Netzwerk beschrieben die Autoren eher bilaterale Aktivierungskarten sowohl für das linke, als auch für das rechte Halbfeld. Jedoch gibt es verschiedene parietale Areale, die eine stärkere kontralaterale Präferenz aufweisen und deren Aktivierungskarten in die rechte Hemisphäre lateralisiert sind (Corbetta et al., 2002; Hopfinger et al., 2000; Corbetta et al., 2000). Die Autoren berichten weiter in dieser Studie, dass das dorsale frontoparietale Netzwerk den parietalen und frontalen Korrelaten des

Mesulam Modells entspricht. Die Ergebnisse der aktuellen Studie sind mit diesen Vorstudien vereinbar, zeigen jedoch zum ersten Mal, dass auch die Lateralisierung direkt von der Teilfunktion visueller Aufmerksamkeit abhängig ist. Dieser direkte Wechsel der Lateralisierung zwischen Teilfunktionen wird in der aktuellen Studie zum ersten Mal in einem einzelnen Paradigma nachgewiesen.

Einige alternative Erklärungsversuche für die wechselnde Lateralisierung sollten noch diskutiert werden.

- Es ist unwahrscheinlich, dass die unterschiedliche Größe des Aufmerksamkeitsfokus während stationärer Aufmerksamkeit und visueller Suche eine Rolle spielt. Zwar gibt es Erkenntnisse, dass globale Aufmerksamkeit eher die rechte Hemisphäre aktiviert. Jedoch ist globale Aufmerksamkeit eher während der Hinweisreizphase notwendig, die bei der aktuellen Studie zu einer Lateralisierung in die linke Hemisphäre führte (Robertson et al., 1988). Außerdem wurde durch die Platzhalter während der Hinweisreizphase bereits versucht, der globalen Aufmerksamkeit entgegenzuwirken (Kraft et al., 2007b; Turatto et al., 2000).
- Stationäre Aufmerksamkeit und visuelle Suche unterscheiden sich unter anderem darin, ob eine Entscheidung getroffen werden muss (Vallar et al., 1988). Dies ist bei der Aufgabe dieser Studie nur während visueller Suche der Fall. Perzeptuelle Entscheidungen beanspruchen vor allem linkshemisphärische Ressourcen (Vallar et al., 1988). Daher ist dieser Erklärungsansatz für die Lateralisierung nicht geeignet, die Muster in der aktuellen Studie zu erklären.
- Wie schon für die Halbfeldpräsentationen angesprochen, muss auch für die wechselnde Lateralisierung als alternativer Erklärungsansatz ein Einfluss der rechtshändigen motorischen Antwort diskutiert werden. Da die Antworthand immer die rechte war, kann ein Einfluss nicht ausgeschlossen werden. Bei einem Überblick über die Literatur, die sich mit der Lateralisierung von Aufmerksamkeitsprozessen befasst (Donner et al., 2000; Corbetta et al., 2000; Hopfinger et al., 2000; Hopfinger und West, 2006; Hahn et al., 2006; Nobre et al., 1997), stellt sich jedoch heraus, dass nur die Studie von Hopfinger et al. die Antworthand wechselte und sowohl die linke, als auch die rechte eingesetzt wurde. Alle übrigen Studien verwendeten die rechte Hand als Antworthand. Wenn die rechte Antworthand in der aktuellen Studie einen Einfluss auf die Lateralisierung der Aktivierungskarten haben sollte, dann würde man eher erwarten, dass es zu einer linkshemisphärischen Lateralisierung während

visueller Suche kommt. Das Gegenteil ist jedoch der Fall, wodurch diese Erklärung für die Ergebnisinterpretation nicht weiter relevant ist. In den erwähnten Studien wurden Tendenzen einer Lateralisierung von stationärer Aufmerksamkeit in die linke Hemisphäre berichtet (Hahn et al., 2006; Hopfinger und West, 2006) und von visueller Suche in die rechte Hemisphäre (Donner et al., 2002; Donner et al., 2000). Dies ist in Einklang mit den Ergebnissen der aktuellen Studie.

