

Aus der Neurologischen Klinik
der Medizinischen Fakultät Charité
der Humboldt-Universität zu Berlin

DISSERTATION

Kontrolle zielgerichteter visueller Suche im menschlichen Gehirn

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

vorgelegt der Medizinischen Fakultät Charité
der Humboldt-Universität zu Berlin

von
Tobias H. Donner
aus Leverkusen

Dekan: Prof. Dr. Joachim W. Dudenhausen

Gutachter: 1. PD Dr. Stephan A. Brandt
2. Prof. Dr. Rainer Göbel
3. Prof. Dr. Andreas K. Engel

Datum der Promotion: 10.10.2003

INHALTSVERZEICHNIS

1 EINLEITUNG	1
1.1 Aufmerksamkeit als Selektionsprozess	1
1.2 Bedeutung des Themas für Kognitionswissenschaft und Neurologie	2
1.3 Problemstellung: Die Selektionsprozesse der visuellen Suche	3
1.3.1 Psychophysische Charakterisierung der Selektionsprozesse	3
1.3.2 Psychophysische Befunde	5
1.3.3 Modelle der Selektionsprozesse	6
1.4 Motivation des Ansatzes: Visuelle Suche und fMRT	7
1.5 Ziele der Arbeit	8
2 STAND DER FORSCHUNG	10
2.1 Funktionale Modelle der visuellen Suche	10
2.1.1 Serielle Modelle: Besonderheit der Merkmalsverknüpfung	10
2.1.2 Parallele Modelle: Einheitlicher Suchmechanismus	12
2.1.3 Hybridmodelle: Lenkung der seriellen durch die parallele Selektion	13
2.1.4 Fazit	15
2.2 Das visuelle System: Die <i>Hardware</i> für visuelle Merkmalsextraktion, Organisation und Selektion	15
2.2.1 Allgemeine Organisation	15
2.2.2 Merkmalsextraktion und –repräsentation	16
2.2.3 Das Bindungsproblem	18
2.2.4 Rückwärtsverbindungen und visuelle Selektion	19
2.3 Frontoparietale Kontrolle der visuell-räumlichen Selektion	20
2.3.1 Läsionsstudien	20
2.3.2 Mikroelektrodenableitungen	22
2.3.3 Nicht-invasive Neurophysiologie	23
3 FRAGESTELLUNG	27
4 ALLGEMEINE METHODE	30
4.1 Grundlagen	30
4.1.1 Psychophysik: Zusammenhang von Reaktionszeit und Genauigkeit	30
4.1.2 FMRT: Grundlagen des Signals	31
4.1.3 Grundlagen der Datenanalyse	33

4.2 Probanden	35
4.2.1 Begründung der Probandenzahl	35
4.2.2 Charakterisierung der Probanden	36
4.3 Psychophysik	36
4.3.1 Paradigma, Reize und Suchaufgaben	36
4.3.2 Allgemeine Datenanalyse	43
4.4 FMRT	43
4.4.1 Versuchsaufbau	43
4.4.2 Allgemeine Prozedur	44
4.4.3 Pulssequenzen	45
4.4.4 Allgemeine Datenanalyse	46
5 EXPERIMENTE	52
5.1 Kontrollexperiment 1: Vergleich der Schwierigkeit der Suchaufgaben	52
5.1.1 Methode	52
5.1.2 Resultate	53
5.1.3 Diskussion	54
5.2 Kontrollexperiment 2: Augenbewegungsmessung	55
5.2.1 Methode	56
5.2.2 Resultate	56
5.2.3 Diskussion	57
5.3 Experiment 1: Verknüpfungssuche versus einfache Merkmalssuche	58
5.3.1 Methode	58
5.3.2 Resultate	59
5.3.3 Diskussion	65
5.4 Kontrollexperiment 3: Kartierung des Sakkadensystems	67
5.4.1 Methode	67
5.4.2 Resultate	68
5.4.3 Diskussion	68
5.5 Experiment 2: Schwierige Merkmalssuche versus einfache Merkmalssuche	70
5.5.1 Methode	70
5.5.2 Resultate	70
5.5.3 Diskussion	71
5.6 Vergleich von Experiment 1 und Experiment 2	73

5.6.1 Resultate	74
5.6.2 Diskussion	79
5.7 Kontrolleexperiment 4: Passive Betrachtung der Suchanordnungen	81
5.7.1 Methode	81
5.7.2 Resultate	81
5.7.3 Diskussion	82
6 ALLGEMEINE DISKUSSION	83
6.1 Interpretation und Einordnung der Befunde	83
6.1.1 Synopsis	83
6.1.2 Schlussfolgerungen	84
6.1.3 Limitierung der Interpretation	85
6.1.4 Bezug zu anderen Studien	86
6.1.5 Eine Synthese: Notwendiger Beitrag des PPC und FEF zur räumlich-seriellen Selektion bei schwieriger Suche	88
6.1.6 Weitere Selektionsmechanismen im PPC und FEF	90
6.2 Implikationen für funktionale Modelle der visuellen Suche	92
6.2.1 Implikationen für serielle Modelle	92
6.2.2 Implikationen für parallele Modelle	93
6.2.3 Implikationen für Hybridmodelle	94
6.2.4 Fazit	95
6.3 Ein gemeinsamer Selektionsmechanismus für Sakkaden und Objekterkennung	96
6.3.1 Die Premotor Theory der Aufmerksamkeit	96
6.3.2 Modifikation der Premotor Theory	97
6.4 Skizze eines neurobiologischen Modells	98
6.4.1 Parallele Prozesse	100
6.4.2 Kontrolle der räumlichen Selektion	101
6.4.3 Expression der räumlichen Selektion und Objekterkennung	103
6.5 Ausblick: Prüfung des Modells	105
6.6 Schluss	106
Zusammenfassung	107
Literaturverzeichnis	110
Glossar	124

Vorwort

Diese Dissertation ist ein Ergebnis meiner mehrjährigen Arbeit in der neurologischen Klinik unter der Anleitung von PD Dr. Stephan A. Brandt. Sie stellt einen Versuch dar, kognitionspsychologische Modelle selektiver visueller Aufmerksamkeit durch die Untersuchung der neuronalen Grundlagen dieses geistigen Vorgangs zu prüfen. Dazu verwendete ich eine Kombination aus klassischen Techniken der Wahrnehmungspsychologie und einem neuen nichtinvasiven Verfahren zur funktionellen Bildgebung des menschlichen Gehirns: der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT). Dieser experimentelle Ansatz ermöglicht außerdem, Rückschlüsse über die bisher noch wenig verstandene Funktion von Assoziationsregionen im Frontal- und Schläfenlappen des menschlichen Großhirns zu ziehen und abstrakte, funktionale Aufmerksamkeitsmodelle auf der neurobiologischen Ebene zu explizieren.

Im Rahmen meines Dissertationsprojektes konstruierte ich zunächst einen Versuchsaufbau für die visuelle Stimulation im MRT und etablierte diesen mit Hilfe bekannter experimenteller Paradigmen. Anschließend entwickelte ich in Zusammenarbeit mit Andreas Kettermann, einem Psychologie-Diplomanden von der TU Berlin, und Stephan Brandt die Zielsetzung und Fragestellung dieser Arbeit und führte die Datenerhebung, -analyse und -interpretation durch. Aus dieser Arbeit entwickelten sich zahlreiche weiterführende Fragestellungen, von denen ich einige seit dem Abschluss des Dissertationsprojektes zusammen mit anderen Wissenschaftlern der Arbeitsgruppe in neuen Studien zu beantworten versuchte. Ein Teil der in dieser Arbeit beschriebenen Ergebnisse und der Anschlußstudien wurden bisher in nachfolgend aufgelisteten Artikeln und Kurzbeiträgen publiziert.

Oktober 2003,

Tobias H. Donner

Originalarbeiten

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., 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.

Mueller, N.G., Bartelt, O.A., Donner, T.H., Villringer, A. & Brandt S.A. 2003. A Physiological Correlate of the 'Zoom Lens' of Visual Attention. *J. Neurosci.* **23**: 3561-3565.

Donner T.H., Kettermann A., Diesch E., Villringer A. & Brandt S.A. Parietal Activation During Visual Search in the Absence of Multiple Distractors. *Neuroreport* (im Druck).

Mueller, N.G., Donner, T.H, Bartelt, O.A., Brandt S.A, Villringer, A. & Kleinschmidt, A. The Functional Neuroanatomy of Visual Conjunction Search: A parametric fMRI Study. *Neuroimage* (im Druck).

Schira M., Fahle M., Donner T.H., Kraft, A. & Brandt, S.A. Differential Contribution of Early Visual Areas to the Perceptual Process of Contour Detection. *J. Neurophysiol.* (in Revision).

Kurzbeiträge

Donner, T., Brandt, S.A., Wenzel, R., Dale, A.M., Tootell, R.B.H. & Villringer, A. 1998. Eye Movement Induced Modulation in Early Visual Areas. *Eur. J. Neurosci.* **10** (10): 240.

Donner, T., Kettermann, A., Diesch, E., Goebel, R., Villringer, A. & Brandt, S.A. 1999. FMRI-Activity Related to Visual Feature Integration. *Neuroimage*, **9** (6): 868.

Donner, T., Kettermann, A., Diesch, E., Villringer, A. & Brandt, S.A. 1999. Functional Neuroanatomy of Attentive Visual Search: An fMRI-Study. *1st Conference on Cognitive Neuroscience, Hanse Wissenschaftskolleg*: 22.

Donner, T., Kettermann, A., Diesch, E., Villringer, A. & Brandt, S.A. 2000. Attentionale Modulation von fMRT-Aktivität in Arealen des Posterioren Parietalen Cortex bei Visueller Suche nach Konjunktionen und Merkmalen. *Contributions to the 3rd Tübingen Conference on Perception, Kirchentellinsfurt*: Knirsch-Verlag, 124.