Wie bereits für die Halbfeldpräferenzen diskutiert, liefert die unterschiedliche Verteilung endogener und exogener Aufmerksamkeit unter den verwendeten Versuchsbedingungen eine Erklärung auch für die wechselnde Lateralisierung der corticalen Aktivierungskarten (Nakayama und Mackeben, 1989; Weichselgartner und Sperling, 1987; Collie et al., 2000). Es wird derzeit noch diskutiert, ob gleiche oder unterschiedliche neuronale Netzwerke für endogene und exogene Aufmerksamkeit verantwortlich sind (Kim et al., 1999; Peelen et al., 2004; Mayer et al., 2004). Nach dem Modell von Corbetta & Shulman (Corbetta und Shulman, 2002) sollte eine rechtshemisphärische Lateralisierung zu beobachten sein, sobald exogene Aufmerksamkeit benötigt wird. Hahn et al. fanden ebenfalls, dass „Top-down Prozesse“ (endogene Aufmerksamkeit) eine stärkere linkshemisphärische Lateralisierung aufweisen als „Bottom-up Prozesse“ (Hahn et al., 2006). Die Ergebnisse unserer Studie sind mit den Ergebnissen aus der Literatur vereinbar, da nämlich stationäre Aufmerksamkeit mit einer stärker endogenen Komponente zu einer linkshemisphärischen Lateralisierung der Aktivierungskarten führt. Dem gegenüber wird unter schwerer Suchbedingung, die sowohl endogene, als auch exogene Aufmerksamkeit benötigt, keine relevante Lateralisierung nachgewiesen. Die leichte Suchbedingung, die vorwiegend exogene Aufmerksamkeit benötigt, führt zu einer Lateralisierung der Aktivierungen in die rechte Hemisphäre.

4.4 Abschließende Beantwortung der Fragestellung aus Kapitel 1.4

Die Fragestellungen dieser Arbeit, die unter Kapitel 1.4 formuliert wurden, konnten folgendermaßen beantwortet werden:

Verarbeitung des linken vs. rechten Halbfeldes:

1. Unterscheidet sich das Muster der Halbfeldpräferenz zwischen stationärer Aufmerksamkeit und visueller Suche?

Für stationäre Aufmerksamkeit fanden wir eine kontralaterale Präferenz der linken Hemisphäre und eine bilaterale Verarbeitung der Halbfelder in der rechten Hemisphäre. Hingegen zeigte sich ein umgekehrtes Muster während visueller Suche, speziell während der leichten Suchbedingung. Somit fanden wir, dass diese Muster komplementär zueinander sind (siehe Abbildung 14 oben, Seite 57).

2. Finden sich Asymmetrien in der Halbfeldpräferenz, die mit dem Modell von Mesulam übereinstimmen?

Es fand sich eine Asymmetrie der Halbfeldverarbeitung, die dem Modell von Mesulam entspricht. Dieses Muster zeigt sich jedoch nur bei stationärer Aufmerksamkeit, nicht jedoch bei visueller Suche. Somit konnten wir nachweisen, dass die Halbfeldverarbeitung, wie sie im Neglekt-Modell von Mesulam postuliert wird, beim gesunden Probanden vor allem für stationäre Aufmerksamkeit, nicht aber für visuelle Suche zutrifft (Mesulam, 1981) (siehe Abbildung 14 oben, Seite 57). Dies ist kein Widerspruch sondern eher Abbild der in den letzten Jahren zunehmend gewürdigten komplexen Syndromatologie des Neglektes.

3. Hat die Aufgabenschwierigkeit einen Einfluss auf Lateralisierung und kontralaterale Präferenz?

Sowohl die Halbfeldpräferenzen, als auch die Lateralisierungen zeigten eine Abhängigkeit von der Aufgabenschwierigkeit. Die schwere Suchbedingung aktivierte beide Hemisphären etwa gleichermaßen, während die leichte Suchbedingung zu einer Lateralisierung in die rechte Hemisphäre führte. Auch das Muster der

Halbfeldpräferenz wies Unterschiede auf. Vor allem die rechte Hemisphäre wies bei der leichten Suchbedingung eine stärkere Präferenz für das kontralaterale Halbfeld auf, als bei der schweren Suchbedingung.

Verarbeitung des oberen vs. unteren Halbfeldes:

4. Besteht im frontoparietalen Netzwerk eine Präferenz für das obere oder untere Halbfeld?

Die Regionen im frontoparietalen Netzwerk weisen teilweise eine starke Präferenz für das obere und untere Halbfeld auf. Während sich für einige Areale eine deutliche Präferenz nachweisen lässt, finden sich jedoch in anderen Arealen keine eindeutigen Halbfeldpräferenzen. Dieser Unterschied wird am ehesten dadurch erklärt, dass sich im frontoparietalen Netzwerk sowohl Areale für räumliche, als auch für nicht-räumliche Aufmerksamkeit befinden.

5. Unterscheidet sich die Präferenz zwischen stationärer Aufmerksamkeit und visueller Suche?

In unserem Paradigma konnten wir nachweisen, dass sich die Halbfeldpräferenz unterscheidet, je nachdem ob stationäre Aufmerksamkeit oder visuelle Suche beansprucht wurde. Bei stationärer Aufmerksamkeit fanden wir eine Präferenz für das untere Halbfeld. Bei der visuellen Suchaufgabe stellte sich hingegen eine Präferenz für das obere Halbfeld dar (siehe Abbildung 14 unten, Seite 57). Diese Ergebnisse stellen ein neurophysiologisches Korrelat für das evolutionsbasierte Modell von Danckert & Goodale zur Verarbeitung des oberen und unteren Halbfeldes dar (Danckert und Goodale, 2003). Wie von Danckert und Goodale beschrieben, bestehen Vorteile des unteren Halbfeldes meist bei Aufgaben, die stationäre Aufmerksamkeit oder manuelle Bewegungen benötigen, während das obere Halbfeld auf exakte Aufmerksamkeits-Shifts spezialisiert ist. Somit konnten im Rahmen dieser Arbeit die Spezialisierungen des visuellen Systems, die von Danckert und Goodale in einem evolutionären Kontext erklärt wurden, mit den Präferenz-Mustern der funktionellen Bildgebung korreliert werden.

6. Hat die Aufgabenschwierigkeit einen Einfluss auf Lateralisierung und Halbfeldpräferenz

Wie für den Vergleich des linken und rechten Halbfeldes fanden wir auch bei dem Vergleich des oberen und unteren Halbfeldes einen Effekt der Aufgabenschwierigkeit. Hierbei war die Präferenz für das obere Halbfeld während der leichten Suchbedingung stärker ausgeprägt, als während der schweren Bedingung. Die leichte Suchbedingung führte zu einer stärkeren Lateralisierung in die rechte Hemisphäre, als die schwere Bedingung.

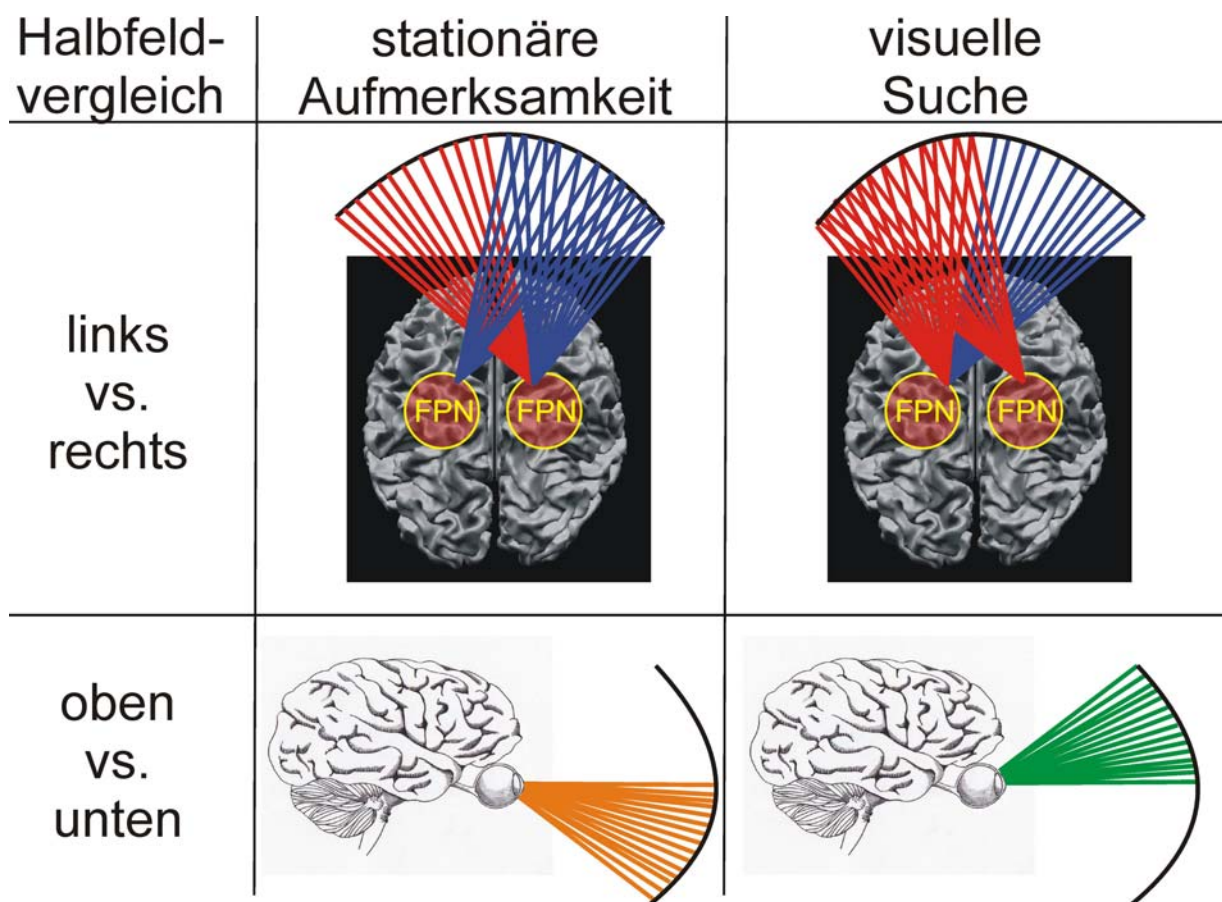


Abbildung 14

Zusammenfassende Darstellung der beiden Hauptergebnisse. Dargestellt sind die Halbfeldpräferenzen für die Unterprozesse stationäre Aufmerksamkeit und visuelle Suche. Sowohl für den Vergleich des linken und rechten Halbfeldes, als auch des oberen und unteren Halbfeldes wurde ein Wechsel der Halbfeldpräferenz nachgewiesen.