- Donner, T.H., Kettermann, A., Diesch, E., Villringer, A., & Brandt, S.A. (2000) Visual Search in Arrays with Single and Multiple Objects: Differences and Overlap of Activation in the Human Attention System. *Neuroimage*, **11** (5): 942.
- Brandt, S.A., Brocke, J., Roericht, S., Donner, T.H., Villringer, A. & Meyer, B.U. 2000. Visual System Connectivity: A Simultaneous Transcranial Stimulation and fMRI Study. *Neuroimage*, **11** (5): 745.
- Donner, T.H., Kettermann, A., Villringer, A. & Brandt, S.A. 2000. Spatial and Feature-based Attention in Human Visuomotor Areas as Revealed by fMRI. *Soc. Neurosci. Abstr.*, **26**: No. 836.6.
- Donner, T.H., Kettermann, A., Diesch, E., Villringer, A. & Brandt, S.A. 2001. The Role of Posterior Parietal Cortex in Tonic Attention: fMRI-Studies of Visual Search. *Contributions to the 3rd Tübingen Conference on Perception, Kirchentellinsfurt: Knirsch-Verlag*, 93.
- Olma, M.C., Brandt, S.A., Kettermann, A., Mueller, N.G., Bartelt, O.A. & Donner, T.H. 2001. Isolating Different Selection Mechanisms of Visual Search. *Soc. Neurosci. Abstr.*, **27**: No. 416.3.
- Mueller, N.G., Bartelt, O.A., Donner, T.H., Obrig, H., Villringer, A. & Brandt, S.A. 2001. Size of Attentional Focus Correlates with Level of BOLD Response in Visual Areas in Humans. *Soc. Neurosci. Abstr.*, **27**: No. 416.6.
- Olma, M.C., Donner, T.H., Kettermann, A., Hagedorf, H. & Brandt, S.A. 2002. Varieties of Cortical Attention Mechanisms during Visual Search. Available on CD-Rom in *NeuroImage*, **16** (2): No. 20148.
- Schira M., Fahle M., Donner T.H., Kraft, A. & Brandt, S.A. 2002. Preattentive Retinotopic Activation Induced By Time Defined Contours Revealed by Event-related fMRI. *Soc. Neurosci. Abstr.*, **28**: No. 171.2.
- Mueller, N.G., Donner, T.H., Bartelt, O.A., Brandt S.A., Villringer, A. & Kleinschmidt, A. 2003. The Functional Neuroanatomy of Visual Conjunction Search: A parametric fMRI Study. *NeuroImage*, **16** (2): No. 20148.
- Donner, T.H., Parton A., Donnely, N. & Usher M. The Role of Visual Synchrony in Perceptual Grouping Revisited *Perception* **32**: 120.

1 EINLEITUNG

1.1 Aufmerksamkeit als Selektionsprozess

Natürliche visuelle Szenen konfrontieren uns in jedem Augenblick mit einer Vielzahl von Objekten, von denen nur wenige für unsere Handlungen von Bedeutung sind. Einfache Beispiele sind Augen- oder Greifbewegungen. Deswegen spielt die *selektive visuelle Aufmerksamkeit* eine zentrale Rolle in der visuellen Steuerung unseres alltäglichen Verhaltens.

„Jedermann weiß, was Aufmerksamkeit ist. Das Bewusstsein ergreift, in klarer und lebendiger Form, Besitz von einem Objekt oder einem Gedankengang aus einer Reihe gleichzeitig möglicher.“

Diese Definition der Aufmerksamkeit von William James (1890) ist intuitiv sofort verständlich. Für die wissenschaftliche Untersuchung mentaler Vorgänge ist es jedoch hilfreich, diese nicht durch ihren subjektiven Erlebnischarakter, sondern durch ihre funktionale Rolle im Verhalten eines Systems zu charakterisieren. Zeichnet man die Augenbewegungen von Versuchspersonen beim Betrachten visueller Szenen auf (s. Abbildung 1.1), stellt man fest, dass unser visuelles Explorationsverhalten aus einem Zyklus von Fixaktionsperioden und ruckartigen Augenbewegungen (Sakkaden) besteht.

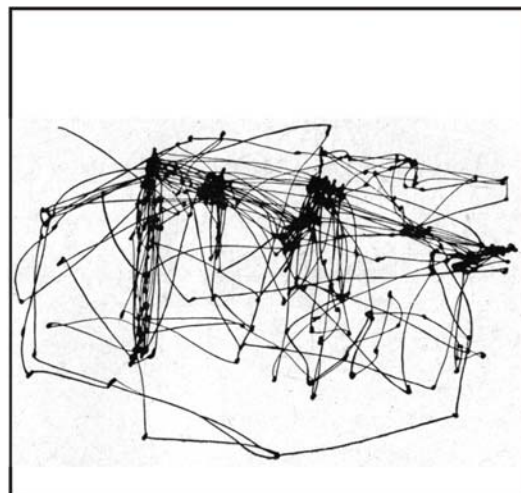


Abbildung 1.1

Muster der Augenbewegungen einer Versuchsperson beim freien Betrachten einer visuellen Szene. Sie lenkte den Blick besonders häufig auf die Gesichter. Erläuterungen im Text. Aus Yarbus (1967).

Sakkaden richten die am höchsten auflösende zentrale Netzhautstelle (Fovea) auf den nächsten Fixationspunkt. Während der Fixationsperioden laufen folgende Prozesse ab:

1. Die perzeptuelle Verarbeitung und Identifikation des fixierten Objektes.
2. Die Selektion des Objektes, auf das die nächste Sakkade gerichtet werden soll.
3. Die Vorbereitung und Ausführung der Sakkade.

Der zweite Prozess wird häufig mit der visuellen Aufmerksamkeit gleichgesetzt (Andersen & Gnadt, 1989; Colby & Goldberg, 1999; Schall & Thompson, 1999). Da die Objektselektion eine Voraussetzung für die Ausführung *aller* visuell gesteuerten Handlungen in komplexen Szenen ist, lässt sich visuelle Aufmerksamkeit allgemeiner auch als die Selektion visueller Objekte für den Zugang zur Handlungskontrolle definieren (Duncan & Humphreys, 1989; Allport, 1993; Desimone & Duncan, 1995).

Einer auf Neisser (1967) zurückgehenden Sichtweise zufolge hat die visuelle Aufmerksamkeit eine weitere Funktion: Im Gegensatz zur Extraktion elementarer Merkmale aus einer visuellen Szene ist der Prozess der bewussten Objektwahrnehmung (Identifikation) in seiner Kapazität limitiert und läuft deswegen sequentiell über die Objekte der Szene ab. In diesem Kontext hat die visuelle Aufmerksamkeit die Rolle, visuelle Objekte für die bewusste Identifikation zu selektieren. Der Prozeß kann also als die Öffnung des „Tores zur Objekterkennung“ verstanden werden.

Die genaue Ursache der Kapazitätslimitierung der Objekterkennung wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht untersucht. Hier wurden vielmehr die neuronalen Grundlagen der bei der Identifikation einfacher Objekte in Objektanordnungen („Szenen“) ablaufenden Selektionsprozesse im menschlichen Gehirn charakterisiert. Dabei zeigte sich, dass die Resultate Implikationen für die Beantwortung der Frage nach dem Zusammenhang der Selektion für Handlung und Objektwahrnehmung haben.

1.2 Bedeutung des Themas für Kognitionswissenschaft und Neurologie

Diese Arbeit ist in dem Bereich der kognitionswissenschaftlichen Grundlagenforschung angesiedelt, dessen Ziel es ist, ein neurobiologisches Verständnis der visuellen Aufmerksamkeit zu entwickeln. Dies ist die Grundlage für das Verständnis visueller Objekterkennung und visuell gesteuerten Verhaltens. Ein solches Verständnis könnte außerdem einen wesentlichen Baustein einer neurobiologischen Theorie des Bewusstseins bilden (Crick & Koch, 1990; Mack & Rock, 1998; Engel et al., 1999).

Aus klinischer Sicht verspricht ein neurobiologisches Verständnis der Aufmerksamkeit

aber auch tiefere Einblicke in deren Störungen. Aufmerksamkeitsdefizite werden bei Patienten beobachtet, die fokale Hirnschädigungen unterschiedlicher Lokalisation erlitten; diese ignorieren häufig im Rahmen des Neglekt-Syndroms die kontralateral zur Läsion gelegene Raumhälfte (Rafal & Robertson, 1995; Heilman et al., 1997; Rafal, 1997a). Störungen der Aufmerksamkeit sind aber auch für die Frühphase des Morbus Alzheimer (Nebes, 1997; Parasuraman & Greenwood, 1998) und die Schizophrenie (Andreasen, 1994; Nestor & O'Donnell, 1998) kennzeichnend. Während die mit diesen Erkrankungen assoziierten Aufmerksamkeitsdefizite durch Fortschritte der klinischen Neuropsychologie zum Teil auf der Verhaltensebene weiter eingegrenzt werden konnten (Feinberg & Farah, 1997), bedürfen die zugrunde liegenden Mechanismen noch einer genaueren Charakterisierung, um Fortschritte in Diagnostik und Therapie dieser Erkrankungen zu bewirken. Zum Beispiel könnte die Früherkennung dieser Erkrankungen durch die Messung neuronaler Aufmerksamkeitsmechanismen verbessert werden. Es ist auch denkbar, dass auf der Basis neuroanatomisch expliziter Aufmerksamkeitsmodelle spezifische Verhaltenstrainingsparadigmen für gestörte Aufmerksamkeits-Subfunktionen entwickelt werden, die der Wiederherstellung dieser Subfunktionen dienen. Der Erfolg solcher Trainingsparadigmen könnte außerdem durch die Messung der zugrunde liegenden Umorganisationsprozesse im Gehirn überprüft werden.