4.5 Zusammenfassung

Im Rahmen dieses Dissertationsprojektes haben wir die Verarbeitung der Halbfelder während verschiedener Teilprozesse visuell-räumlicher Aufmerksamkeit untersucht. Halbfeldpräferenzen wurden sowohl mithilfe von Verhaltensexperimenten, als auch mit funktionell-bildgebenden Verfahren analysiert. Die Untersuchung der corticalen Aktivierungskarten richtete sich vor allem auf das frontoparietale Netzwerk, da dort räumliche Information visueller Aufmerksamkeit verarbeitet wird. Ziel unseres Ansatzes war, in dem gleichen Paradigma und in der gleichen Probandengruppe verschiedene Unterprozesse (stationäre Aufmerksamkeit und visuelle Suche) zu testen und dabei die Verarbeitung der verschiedenen visuellen Halbfelder zu vergleichen.

Es wurde stationäre Aufmerksamkeitsausrichtung als Teilprozess getestet, ein „Top-down Prozess“, der vorwiegend endogene Aufmerksamkeit benötigt. Eine schwere visuelle Suchbedingung beanspruchte sowohl endogene, als auch exogene Aufmerksamkeit. Während einer leichten Suchbedingung wurde hingegen vorwiegend exogene Aufmerksamkeit beansprucht („Bottom-up Prozess“). Zum einen untersuchten wir die Verarbeitung des linken und rechten Halbfeldes für diese Teilfunktionen, zum anderen die Verarbeitung des oberen und unteren Halbfeldes.

Für den Vergleich des linken und rechten Halbfeldes findet sich bei stationärer Aufmerksamkeit ein Muster an Halbfeldpräferenzen, das dem Mesulam-Modell entspricht. Die linke Hemisphäre weist eine kontralaterale Präferenz auf, während die rechte Hemisphäre beide Halbfelder verarbeitet. Visuelle Suche hingegen zeigt ein komplementäres Muster. Dieses Muster der visuellen Suche war bei der leichten Suchbedingung stärker ausgeprägt, als bei der schweren Bedingung.

Bei dem Vergleich des oberen und unteren Halbfeldes fanden wir während stationärer Aufmerksamkeit im frontoparietalen Netzwerk vorwiegend eine Verarbeitung des unteren Halbfeldes, während visueller Suche hingegen eine Präferenz für das obere Halbfeld. Auch hier zeigte sich diese Halbfeldpräferenz bei der leichten Suchbedingung stärker ausgeprägt, als bei der schweren Suchbedingung.

Bei allen Halbfeldbedingungen konnten wir zusätzlich eine Änderung der Lateralisierungskarten nachweisen. Diese sind während stationärer Aufmerksamkeit vorwiegend linkshemisphärisch lokalisiert. Visuelle Suche hingegen führte zu einer

Lateralisierung in die rechte Hemisphäre. Auch der Wechsel der Lateralisierung zeigte sich bei leichter Suche deutlicher ausgeprägt, als während der schweren Suchbedingung.

In Anbetracht der hier durchgeführten Untersuchungen beruht der Wechsel sowohl der Halbfeldpräferenz, als auch der Lateralisierung vorwiegend auf zwei Ursachen:

Einerseits besteht der Hauptunterschied zwischen stationärer Aufmerksamkeit und visueller Suche darin, dass der Aufmerksamkeitsfokus bei ersterer lokal ausgerichtet bleibt, bei visueller Suche hingegen seriell verschiedene Positionen innerhalb des Halbfeldes ansteuert. Dies entspricht auch dem evolutionsbasiertem Modell von Danckert und Goodale (2003) für Halbfeldverarbeitung. Die unterschiedliche Dynamik des Aufmerksamkeitsfokus kann erklären, dass sich Halbfeldpräferenzen zwischen stationärer Aufmerksamkeit und visueller Suche unterscheiden. Jedoch würde man erwarten, dass die Halbfeldpräferenzen während visueller Suche unter der schweren Suchbedingung stärker ausgeprägt sind, als unter der leichten Suchbedingung. Genau das Gegenteil war jedoch der Fall in unseren Untersuchungen.