1.3 Problemstellung: Die Selektionsprozesse der visuellen Suche

1.3.1 Psychophysische Charakterisierung der Selektionsprozesse

Die bei der Objekterkennung in komplexen Szenen ablaufenden visuellen Selektionsprozesse wurden in zahlreichen Studien auf der Verhaltensebene charakterisiert (s. Wolfe, 1998, für einen umfassenden Überblick).

Exkurs: Psychophysik¹

Ein klassischer Ansatz zur Erforschung kognitiver Prozesse besteht darin, die Versuchsperson Reize nach bestimmten Kriterien beurteilen und ihre Entscheidung durch eine motorische Antwort berichten zu lassen (Posner & Abdullaev, 1996). Um einen an der Lösung von Wahlreaktionsaufgaben beteiligten Prozess zu

¹ Die Verwendung des Begriffs in dieser Arbeit entspricht nicht der klassischen Definition, nach der die P. quantitative Beziehungen zwischen Reizintensität und Empfindungsstärke herstellt. Der Begriff wird jedoch im gegenwärtigen Sprachgebrauch häufig in dem hier ausgeführten Sinne verwendet. Dieser Sinn entspringt einer Tradition der P., die unter anderem durch Helmholtz und Mach etabliert wurde; sie versucht, die Leistungen des Wahrnehmungssystems im Kontext des Verhaltens zu verstehen (Mausfeld, 1996).

charakterisieren, werden Leistungsänderungen bestimmt, die aus einer Veränderung der physikalischen Reizeigenschaften oder der Instruktion resultieren. Ziel der Psychophysik ist es, eine quantitative Beziehung zwischen Reiz- bzw. Instruktionsparametern und der Leistung herzustellen. Die Genauigkeit der Reaktion, ausgedrückt im Anteil richtiger Antworten, und die Latenz zwischen Erscheinen des Reizes und der Antwortabgabe stehen als quantitative Maße für die Leistung eines Probanden zur Verfügung. Die Antwortlatenz bezeichnet man als Reaktionszeit (*reaction time*, RT).

Visuelle Suche

Der alltägliche Vorgang der visuellen Suche wird im psychophysischen Experiment in der Regel operationalisiert, indem der Proband instruiert wird, in einer Anordnung visueller Objekte nach einem bestimmten Objekt, dem „Ziel“², zu suchen. Dabei wird in einigen Studien die Exploration der Anordnung durch Augenbewegungen zugelassen und die RT sowie das Muster der Augenbewegungen bestimmt (z.B. Findlay, 1997; Bichot & Schall, 1999a). Üblicherweise wird der Proband jedoch instruiert, die Augen während der Suche nicht zu bewegen (Wolfe, 1998). Diese Prozedur nutzt unsere Fähigkeit aus, die Aufmerksamkeit auf Objekte in der Gesichtsfeldperipherie zu richten, während wir einen zentralen Punkt fixieren, was auch als „verdeckte“ Aufmerksamkeitsverschiebung bezeichnet wird (Posner & Petersen, 1990). In einigen Durchgängen ist das Ziel in der Reizeanordnung vorhanden, in den anderen Durchgängen erscheinen nur ablenkende Objekte, die „Distraktoren“. Der Probanden soll entscheiden, ob das Ziel vorhanden ist oder nicht. Die Anzahl der Objekte in der Anordnung wird variiert und die RT als Funktion der Objektanzahl dargestellt. Diese Funktion wird üblicherweise durch eine Regressionsgerade angenähert und kurz als „Suchfunktion“ bezeichnet. Verläuft die Gerade flach, ist die RT unabhängig von der Objektanzahl; steigt die Gerade an, kostet die Anwesenheit jedes weiteren Objektes Zeit. Die Steigung der Suchfunktion wird unabhängig von den postulierten Selektionsprozessen, die der Steigung zugrunde liegen, allgemein als ein Maß für die *Schwierigkeit* der entsprechenden Suchaufgabe aufgefasst; der Reziprokwert der Steigung kann

² Unter einem Z. versteht man in der Kognitionswissenschaft allgemeiner einen anzustrebenden Zustand, welcher die Lösung eines Problems darstellt (Opwis, 1996). Im Gehirn entsprechen solche Zustände den Repräsentationen gesuchter Objekte der Außenwelt oder gesuchter Gedächtnisinhalte, aber auch den abstrakten Repräsentationen von zu bewältigender Aufgaben (Miller & Cohen, 2000). Vorgegebene explizite Beschreibungen einer Lösung werden während der Planung einer Handlung im Kurzzeitgedächtnis aufrechterhalten; diese können die Verarbeitung der Reize aus der Außenwelt beeinflussen, flexibel umformuliert und beim Umgang mit multiplen Zielen hierarchisch strukturiert werden (Miller & Cohen, 2000).

umgekehrt als Maß für die *Effizienz* der visuellen Selektion gewertet werden (Wolfe, 1998).

1.3.2 Psychophysische Befunde

In Abbildung 1.2 unterscheidet sich in der linken Anordnung der zu suchende vertikale Balken durch seine Orientierung, also durch ein elementares visuelles Merkmal, von den übrigen Balken. Diese Aufgabe bezeichnet man folglich als „Merkmalsuche“. In der Anordnung in der Mitte ist das Ziel dagegen ein vertikal-grüner Balken inmitten von vertikal-roten und horizontal-grünen Balken. Das Ziel unterscheidet sich hier also nur in der Verknüpfung seiner Merkmale von den Distraktoren, und man spricht von einer „Verknüpfungssuche“.

Die klassischen Befunde

Auf der rechten Seite sind idealisierte Suchfunktionen dargestellt, die in einer klassischen Studie aus Experimenten dieses Typs resultieren (Treisman & Gelade, 1980). Die größere Steigung der schwarzen Kurve indiziert, dass die Verknüpfungssuche schwieriger ist als die Merkmalsuche. Dieses grundsätzliche Ergebnismuster wurde in zahlreichen Studien repliziert (Wolfe, 1998; Cave & Wolfe, 1999).

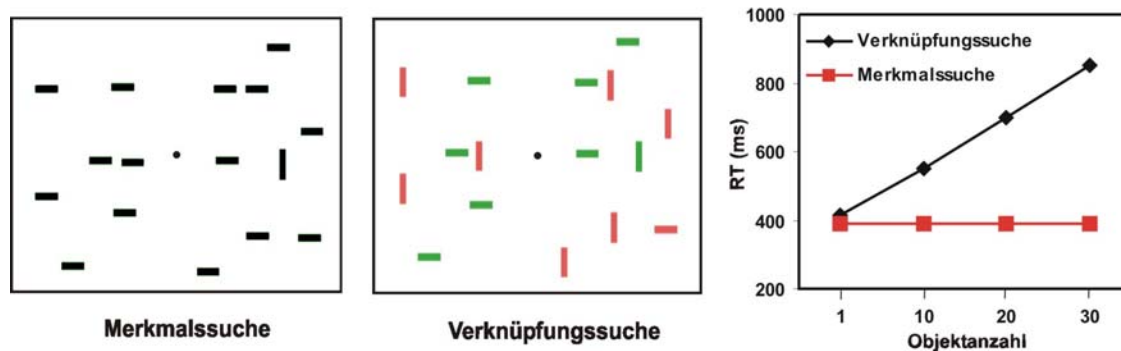


Abbildung 1.2

Das visuelle Suchparadigma. Links: Reizanordnung einer typischen Merkmalsuche. Mitte: Reizanordnung einer typischen Verknüpfungssuche. Rechts: Idealisiertes Ergebnismuster. Erläuterungen im Text.

Abweichungen von der Regel

Spätere Untersuchungen lieferten jedoch abweichende Befunde: Einige Verknüpfungssuchen produzierten flache Suchfunktionen; vor allem aber wurde gezeigt, dass Merkmalssuchen regelmäßig ansteigende Suchfunktionen ergeben, wenn der Merkmalsunterschied zwischen Ziel und Distraktoren ausreichend klein ist (Wolfe, 1998). Dies ist ein Indiz dafür, dass der Verknüpfungs- und der Merkmalsuche einheitliche Selektionsprozesse zugrunde liegen, die sich nur *quantitativ* unterscheiden, deren Effizienz also auf einem Kontinuum variiert (Duncan & Humphreys, 1989; Wolfe, 1998). Die Effizienz der Selektion scheint von der *Ähnlichkeit* zwischen Zielreizen und Distraktoren abzuhängen (Duncan & Humphreys, 1989). Diese Ähnlichkeit ist in der Verknüpfungssuche im Allgemeinen größer als in der Merkmalsuche, weil nur in ersterer die Distraktoren jeweils ein Merkmal mit den Zielreizen gemeinsam haben (vgl. Abbildung 1.2).

1.3.3 Modelle der Selektionsprozesse

Drei Typen von Modellen erklären diese Verhaltensmuster durch die Annahme unterschiedlicher Selektionsprozesse.

Serielle Modelle

Nach klassisch-seriellen Modellen (Treisman & Gelade, 1980; Koch & Ullmann, 1985) analysiert unser Sehsystem zunächst die gesamte Szene in ihre elementaren Merkmale (z.B. Farbe oder die Orientierung von Konturen); in einer zweiten Stufe werden diese durch die Fokussierung der Aufmerksamkeit auf eine Position wieder zu Objekten verknüpft. Folglich kann ein Ziel mit einzigartigem Merkmal ohne den Einsatz von Aufmerksamkeit gefunden werden. Dagegen müssen einzelne Positionen der Szene nacheinander („seriell“) vom Aufmerksamkeitsfokus selektiert werden, um ein Ziel zu finden, das sich nur in seiner Merkmalsverknüpfung von den Distraktoren unterscheidet. Dieses Modell erklärt folglich die klassischen Befunde, nicht aber die Abweichungen davon.

Parallele Modelle

Um diesen Abweichungen gerecht zu werden, postulierten andere Autoren (Duncan & Humphreys, 1989; Desimone & Duncan, 1985) einen einheitlichen Selektionsprozess für Merkmals- und Verknüpfungssuchen, der durch eine simultane Gewichtung aller

Objekte im Gesichtsfeld „parallel“ operiert. Der Effekt der Ähnlichkeit von Zielen und Distraktoren wird dabei dadurch erklärt, dass die Repräsentation des Ziels im Kurzzeitgedächtnis simultan die Objekte in der Szene nach ihrer Ähnlichkeit mit dem Ziel gewichtet. Der Einsatz der (parallelen) Aufmerksamkeit hängt hier von der Unterscheidbarkeit von Ziel und Distraktoren und nicht von der Notwendigkeit zur Merkmalsverknüpfung ab.

Hybridmodelle

In Hybriden aus beiden vorigen Modelltypen (Grossberg et al., 1995; Wolfe, 1994) nutzt das Sehsystem das Ergebnis einer gedächtnisabhängigen parallelen Selektionsstufe, um den räumlichen Aufmerksamkeitsfokus effizient zum Ziel zu lenken. Diese Lenkung ist um so schwieriger, je weniger das Ziel von den Distraktoren unterscheidbar ist. Auch dieses Modell kann somit die psychophysischen Befunde zur visuellen Suche gut erklären.

1.4 Motivation des Ansatzes: Visuelle Suche und fMRT

Das Vorhaben, allein durch psychophysische Experimente zwischen diesen Modelltypen zu unterscheiden, hat sich als schwierig herausgestellt (Wolfe, 1998). Die visuelle Suche ist damit ein gutes Beispiel für die häufige Beobachtung, dass aus den Resultaten von Verhaltensmessungen allein selten eindeutig auf einen kognitiven Prozess geschlossen werden kann (Posner & Abdullaev, 1996). Deswegen empfiehlt es sich, die zugrunde liegenden Zustände des informationsverarbeitenden Systems *direkt* zu beobachten, mit anderen Worten: die Muster der Hirnaktivität während des Ablaufs kognitiver Prozesse zu messen. Dieser Ansatz kennzeichnet die „kognitive Neurowissenschaft“ (Gazzaniga, 1995). Die dabei eingesetzten Methoden umfassen neben anderen (s. Abschnitt 2.3.1) die Verfahren der funktionellen Bildgebung. Diese ermöglichen es, mit kognitiven Prozessen assoziierte Aktivitätsmuster präzise im Gehirn gesunder menschlicher Probanden zu lokalisieren, wobei die neuronale Aktivität *indirekt* über die Messung damit einhergehender metabolischer Änderungen erfasst wird (Posner & Raichle, 1994). Dabei werden regionale *Differenzen* der metabolischen Aktivität zwischen zwei Bedingungen, die sich nur in dem Prozess von Interesse unterscheiden, identifiziert. Ist dies ein kognitiver Prozess, sollten sensorische Reize und motorische Antworten in der Experimental- und der Kontrollbedingung gleich sein; der Unterschied sollte allein in der *Instruktion* bestehen, nach welchen Kriterien die

Reize beurteilt werden sollen (Posner & Abdullaev, 1996).

Das Ziel dieser Vorgehensweise ist es, mit der (durch den Instruktionsunterschied bedingten) Änderung der psychophysischen Leistung korrelierte Änderungen der neuronalen Aktivität im Gehirn zu lokalisieren. Das auf diese Weise identifizierte Aktivitätsmuster bezeichnet man deswegen auch als das „neuronale Korrelat“ eines kognitiven Prozesses. In der vorliegenden Arbeit wurden RT-Messungen mit einem modernen Verfahren der funktionellen Bildgebung, der funktionellen **Magnetresonanztomographie (fMRT)**, kombiniert, während Probanden visuelle Suchaufgaben durchführten. Auf diese Weise sollten die neuronalen Korrelate der Selektionsprozesse während der visuellen Suche identifiziert werden.

1.5 Ziele der Arbeit

Die genaue Charakterisierung der neuronalen Korrelate der visuellen Suche könnte eine Entscheidung zwischen den konkurrierenden Suchmodellen erlauben (Chelazzi, 1999; Wolfe, 1999). Das mit den physiologischen Daten am besten in Einklang stehende Modell könnte ferner als ein biologisch plausibles Modell formuliert werden, welches die neuronalen Substrate und Mechanismen der Selektionsprozesse spezifiziert (Itti & Koch, 2001).

Die neuronale Kontrolle der Selektionsprozesse der visuellen Suche wurde bisher nur in wenigen Studien im menschlichen Gehirn untersucht. Diese Studien werden in Kapitel 3 genauer beschrieben. An dieser Stelle ist hervorzuheben, dass dabei Techniken der Bildgebung und der Datenanalyse eingesetzt wurden, die den hier verwendeten in ihrer räumlichen Auflösung und anatomischen Präzision unterlegen sind. Außerdem wurden den Probanden Suchaufgaben gestellt, die Unsicherheit bei der Interpretation der Befunde im Kontext der beschriebenen Modelltypen lassen. Ferner wurden die Ergebnisse in diesen Studien durchweg im Sinne der klassisch-seriellen Modelle interpretiert, die nicht mit den in Abschnitt 1.3.2 diskutierten psychophysischen Befunden vereinbar sind (Wolfe, 1998) und die auch durch die Ergebnisse von Mikroelektrodenableitungen im Cortex wacher Affen (Colby & Goldberg, 1998; Schall & Thompson, 1999) in Frage gestellt werden. Die vorliegende Arbeit sollte diese Widersprüche auflösen und zusätzlich wichtige neue Informationen über die genaue funktionelle Neuroanatomie der Selektionsprozesse liefern.

Ausgangspunkt war die Tatsache, daß die neuronale Kontrolle des Teilprozesses der

Verschiebung des Aufmerksamkeitsfokus im Raum in den vergangenen Jahren mit einfacheren psychophysischen Paradigmen und unterschiedlichen neurophysiologischen Techniken sehr sorgfältig untersucht worden war (s. Abschnitt 2.3). Die Resultate dieser Studien stimmten darin überein, dass das frontale Augenfeld (**frontal eye field**, FEF) und mehrere Subregionen des **posterioren parietalen Cortex** (PPC) des Menschen sowohl für „offene“ (d.h. von Augenbewegungen begleitete) als auch für „verdeckte“ Aufmerksamkeitsverschiebungen wesentlich sind (Corbetta, 1998).

Auf der Grundlage dieses Befundes lassen sich aus den drei konkurrierenden Modelltypen der visuellen Suche unterschiedliche Hypothesen über die neuronalen Kontrollstrukturen der visuellen Selektion ableiten:

- Gemäß den klassisch-seriellen Modellen werden in der Suche nach einer Merkmalsverknüpfung, nicht aber nach einem einzelnen Merkmal, jene neuronalen Strukturen aktiviert, welche Verschiebungen des Aufmerksamkeitsfokus im Raum kontrollieren: das FEF und die Subregionen des PPC.
- Nach parallelen Modellen sollten das FEF und die PPC-Subregionen dagegen wegen des fehlenden Einsatzes räumlich-serieller Aufmerksamkeit generell keine Rolle spielen.
- Nach Hybridmodellen werden das FEF und der PPC sowohl in einer Verknüpfungs- als auch in einer Merkmalssuche aktiviert, wenn die Unterscheidung des Ziels von den Distraktoren schwierig ist.

Diese Hypothesen sollten in der vorliegenden Arbeit mit der fMRT systematisch untersucht werden.

2 STAND DER FORSCHUNG

2.1 Funktionale Modelle der visuellen Suche

Die drei Typen funktionaler Suchmodelle (s. Wolfe, 1998 für einen Überblick) sollen jeweils am Beispiel ihrer einflussreichsten Vertreter genauer betrachtet werden. In diesen Modellen sind die während der Suche ablaufenden Prozesse abstrakt durch ihre Funktion im kognitiven System charakterisiert.

2.1.1 Serielle Modelle: Besonderheit der Merkmalsverknüpfung

Allgemeine Architektur

In klassisch-seriellen Modellen (z.B. Treisman & Gelade, 1980) werden in einer ersten, „präattentiven“ Stufe die elementaren Merkmale parallel aus dem Netzhautbild extrahiert. Das Ergebnis sind getrennte Repräsentationen dieser Merkmale in Matrizen von Merkmalsdetektoren. Dabei kodiert die Position des Detektors innerhalb jeder Matrix für die Position des entsprechenden Merkmals im Gesichtsfeld. Es handelt sich also um eine diskrete Funktion zweier Ortsvariablen, die jedem Ort einen Wert für die Aktivierung des Detektors zuordnet. Eine solche Merkmalsrepräsentation bezeichnet man als topographische „Merkmalskarte“. In der Merkmalskarte für „vertikal“ ist zum Beispiel an allen Gesichtsfeldpositionen, an denen Konturen mit vertikaler Orientierung vorliegen, eine hohe Aktivierung³. Derartige Merkmalskarten scheinen tatsächlich in den Arealen auf den unteren Stufen des visuellen Systems implementiert zu sein, wie im Abschnitt 2.3 genauer dargestellt wird.