Eine umfassendere Erklärung der Halbfeldpräferenzen während der drei untersuchten Bedingungen ist möglich, wenn man zusätzlich die Aufmerksamkeitskomponente „endogen – exogen“ in Betracht zieht. Obwohl bei Aufmerksamkeitsparadigmen stets beide Komponenten notwendig sind, ist stationäre Aufmerksamkeit ein vorwiegend endogener Prozess. Die schwere Suchbedingung beansprucht sowohl endogene, als auch exogene Aufmerksamkeit. Die leichte Suche ist vor allem durch die exogene Komponente bestimmt, da es hier zu einem „Pop-out Effekt“ kommt. Sowohl die Daten der Halbfeldpräferenzen, als auch der Lateralisierungen verhalten sich genau nach dem Muster, das durch die Aufmerksamkeitskomponente „endogen – exogen“ erklärt werden kann.

Aus den hier präsentierten Ergebnissen folgere ich, dass Halbfeldpräferenzen keine fixe Komponente sind, sondern dass diese dynamisch sind und sich je nach Teilfunktion der Aufmerksamkeit ändern können. Für die andauernde Debatte in der Aufmerksamkeitsforschung ergibt sich durch die hier vorgelegten Ergebnisse eine differenziertere Sichtweise hinsichtlich der Frage, wie die vier visuellen Halbfelder im menschlichen Cortex repräsentiert werden. Auch wird dadurch verdeutlicht, dass genauere Erkenntnisse in der Aufmerksamkeitsforschung nur über eine detaillierte Betrachtung der Unterprozesse visuell-räumlicher Aufmerksamkeit möglich sind.

5 Literaturangaben

- Andersen,R.A. and Gnadt,J.W. (1989). Posterior parietal cortex. *Rev. Oculomot. Res.* 3, 315-335.
- Beauchamp,M.S., Petit,L., Ellmore,T.M., Ingeholm,J., Haxby,J.V. (2001). A parametric fMRI study of overt and covert shifts of visuospatial attention. *Neuroimage* 14, 310-321.
- Behrmann,M., Ebert,P., Black,S.E. (2004). Hemispatial neglect and visual search: a large scale analysis. *Cortex* 40, 247-263.
- Bisiach,E. and Luzzatti,C. (1978). Unilateral neglect of representational space. *Cortex* 14, 129-133.
- Carrasco,M. and Frieder,K.S. (1997). Cortical magnification neutralizes the eccentricity effect in visual search. *Vision Res.* 37, 63-82.
- Carrasco,M., Ponte,D., Rechea,C., Sampedro,M.J. (1998). "Transient structures": the effects of practice and distractor grouping on within-dimension conjunction searches. *Percept. Psychophys.* 60, 1243-1258.
- Carrasco,M., Talgar,C.P., Cameron,E.L. (2001). Characterizing visual performance fields: effects of transient covert attention, spatial frequency, eccentricity, task and set size. *Spat. Vis.* 15, 61-75.
- Colby,C.L. and Goldberg,M.E. (1999). Space and attention in parietal cortex. *Annu. Rev. Neurosci.* 22, 319-349.
- Collie,A., Maruff,P., Yucel,M., Danckert,J., Currie,J. (2000). Spatiotemporal distribution of facilitation and inhibition of return arising from the reflexive orienting of covert attention. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 26, 1733-1745.
- Corbetta,M., Kincade,J.M., Ollinger,J.M., McAvoy,M.P., Shulman,G.L. (2000). Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex. *Nat. Neurosci.* 3, 292-297.
- Corbetta,M., Kincade,J.M., Shulman,G.L. (2002). Neural systems for visual orienting and their relationships to spatial working memory. *J. Cogn Neurosci.* 14, 508-523.
- Corbetta,M., Miezin,F.M., Shulman,G.L., Petersen,S.E. (1993). A PET study of visuospatial attention. *J. Neurosci.* 13, 1202-1226.
- Corbetta,M. and Shulman,G.L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nat. Rev. Neurosci.* 3, 201-215.
- Corbetta,M., Shulman,G.L., Miezin,F.M., Petersen,S.E. (1995). Superior parietal cortex activation during spatial attention shifts and visual feature conjunction. *Science* 270, 802-805.
- Coull,J.T. and Frith,C.D. (1998). Differential activation of right superior parietal cortex and intraparietal sulcus by spatial and nonspatial attention. *Neuroimage.* 8, 176-187.