In einer zweiten Stufe werden die Merkmale wieder verknüpft, um die integrierten Objekte der Außenwelt darzustellen. Dazu muss der Aufmerksamkeitsfokus in einer weiteren topographischen Karte auf die Objektposition gerichtet werden. Diese übergeordnete Karte enthält keine explizite Beschreibung der *Merkmale*, sondern eine abstrakte Repräsentation von Positionen der *Unregelmäßigkeiten* im visuellen Raum, die vor allem an Objektkonturen liegen. Diese „Positionskarte“ besitzt topographisch geordnete Verbindungen zu den einzelnen Merkmalskarten. Darüber werden die

³ Im einfachsten Fall werden die Detektoren nur bei Vorliegen des Merkmals, auf das sie spezialisiert sind, aktiviert. In einem realistischeren Modell haben die Detektoren eine gewisse Bandbreite; d.h. sie werden auch bei Merkmalswerten, die dem Vorzugsmerkmal benachbart sind, mit geringerer Stärke aktiviert (Treisman, 1993; Wolfe, 1994).

Merkmale an der selektierten Position verknüpft und so eine befristete Repräsentation des dort lokalisierten Objektes erzeugt. Diese hat Zugang zum Bewusstsein und kann für die Wiedererkennung mit gespeicherten Objektrepräsentationen verglichen werden. Insbesondere in dem ersten Vertreter dieser Modellklasse, der *Feature Integration Theory*⁴ (FIT, Abbildung 2.1) (Treisman & Gelade, 1980) dient die räumliche Selektion der Merkmalsverknüpfung. Dies gab der FIT den Namen.

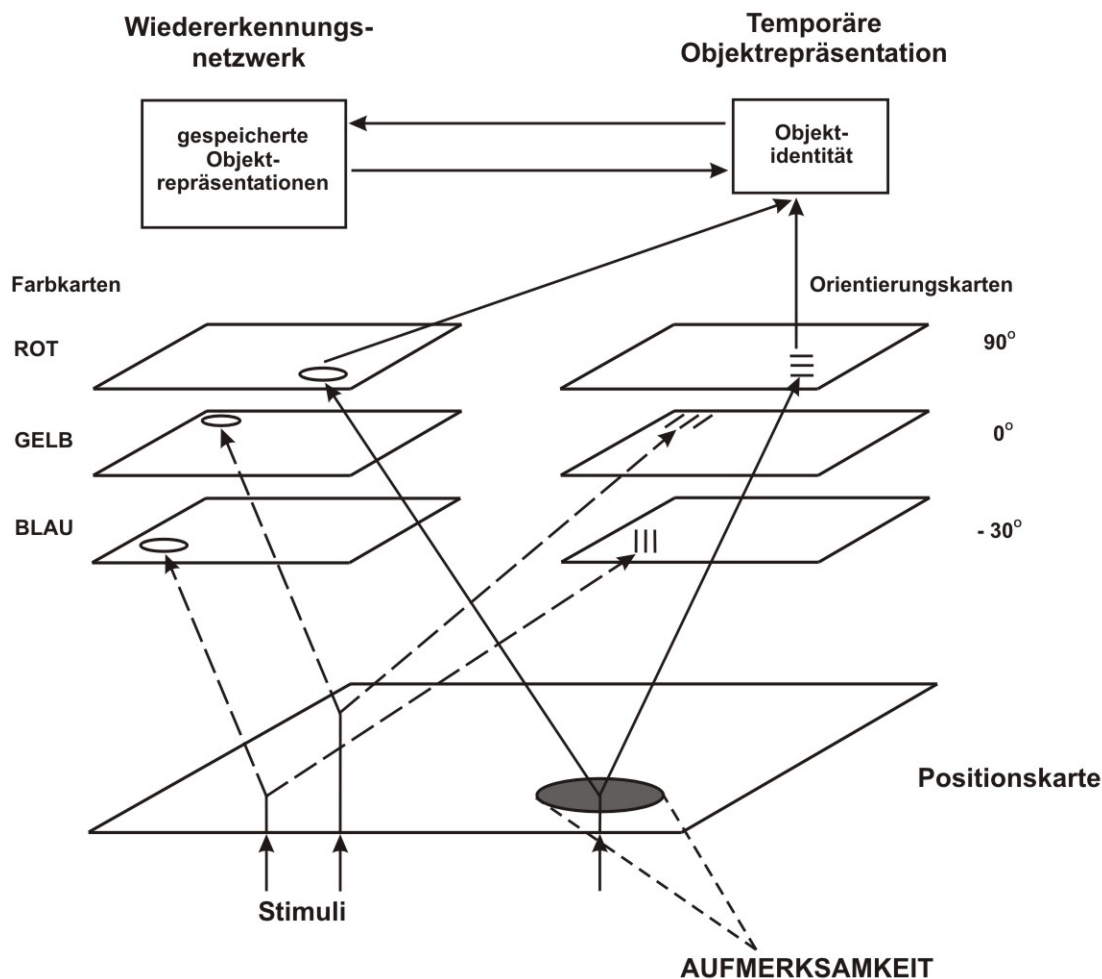


Abbildung 2.1

Allgemeine Architektur der klassischen FIT. Erläuterungen im Text. Nach Treisman (1988).

Vorhersagen für die visuelle Suche

Die unterschiedliche Effizienz der Suche in der Merkmals- und Verknüpfungsbedingung wird hier also mit einem die beiden Suchtypen *qualitativ*

⁴ Diese Theorie wurde mehrmals aktualisiert und ist in ihrer derzeitigen Form (Treisman, 1993) den Hybrid-Modellen zuzuordnen. Wenn in der Folge von „FIT“ die Rede ist, sei dies gleichbedeutend mit „FIT im klassischen Sinn“.

unterscheidenden Selektionsprozess erklärt, welcher der Merkmalsverknüpfung zugrunde liegt. Nach der FIT kann ein besonderes Merkmal „ohne Aufmerksamkeit“ detektiert werden, weil es ausreicht, Aktivität in der Karte vorzufinden, in der das entsprechende Merkmal repräsentiert wird. Die Anzahl der Objekte in der Anordnung sollte folglich keinen Einfluss auf die RT haben. Ist das Ziel nur durch die Merkmalsverknüpfung zu unterscheiden, reicht es nicht aus, die Aktivität der einzelnen Merkmalskarten auszuwerten: In dem Beispiel aus Abbildung 2.1 würden Detektoren in den Karten für „rot“, „grün“, „vertikal“ und „horizontal“ unabhängig davon aktiviert, ob das Ziel oder nur die Distraktoren in der Anordnung präsentiert werden. Dieses Verknüpfungsproblem könnte als eine Ursache der Kapazitätslimitierung der Objekterkennung aufgefasst werden (Allport, 1993). Die Merkmalsverknüpfung muss folglich durch räumliche Selektion hergestellt werden, bevor die Entscheidung über An- oder Abwesenheit des Ziels getroffen werden kann. Der Aufmerksamkeitsfokus tastet dazu auf der Positionskarte eine Position nach der anderen ab, bis die das Ziel spezifizierende Merkmalsverknüpfung entdeckt ist. Dieser Modelltyp heißt deswegen *seriell*. Wegen der seriellen Objektabtastung sollte die Suchzeit mit jedem zusätzlichen Objekt ansteigen. Diese Vorhersagen entsprechen den Ergebnissen früherer Studien der Merkmals- und Verknüpfungssuche (Treisman & Gelade, 1980).

Die in späteren Untersuchungen festgestellte hohe Schwierigkeit der Suche nach Elementarmerkmalen mit geringem Unterschied zu den Distraktoren sowie die hohe Effizienz einiger Verknüpfungssuchen können durch klassisch-serielle Modelle nicht erklärt werden (Duncan & Humphreys, 1989; Wolfe, 1998).

2.1.2 Parallele Modelle: Einheitlicher Suchmechanismus

Allgemeine Architektur

In parallelen Modellen (z.B. Duncan & Humphreys, 1989) wird die visuelle Aufmerksamkeit als eine Ressource mit begrenzter Kapazität aufgefasst, welche simultan auf die Repräsentationen aller Objekte im Gesichtsfeld verteilt werden kann. Dies impliziert, dass die Elementarmerkmale bereits vor Einsatz der Aufmerksamkeit zu Objekten verknüpft werden. Durch die Verteilung der Aufmerksamkeit werden die Objektrepräsentationen gewichtet. Die Limitierung der Aufmerksamkeitsressource entspricht damit einer Begrenzung der Summe der zu vergebenden Gewichte. Die Gewichtung einer Objektrepräsentation entspricht typischerweise ihrer zeitlichen

Aktivitätszunahme und hängt von der Ähnlichkeit des Objektes und der gespeicherten Zielrepräsentation ab. Nur das über einen Schwellenwert aktivierte Objekt erhält Zugang zur Verhaltenskontrolle (und dem Bewusstsein). In diesen Modellen wird also nur die Gedächtnisrepräsentation des Zielobjektes, nicht die Position, für die Selektion genutzt. Letztere operiert deswegen *parallel* im Raum.

Vorhersagen für die visuelle Suche

Während der Suche werden die Objekte der Anordnung entsprechend ihrer Ähnlichkeit zu höherstufigen Objekten gruppiert⁵. Erst diese höherstufigen Objekte werden parallel mit einer im Kurzzeitgedächtnis gespeicherten Zielbeschreibung verglichen. Wegen der Limitierung der Aufmerksamkeitsressource hängen die Gewichte der einzelnen Objekte und damit die Dauer bis zum Erreichen der Schwelle von der Anzahl der Objekte ab, auf die die Ressource verteilt wird. Mit zunehmender Ähnlichkeit von Ziel und Distraktoren schrumpft der Unterschied ihrer Gewichte und steigt die Dauer bis zum Erreichen der Schwelle an. Folglich steigt auch die RT mit der Anzahl der Objekte an.

Psychophysische und neurophysiologische Studien sprechen tatsächlich für eine Steuerung der visuellen Selektion durch Gedächtnisrepräsentationen (Chelazzi et al., 1993; Downing, 2000; Ploner et al., 2000). Wenn seriell Positionen selektiert würden, ohne dass die Identität der Objekte an diesen Positionen darauf einen Einfluss hätte, sollte die Suche effizienz von der Ähnlichkeit zwischen Zielen und Distraktoren außerdem unabhängig sein. Der Effekt dieser Ähnlichkeit ist ein starkes Indiz für die Beeinflussung der Suche durch parallele Prozesse. Daraus folgt aber nicht, dass die ablaufenden Selektionsprozesse *ausschließlich* parallel operieren.

2.1.3 Hybridmodelle: Lenkung der seriellen durch die parallele Selektion

Allgemeine Architektur

Parallel-serielle Hybridmodelle stellen insofern eine Synthese der beiden dargestellten Modelltypen dar, als hier die Resultate gedächtnisgesteuerter, paralleler Selektionsmechanismen die räumlich serielle Selektion lenken. Diese Lenkung gab dem einflussreichsten Vertreter den Namen: *Guided Search* (Wolfe, 1994). In diesen Modellen wurde das Konzept der topographischen Merkmalskarten und deren

⁵ Die Regeln dieses Organisationsprozesses wurden von den Gestaltpsychologen beschrieben und besitzen auch heute noch Gültigkeit (Rock & Palmer, 1990). Neben der Merkmalsähnlichkeit sind räumliche Nähe, Kontinuität und Symmetrie weitere Kriterien, nach denen das visuelle System räumlich separate Bildelemente zu perzeptuellen Gruppen zusammenfasst.

Kombination zu einer übergeordneten Karte übernommen (Abbildung 2.2).

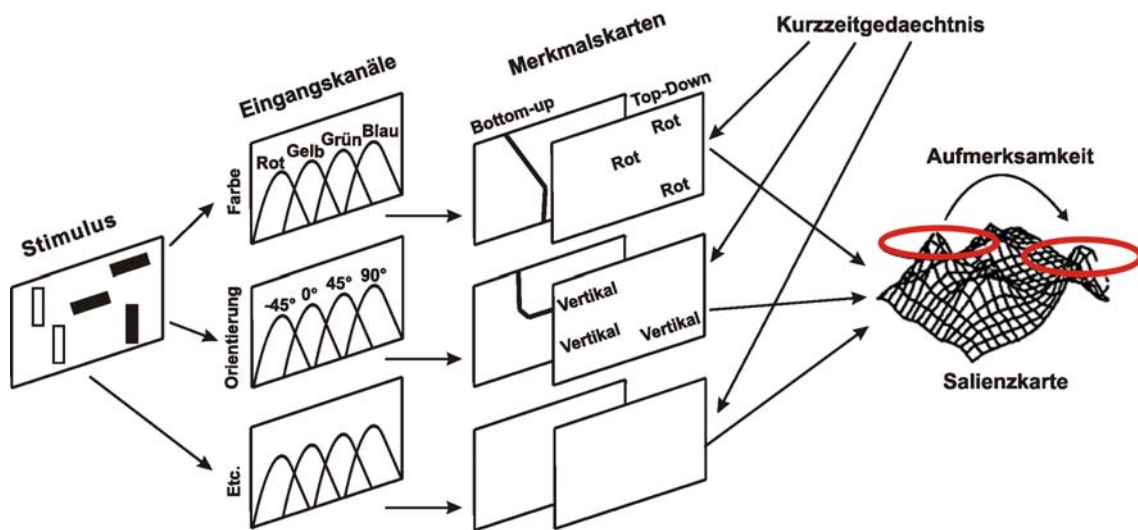


Abbildung 2.2

Allgemeine Architektur von Guided Search 2.0. Erläuterungen im Text. Nach Wolfe (1994).

In einer ersten Stufe werden durch parallele Prozesse für jede Position in jeder Merkmalskarte zwei „Aktivierungswerte“ bestimmt:

1. Ein reizabhängiger „Bottom-Up-Wert“ für den lokalen Aktivitätsgradienten in der Merkmalskarte (kurz: „Merkmalsgradient“).
2. Ein „Top-Down-Wert“, der einer Voraktivierung jener Detektoren entspricht, die auf Merkmale des im Kurzzeitgedächtnis gespeicherten Zieles antworten.

Pro Position werden *innerhalb* jeder Merkmalskarte beide Werte zu einem Gesamtwert und diese Gesamtwerte wiederum *zwischen* den Merkmalskarten aufsummiert. Das Ergebnis ist die „Salienzkarte“⁶: eine topographische Karte merkmalsunabhängiger Aktivierungswerte.

Vorhersagen für die visuelle Suche

Die Funktion der Salienz⁷ ist die effiziente Lenkung der Aufmerksamkeit zur Position des Zielobjektes: In der darauffolgenden seriellen Stufe wandert der Aufmerksamkeitsfokus in der Rangfolge absteigender Salienz über die Anordnung. Der Aufmerksamkeitsfokus „öffnet gleichsam das Tor“ zur Stufe der Objekterkennung, die anschließend durch den Vergleich des selektierten Objektes mit der Zielbeschreibung erfolgen kann. Das Problem der Merkmalsverknüpfung wird hier vielmehr als

⁶ Die Idee der Salienzkarte wurde von Koch & Ullman (1985) eingeführt. In diesem klassisch-seriellen Modell enthielt die Salienzkarte jedoch ausschließlich Bottom-up-Werte; sie wurde in GS durch den Top-Down-Einfluß erweitert. Diese Erweiterung wird durch neuere Befunde zur neurophysiologischen Grundlage visueller Salienz gestützt (s. 3.4.2).

„Begleitprodukt“ der für die Identifikation erforderlichen räumlichen Selektion gelöst; die Ursache der Kapazitätslimitierung der Identifikationsstufe wird hier nicht genauer spezifiziert. Wesentlich ist, dass der Einsatz der Aufmerksamkeit in diesem Modell anders als in der FIT für die Zielidentifikation in *jeder* visuellen Suche notwendig ist, unabhängig davon, ob diese eine Merkmalsverknüpfung voraussetzt oder nicht.

2.1.4 Fazit

Sowohl parallele als auch parallel-serielle Hybridmodelle postulieren also im Gegensatz zu klassischen seriellen Modellen (insbesondere der FIT) keinen qualitativen Unterschied zwischen Merkmalsuche und Verknüpfungssuche, sondern einen kontinuierlichen Übergang zwischen beiden. Sie sind dabei mit neueren psychophysischen Befunden im Einklang. Beide Typen postulieren räumlich parallele, gedächtnisgesteuerte Selektionsmechanismen, die in Hybridmodellen der Lenkung einer *zusätzlichen* räumlich seriellen Stufe der Selektion dienen. Bevor ein Rational entwickelt wird, mit dem neurobiologische Randbedingungen für die Entscheidung zwischen diesen Modellen gewonnen werden können, soll die funktionelle Organisation des visuellen Systems beschrieben werden.

2.2 Das visuelle System: Die Hardware für visuelle Merkmalsextraktion, Organisation und Selektion

2.2.1 Allgemeine Organisation

Der wichtigste Pfad des visuellen Systems reicht von der Netzhaut über das Corpus Geniculatum Laterale (lateral geniculate nucleus, LGN) in den primären visuellen Cortex (V1) und von dort direkt oder indirekt wiederum in ungefähr 30 weitere corticale Areale. Diese sind in Abbildung 2.3 dargestellt. Die Nomenklatur dieser Areale ist uneinheitlich: Sie richtet sich entweder mit fortlaufender Nummer nach der Position im Sehsystem (Vn), nach der zytoarchitektonischen Bezeichnung (Brodmann Areal, BA x) oder nach der anatomischen Lokalisation. Diese Module bilden ein „verteiltes und hierarchisches System“ (Fellemann & Van Essen, 1991). Sie sind also einerseits hierarchisch auf aufeinanderfolgenden Stufen angeordnet (in Abbildung 2.3 von links nach rechts; zum Beispiel V1-V2-V4-TEO-TE), andererseits liegen auf den meisten Hierarchiestufen mehrere Areale nebeneinander, auf die visuelle Information verteilt

⁷ Die Salienz kann auch als ein Maß für die Wahrscheinlichkeit verstanden werden, daß ein Zielobjekt an einer gegebenen Position zu finden ist.

wird (auf der Senkrechten, zum Beispiel PO, V3A, MT, V4).