- Curcio,C.A. and Allen,K.A. (1990). Topography of ganglion cells in human retina. *J. Comp Neurol.* *300*, 5-25.
- Danckert,J.A. and Goodale,M.A. (2003). Ups and Downs in the Visual Control of Actions. In S. H. Johnson-Frey (Ed.), *Taking Action: Cognitive Neuroscience Perspectives on Intentional Actions*. Cambridge MA: MIT Press. 29-64.
- Dijkerman,H.C. and de Haan,E.H. (2007). Somatosensory processes subserving perception and action. *Behav. Brain Sci.* *30*, 189-201.
- Donner,T., Kettermann,A., Diesch,E., Ostendorf,F., Villringer,A., Brandt,S.A. (2000). Involvement of the human frontal eye field and multiple parietal areas in covert visual selection during conjunction search. *Eur. J. Neurosci.* *12*, 3407-3414.
- Donner,T.H. (2003). Kontrolle zielgerichteter visueller Suche im menschlichen Gehirn. Medizinische Fakultät Charité, Universitätsmedizin Berlin, Dissertation.
- Donner,T.H., Kettermann,A., Diesch,E., Ostendorf,F., Villringer,A., Brandt,S.A. (2002). Visual feature and conjunction searches of equal difficulty engage only partially overlapping frontoparietal networks. *Neuroimage* *15*, 16-25.
- Duncan,J. and Humphreys,G.W. (1989). Visual search and stimulus similarity. *Psychol. Rev.* *96*, 433-458.
- Ellison,A. and Walsh,V. (2000). Visual field asymmetries in attention and learning. *Spat. Vis.* *14*, 3-9.
- Fecteau,J.H., Enns,J.T., Kingstone,A. (2000). Competition-induced visual field differences in search. *Psychol. Sci.* *11*, 386-393.
- Fischer,B. and Weber,H. (1993). Express Saccades and Visual-Attention. *Behavioral and Brain Sciences* *16*, 553-567.
- Friston,K.J., Holmes,A.P., Worsley,K.J. (1999). How many subjects constitute a study? *Neuroimage* *10*, 1-5.
- Goodale,M.A. and Milner,A.D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci.* *15*, 20-25.
- Green, D. M. and Swets, J. A. *Signal Detection Theory and Psychophysics*. New York: Wiley. 1966.
- Hagler,D.J., Jr., Riecke,L., Sereno,M.I. (2007). Parietal and superior frontal visuospatial maps activated by pointing and saccades. *Neuroimage* *35*, 1562-1577.
- Hagler,D.J., Jr. and Sereno,M.I. (2006). Spatial maps in frontal and prefrontal cortex. *Neuroimage* *29*, 567-577.
- Hahn,B., Ross,T.J., Stein,E.A. (2006). Neuroanatomical dissociation between bottom-up and top-down processes of visuospatial selective attention. *Neuroimage* *32*, 842-853.

- Haydon, P.G. and Carmignoto, G. (2006). Astrocyte control of synaptic transmission and neurovascular coupling. *Physiol Rev.* 86, 1009-1031.
- Haynes, J.D., Deichmann, R., Rees, G. (2005). Eye-specific effects of binocular rivalry in the human lateral geniculate nucleus. *Nature* 438, 496-499.
- Haynes, J.D. and Rees, G. (2005). Predicting the stream of consciousness from activity in human visual cortex. *Curr. Biol.* 15, 1301-1307.
- He, S., Cavanagh, P., Intriligator, J. (1996). Attentional resolution and the locus of visual awareness. *Nature* 383, 334-337.
- Heeger, D.J. and Ress, D. (2002). What does fMRI tell us about neuronal activity? *Nat. Rev. Neurosci.* 3, 142-151.
- Heilman, K.M. and Van Den, A.T. (1980). Right hemisphere dominance for attention: the mechanism underlying hemispheric asymmetries of inattention (neglect). *Neurology* 30, 327-330.
- Hemond, C.C., Kanwisher, N.G., Op de Beeck, H.P. (2007). A preference for contralateral stimuli in human object- and face-selective cortex. *PLoS. ONE.* 2, e574.
- Hopfinger, J.B., Buonocore, M.H., Mangun, G.R. (2000). The neural mechanisms of top-down attentional control. *Nat. Neurosci.* 3, 284-291.
- Hopfinger, J.B. and West, V.M. (2006). Interactions between endogenous and exogenous attention on cortical visual processing. *Neuroimage* 31, 774-789.
- Horowitz, T.S. and Wolfe, J.M. (1998). Visual search has no memory. *Nature* 394, 575-577.
- Husain, M. and Rorden, C. (2003). Non-spatially lateralized mechanisms in hemispatial neglect. *Nat. Rev. Neurosci.* 4, 26-36.
- Intriligator, J. and Cavanagh, P. (2001). The spatial resolution of visual attention. *Cognit. Psychol.* 43, 171-216.
- Kim, Y.H., Gitelman, D.R., Nobre, A.C., Parrish, T.B., LaBar, K.S., Mesulam, M.M. (1999). The large-scale neural network for spatial attention displays multifunctional overlap but differential asymmetry. *Neuroimage* 9, 269-277.
- Kraft, A., Hagendorf, H., Schwartz, S., and Brandt, S. A. Sustained division of the attentional spotlight is possible across but not within hemifields. (eingereicht). 2007a.
- Kraft, A., Müller, N.G., Hagendorf, H., Schira, M.M., Dick, S., Fendrich, R.M. and others (2005). Interactions between task difficulty and hemispheric distribution of attended locations: implications for the splitting attention debate. *Brain Res. Cogn Brain Res.* 24, 19-32.
- Kraft, A., Pape, N., Hagendorf, H., Schmidt, S., Naito, A., Brandt, S.A. (2007b). What determines sustained visual attention? The impact of distracter positions, task difficulty and visual fields compared. *Brain Res.* 1133, 123-135.