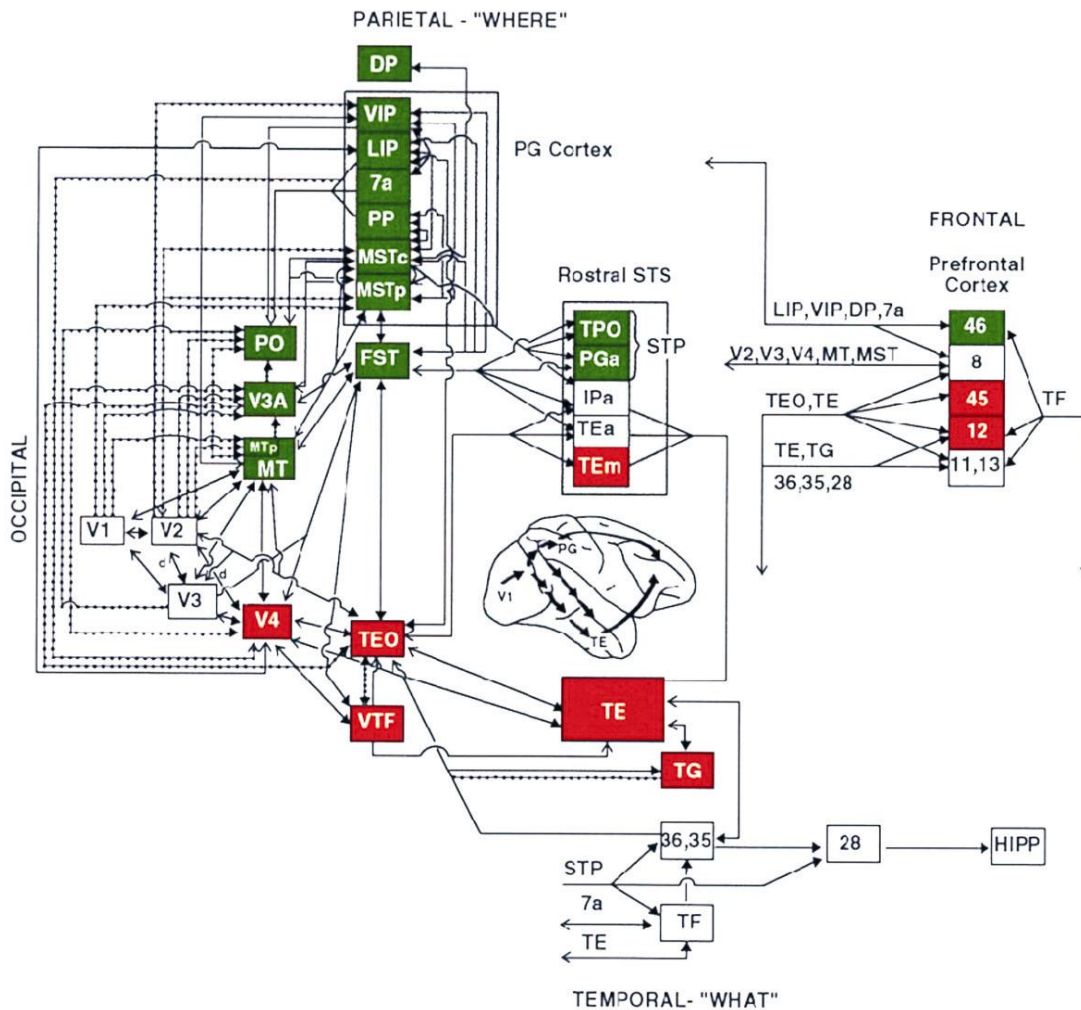


Abbildung 2.3

Das corticale visuelle System des Makaken. Das visuelle System dieser Rhesusaffenart dient als Modell für das des Menschen. Mit bildgebenden Verfahren wurden in den letzten Jahren im menschlichen Gehirn potentielle Analoga eines Teils dieser Areale identifiziert. Aus Ungerleider (1995).

2.2.2 Merkmalsextraktion und –repräsentation

Diese anatomische Ordnung legt nahe, dass mehrere parallele Kanäle Reizinformation jeweils in serieller Weise verarbeiten (Livingstone & Hubel, 1988; Felleman & Van Essen, 1991).

Serielle Verarbeitung

Bereits die Netzhaut enthält ein komplexes neuronales Netzwerk, in dem eine

Umwandlung des Grautonbildes der Photorezeptoren in ein Kontrastbild erfolgt (Tessier-Lavigne, 1991). Diese Repräsentation wird von den Ausgabeelementen der Netzhaut über das LGN nach V1 gesendet. Auf jeder weiteren Stufe des Systems antworten Neuronen auf abstraktere Merkmale als ihre Vorgänger auf der jeweils davor liegenden Stufe (Fellemann & Van Essen, 1991). Mit zunehmender Abstraktion der abgebildeten Reizeigenschaften verlieren die Antworten an räumlicher Selektivität. Die rezeptiven Felder (RFs) der Neuronen im Areal V1 besitzen zum Beispiel einen Durchmesser von ungefähr 1° Sehwinkel und sind zu einer topographischen („retinotopen“) Karte angeordnet: benachbarte Punkte im Gesichtsfeld werden auf benachbarte Neuronen im Cortex projiziert. Eine Vielzahl der V1-Neuronen ist selektiv für Linien bestimmter Orientierung. Die Neuronen des inferioren temporalen Cortex (ITC, Areale: TEO und TE) antworten dagegen selektiv auf Merkmalsverknüpfungen. Diese Antworten sind weitgehend unabhängig von deren Position (Tanaka, 1997).

Parallele Verarbeitung

Bereits in der Retina und dem LGN verarbeiten getrennte Neuronenpopulationen unterschiedliche Reizeigenschaften wie Farbe und Bewegung. Diese parallelen Kanäle setzen sich in getrennten Kompartimenten von V1 und V2 fort (Livingstone & Hubel, 1988). Höhere visuelle Areale weisen dagegen *als Ganze* eine Merkmalspezialisierung auf: Das Areal MT extrahiert weitere Aspekte der Bewegung sowie der räumlichen Tiefe, Areal V4 verarbeitet Form und Farbe (Livingstone & Hubel, 1988; Courtney & Ungerleider, 1997; Tootell et al., 1998a; Wandell, 1999). Jenseits des occipitalen Cortex setzen sich die Kanäle für Farb- und Formverarbeitung in einem temporalen Strom für die Ermittlung der Identität von Objekten fort, der deswegen als „Was-Strom“ (rote Markierungen in Abbildung 2.3) bezeichnet wurde und in das Areal TE projiziert; der Kanal für die Bewegungs- und Tiefenanalyse setzt sich in einem parietalen Strom fort, der Bewegung analysiert, Positionen von Objekten ermittelt und deswegen als „Wo-Strom“ (grüne Markierungen) bezeichnet wurde (Ungerleider & Mishkin, 1982; Ungerleider & Haxby, 1994; Tootell et al., 1998a). Die Antworteigenschaften der Neuronen dieses Pfades sind nicht rein visuell. Vielmehr ist der posteriore parietale Cortex (PPC) ein multimodales Assoziationszentrum, das multiple Repräsentationen des Raumes erzeugt und der Transformation visueller Reize in motorische Handlungen dient; die parietalen Areale LIP und 7a sind insbesondere an der Kontrolle sakkadischer Augenbewegung beteiligt (Andersen & Gnadt, 1989; Andersen, 1995; Colby, 1998;

Colby & Goldberg, 1999).

Konvergenz im präfrontalen Cortex

Beide Pfade konvergieren im **präfrontalen Cortex (PFC)**, insbesondere im frontalen Augenfeld (FEF, BA 45 und 8) (Schall et al., 1995), das ebenfalls der Kontrolle sakkadischer Augenbewegungen dient (Goldberg & Segraves, 1989)⁸. Das besondere Kennzeichen vieler PFC-Neuronen ist, dass sie auch nach dem Verschwinden eines (für sie geeigneten) Reizes anhaltend aktiv sind, wenn dieser Reiz für eine verzögerte Reaktion erinnert wird. Dieses Verhalten scheint eine Grundlage des visuellen Kurzzeitgedächtnisses zu sein (Goldman-Rakic, 1994; Ungerleider et al., 1998) und könnte der Kontrolle visueller Selektionsvorgänge dienen (Desimone & Duncan, 1995; Miller & Cohen, 2001).

2.2.3 Das Bindungsproblem

Weil elementare Objektmerkmale in getrennten Arealen repräsentiert werden und innerhalb der retinotopen Areale jeweils zusammen mit der räumlichen Position, ist das abstrakte Konzept topographischer Merkmalskarten im visuellen System gerechtfertigt. Diese Architektur impliziert, dass ein Objekt nicht in einem einzigen Areal repräsentiert wird, sondern von einem Neuronenverband, der über mehrere Areale verteilt ist und dessen Elemente jeweils für nur einzelne Merkmale des Objektes kodieren (Hinton et al., 1986). Daraus resultiert das sogenannte „Bindungsproblem“ der Objektrepräsentation (von der Malsburg, 1980; Hinton et al., 1986; Crick & Koch, 1990; Singer & Gray, 1995; Treisman, 1996; Engel et al., 1999): Wie werden die über das System verteilten merkmalsselektiven Antworten als zu *einem* Objekt gehörig ausgezeichnet? Dies wird insbesondere bei Anwesenheit mehrerer Objekte in einer visuellen Szene zu einem schwierigen Problem: Wie verhindert das Gehirn, dass die Merkmale des einen fälschlich mit denen eines anderen Objektes verknüpft werden? Zwei Typen der Merkmalsintegration werden dabei häufig unterschieden (Treisman, 1996; Shadlen & Movshon, 1999):

1. Die Integration von Merkmalen über den Raum. Diese Integration *innerhalb* von Merkmalsdimensionen, die nach den von den Gestaltpsychologen beschriebenen Gruppierungsregeln abläuft (Rock & Palmer, 1990).

⁸ Anterior des FEFs scheint die Information in getrennte PFC-Areale zu gelangen – die räumliche Information in die dorsolateralen Areale (BA 46) und die Identitätsinformation in die ventrolateralen Areale (Goldman-Rakic, 1994; Ungerleider et al., 1998). Dieses Konzept der Domänenspezifität wurde jedoch in Frage gestellt (Miller & Cohen, 2001; Rao et al., 1997).

2. Die Integration der an einer Position im Raum vorliegenden Merkmale *über* die unterschiedlichen Merkmalsdimensionen. Diese Integration entspricht dem Prozess der Merkmalsverknüpfung, der nach der FIT durch räumliche Selektion gelöst wird (Treisman & Gelade, 1980).