- Kwong, K.K., Belliveau, J.W., Chesler, D.A., Goldberg, I.E., Weisskoff, R.M., Poncelet, B.P. and others (1992). Dynamic magnetic resonance imaging of human brain activity during primary sensory stimulation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A* 89, 5675-5679.
- Levine, M.W. and McAnany, J.J. (2005). The relative capabilities of the upper and lower visual hemifields. *Vision Res.* 45, 2820-2830.
- Logothetis, N.K. (2002). The neural basis of the blood-oxygen-level-dependent functional magnetic resonance imaging signal. *Philos. Trans. R. Soc. Lond B Biol. Sci.* 357, 1003-1037.
- Macaluso, E. and Patria, F. (2007). Spatial re-orienting of visual attention along the horizontal or the vertical axis. *Exp. Brain Res.* 180, 23-34.
- Malinowski, P., Fuchs, S., Müller, M.M. (2007). Sustained division of spatial attention to multiple locations within one hemifield. *Neurosci. Lett.* 414, 65-70.
- Mayer, A.R., Dorflinger, J.M., Rao, S.M., Seidenberg, M. (2004). Neural networks underlying endogenous and exogenous visual-spatial orienting. *Neuroimage* 23, 534-541.
- McIntosh, R.D. and Schenk, T. (2009). Two visual streams for perception and action: current trends. *Neuropsychologia* 47, 1391-1396.
- Mesulam, M.M. (1981). A cortical network for directed attention and unilateral neglect. *Ann. Neurol.* 10, 309-325.
- Mesulam, M.M. (1999). Spatial attention and neglect: parietal, frontal and cingulate contributions to the mental representation and attentional targeting of salient extrapersonal events. *Philos. Trans. R. Soc. Lond B Biol. Sci.* 354, 1325-1346.
- Michael, G.A. and Ojeda, N. (2005). Visual field asymmetries in selective attention: evidence from a modified search paradigm. *Neurosci. Lett.* 388, 65-70.
- Müller, N.G., Donner, T.H., Bartelt, O.A., Brandt, S.A., Villringer, A., Kleinschmidt, A. (2003a). The functional neuroanatomy of visual conjunction search: a parametric fMRI study. *Neuroimage.* 20, 1578-1590.
- Müller, N.G., Donner, T.H., Bartelt, O.A., Brandt, S.A., Villringer, A., Kleinschmidt, A. (2003b). The functional neuroanatomy of visual conjunction search: a parametric fMRI study. *Neuroimage.* 20, 1578-1590.
- Nakayama, K. and Mackeben, M. (1989). Sustained and transient components of focal visual attention. *Vision Res* 29, 1631-1647.
- Nobre, A.C., Sebestyen, G.N., Gitelman, D.R., Mesulam, M.M., Frackowiak, R.S., Frith, C.D. (1997). Functional localization of the system for visuospatial attention using positron emission tomography. *Brain* 120 (Pt 3), 515-533.
- Ogawa, S., Tank, D.W., Menon, R., Ellermann, J.M., Kim, S.G., Merkle, H. and others (1992). Intrinsic signal changes accompanying sensory stimulation: functional brain mapping with magnetic resonance imaging. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A* 89, 5951-5955.

- Patel,A.B., de Graaf,R.A., Mason,G.F., Rothman,D.L., Shulman,R.G., Behar,K.L. (2005). The contribution of GABA to glutamate/glutamine cycling and energy metabolism in the rat cortex in vivo. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A* *102*, 5588-5593.
- Peelen,M.V., Heslenfeld,D.J., Theeuwes,J. (2004). Endogenous and exogenous attention shifts are mediated by the same large-scale neural network. *Neuroimage* *22*, 822-830.
- Posner,M.I. and Petersen,S.E. (1990b). The attention system of the human brain. *Annu. Rev. Neurosci.* *13*, 25-42.
- Posner,M.I. and Petersen,S.E. (1990a). The attention system of the human brain. *Annu. Rev. Neurosci.* *13*, 25-42.
- Posner,M.I., Snyder,C.R., Davidson,B.J. (1980). Attention and the detection of signals. *J. Exp. Psychol.* *109*, 160-174.
- Pouget,A. and Driver,J. (2000). Relating unilateral neglect to the neural coding of space. *Curr. Opin. Neurobiol.* *10*, 242-249.
- Previc, F. H. Functional specialisation in the lower and upper visual fields in humans: its ecological implications. *Behavioral and Brain Sciences* *13*, 519-542. 1990.
- Raichle,M.E. and Mintun,M.A. (2006). Brain work and brain imaging. *Annu. Rev. Neurosci.* *29*, 449-476.
- Robertson,L.C., Lamb,M.R., Knight,R.T. (1988). Effects of lesions of temporal-parietal junction on perceptual and attentional processing in humans. *J. Neurosci.* *8*, 3757-3769.
- Rubin,N., Nakayama,K., Shapley,R. (1996). Enhanced perception of illusory contours in the lower versus upper visual hemifields. *Science* *271*, 651-653.
- Schluppeck,D., Glimcher,P., Heeger,D.J. (2005). Topographic organization for delayed saccades in human posterior parietal cortex. *Journal of Neurophysiology* *94*, 1372-1384.
- Schwartz,S., Vuilleumier,P., Hutton,C., Maravita,A., Dolan,R.J., Driver,J. (2005). Attentional load and sensory competition in human vision: modulation of fMRI responses by load at fixation during task-irrelevant stimulation in the peripheral visual field. *Cereb. Cortex* *15*, 770-786.
- Sereno,M.I., Pitzalis,S., Martinez,A. (2001). Mapping of contralateral space in retinotopic coordinates by a parietal cortical area in humans. *Science* *294*, 1350-1354.
- Shaw,M.L. and Shaw,P. (1977). Optimal allocation of cognitive resources to spatial locations. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* *3*, 201-211.
- Shmuel,A., Augath,M., Oeltermann,A., Logothetis,N.K. (2006). Negative functional MRI response correlates with decreases in neuronal activity in monkey visual area V1. *Nat. Neurosci.* *9*, 569-577.
- Silver,M.A., Ress,D., Heeger,D.J. (2005). Topographic maps of visual spatial attention in human parietal cortex. *J. Neurophysiol.* *94*, 1358-1371.

- Talairach,J. and Tournoux,P. (1988). Co-planar Stereotactic Atlas of the Human Brain. New York: Thieme. Brain.
- Treisman,A.M. and Gelade,G. (1980). A feature-integration theory of attention. *Cognit. Psychol.* 12, 97-136.
- Turatto,M., Benso,F., Facoetti,A., Galfano,G., Mascetti,G.G., Umiltà,C. (2000). Automatic and voluntary focusing of attention. *Percept. Psychophys.* 62, 935-952.
- Ungerleider,L.G. and Mishkin,M. (1982). Two cortical visual systems. In D.J. Ingle, M.A. Goodale, and R.J.W. Mansfield (Eds.), *Analysis of visual behavior*. Cambridge, MA: MIT Press .
- Vallar,G., Bisiach,E., Cerizza,M., Rusconi,M.L. (1988). The role of the left hemisphere in decision-making. *Cortex* 24, 399-410.
- Vandenberghe,R., Geeraerts,S., Molenberghs,P., Lafosse,C., Vandenberghe,M., Peeters,K. and others (2005). Attentional responses to unattended stimuli in human parietal cortex. *Brain* 128, 2843-2857.
- Villringer,A. and Dirnagl,U. (1995). Coupling of brain activity and cerebral blood flow: basis of functional neuroimaging. *Cerebrovasc. Brain Metab Rev.* 7, 240-276.
- Wandell,B.A. (1999). Computational neuroimaging of human visual cortex. *Annu. Rev. Neurosci.* 22, 145-173.
- Weichselgartner,E. and Sperling,G. (1987). Dynamics of automatic and controlled visual attention. *Science* 238, 778-780.
- Wolfe,J.M. (1998). Visual Search. In H. Pashler (Ed.), *Attention*, East Sussex, UK: Psychology Press.
- Wolfe,J.M. (2003). Moving towards solutions to some enduring controversies in visual search. *Trends Cogn Sci.* 7, 70-76.
- Zenger,B. and Fahle,M. (1997). Missed targets are more frequent than false alarms: a model for error rates in visual search. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 23, 1783-1791.

6 Lebenslauf

Mein Lebenslauf wird aus datenschutzrechtlichen Gründen in der elektronischen Version meiner Arbeit nicht veröffentlicht.

7 Eidesstattliche Erklärung

Ich, Wieland Sommer, erkläre an Eides statt, dass ich die vorgelegte Dissertationsschrift mit dem Thema: „Stationäre Aufmerksamkeit und visuelle Suche in Halbfeldern“ 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. Des Weiteren bestätige ich, dass ich keine Promotionsverfahren an anderen Stellen eröffnet habe.

(Wieland Sommer)