2.2.4 Rückwärtsverbindungen und visuelle Selektion

Ein wesentliches Charakteristikum des visuellen Systems ist seine Rekurrenz: Der Großteil der Vorwärtsverbindungen vom occipitalen Cortex in die höheren Areale des PPC und PFC findet sein Gegenstück in (überwiegend topographisch geordneten) Rückwärtsverbindungen⁹ (Felleman & Van Essen, 1991), die für die zielgesteuerte visuelle Selektion von Bedeutung sind: In neurobiologischen Aufmerksamkeitsmodellen wird davon ausgegangen, dass außerhalb des der Objekterkennung dienenden occipito-temporalen Stroms gelegene Areale festlegen, welches Objekt in diesem Strom verarbeitet und repräsentiert wird; diese *Kontrolle* üben sie durch Rückkopplung über ihre Verbindungen zu den Strukturen des occipito-temporalen Stroms aus (Desimone & Duncan, 1995; LaBerge, 1995; Lamme & Roelfsema, 1999; Itti & Koch, 2001). Das Ergebnis ist die *Expression* der Aufmerksamkeit im temporalen Cortex, die der Objekterkennung zugrunde liegt (LaBerge, 1995). Wie die im vorigen Abschnitt beschriebenen funktionalen Modelle unterscheiden sich auch diese neurobiologischen Aufmerksamkeitsmodelle durch den postulierten Selektionsmodus während der Suche: Nach der einen Sichtweise erfolgt die Selektion unter der Kontrolle von im PPC (und dem FEF) implementierten Salienzkarten räumlich seriell; sie leistet wie in der FIT auch die Verknüpfung der in den retinotopen Arealen repräsentierten Merkmale (LaBerge, 1995; Itti & Koch, 2001). Das „Biased Competition Model“ postuliert dagegen eine rein parallele Selektion unter der Kontrolle von Gedächtnisrepräsentationen des Zielobjektes im PFC (Desimone & Duncan, 1995). Nach diesem Modell streiten Objekte um ihre Verarbeitung durch das visuelle System. Tatsächlich existiert physiologische Evidenz für eine hemmende Wechselwirkung zwischen Objektrepräsentationen im occipito-temporalen Strom (Desimone, 1998). Die von Neuronen im (ventrolateralen) PFC gespeicherte Zielrepräsentation löst diesen Wettstreit durch *Top-Down-Signale* an jene Neuronen im

⁹Außerdem existieren laterale Verbindungen sowohl *innerhalb* der als auch *zwischen* den Arealen einer Hierarchieebene (Felleman & Van Essen, 1991). Diese Verbindungen liegen vermutlich den Gruppierungsregeln der visuellen Wahrnehmung zugrunde (Lamme & Roelfsema, 1999; Singer & Gray, 1995).

occipito-temporalen Strom auf, die Merkmale dieses Objektes repräsentieren. Diese Signale entsprechen also den abstrakten „Gewichten“ der parallelen Suchmodelle. Die Interaktion zwischen PFC und occipito-temporalen Arealen ist nach diesem Modell hinreichend, um das Ziel zu finden (Desimone & Duncan, 1995; Desimone, 1998), die Einbeziehung des PPC (und FEF) ist deswegen nicht notwendig (Chelazzi, 1999).

Wäre die Beteiligung des PPC und FEF an der Kontrolle räumlicher Selektion gesichert, könnte die Hypothese der räumlich-seriellen Suche auf der neuronalen Ebene durch die Untersuchung ihrer Aktivierung während der Suche getestet werden. Deswegen soll im nächsten Abschnitt die entsprechende Evidenz genauer betrachtet werden. Dies wird der Präzisierung der Fragestellung dieser Arbeit dienen.

2.3 Frontoparietale Kontrolle der visuell-räumlichen Selektion

Die Evidenz für die Beteiligung des PPC und FEF an der Kontrolle visuell-räumlicher Selektion stammt vor allem aus drei Bereichen: Verhaltensuntersuchungen hirngeschädigter Patienten, Mikroelektrodenableitungen bei wachen Affen und nicht-invasive Neurophysiologie, insbesondere fMRT, bei gesunden menschlichen Probanden. Untersuchungen in den drei methodischen Bereichen gewähren aufgrund ihrer spezifischen Vor- und Nachteile *komplementäre* Einsichten in die neuronalen Korrelate kognitiver Prozesse. Die Möglichkeiten und Grenzen jeder dieser Techniken soll zunächst betrachtet werden, bevor auf die experimentellen Befunde eingegangen wird.

2.3.1 Läsionsstudien

Methodische Betrachtungen

In Läsionsstudien können wesentliche Erkenntnisse über die funktionale Rolle einzelner Areale gewonnen werden: Anders als die Mikroelektrodenableitungen und die funktionelle Bildgebung erlaubt die Ermittlung der aus fokalen Hirnläsionen resultierenden Verhaltensdefizite, jene Areale festzulegen, die für den Ablauf eines Prozesses *notwendig* sind. Beim Menschen ist man auf die Untersuchung von Patienten mit umschriebenen Läsionen angewiesen. Die Grenzen dieses Ansatzes bestehen darin, dass natürliche Läsionen in der Regel nicht auf einzelne funktionelle Areale begrenzt sind, Funktionen eines zerstörten Areals häufig von anderen übernommen werden und die abstrakte Prozessarchitektur im Vergleich zum Gesunden umorganisiert sein kann

(Feinberg & Farah, 1997). In jüngeren Studien wurde versucht, mit der transkraniellen Magnetstimulation (TMS) selektiv einzelne Areale des Gehirns gesunder Probanden kurzzeitig zu inaktivieren (Pascual-Leone et al., 2000). An dieser Vorgehensweise gibt es allerdings empirisch begründete Zweifel (Brandt et al., 2001).

Experimentelle Befunde

Die Ergebnisse von Läsionsstudien suggerieren, dass visuell-räumliche Aufmerksamkeit durch ein „Netzwerk“ aus PFC, PPC und subcorticalen Regionen des menschlichen Gehirns kontrolliert wird (Mesulam, 1981; Posner & Petersen, 1990). Patienten mit umschriebenen Schädigungen dieser Regionen leiden häufig am Neglekt-Syndrom: Sie reagieren (bei Intaktheit *elementarer* sensorischer oder motorischer Prozesse) nicht oder stark verzögert auf kontralateral zur Läsion dargebotene Reize (Heilman et al., 1997). Der Neglekt ist generell durch eine Störung der visuellen Exploration gekennzeichnet (Rafal, 1997a). Es wurden Subtypen des Neglekt unterschieden, denen eine dominierende Störung der bewussten Wahrnehmung der Reize (sensorischer Neglekt) oder der Handlungsintention (motorischer Neglekt) zugrunde liegen könnte (Heilman et al., 1997). Tritt beim sensorischen Neglekt das Bewusstseinsdefizit für kontralaterale Reize nur in Anwesenheit konkurrierender ipsilateraler Reize auf, spricht man von „Extinktion“. Sowohl Extinktion als auch gestörte Exploration könnten durch eine Störung der *Abkopplung* der Aufmerksamkeit von Reizen in der ipsilateralen Raumhälfte bedingt sein (Posner & Petersen, 1990; Rafal, 1997a). Sensorischer Neglekt ist am häufigsten mit Läsionen des PPC, insbesondere der Verbindung des inferioren parietalen Lobulus mit dem Temporallappen assoziiert (Rafal & Robertson, 1995; Heilman et al., 1997). Ferner tritt das Neglekt-Syndrom generell häufiger bei rechts- als bei linkshemisphärischen Läsionen auf (Mesulam, 1981; Posner & Petersen, 1990).

Noch aussagekräftiger, wenn auch deutlich seltener, ist ein von Balint (1909) beschriebenes Syndrom, das aus *bilateraler* PPC-Läsion resultiert. Holmes und Horax (1919; s. auch Rafal, 1997b) spezifizierten die Komponenten des Balint-Syndroms: die Unfähigkeit, mehr als ein Objekt zu einem Zeitpunkt wahrzunehmen („Simultanagnosie“) und nach Objekten zu greifen („optische Ataxie“), sowie eine Störung der Okulomotorik und der Tiefenwahrnehmung. Letztere beiden Symptome lassen sich durch die Annahme einer gestörten Raumrepräsentation erklären, die zusammen mit der Simultanagnosie die Hauptkomponente des Syndroms darstellen könnte (Rafal, 1997b). Die genauere Untersuchung eines Patienten mit dem Balint-

Syndrom zeigte, dass seine Fähigkeit eingeschränkt ist, bei (selbst langdauernder) Darbietung verschiedener Objekte deren Merkmale richtig zu verknüpfen (Friedman-Hill et al., 1995) und nach Merkmalsverknüpfungen zu suchen (Robertson et al., 1997). Robertson (1998) folgerte daraus, dass die Raumrepräsentation im PPC Grundlage der räumlichen Selektion ist, welche ihrerseits der Merkmalsverknüpfung im occipito-temporalen Strom dient. Die dem Balint-Syndrom zugrunde liegenden Läsionen erstrecken sich meist vom superioren parietalen Lobulus und intraparietalen Sulkus bis zum occipito-parietalen Übergang. Sie unterscheiden sich somit vom mehr ventral gelegenen anatomischen Substrat des Neglekts (Rafal, 1997b).

2.3.2 Mikroelektrodenableitungen

Methodische Betrachtungen

Die Ableitung der elektrischen Aktivität einzelner Neuronen gestattet, corticale Mechanismen mit der höchsten räumlichen und zeitlichen Auflösung zu verfolgen. Allerdings gewähren diese Messungen immer nur einen Einblick in einen relativ eng begrenzten Ausschnitt der während der Bearbeitung einer kognitiven Aufgabe ablaufenden neuronalen Prozesse. Ferner müssen Annahmen darüber gemacht werden, in welchen Parametern der elektrischen Aktivität Information verschlüsselt ist, um mit den Resultaten von Mikroelektrodenableitungen Aussagen über die Mechanismen der Informationsverarbeitung zu treffen. Diese fundamentale Frage nach dem neuronalen Code ist noch nicht endgültig beantwortet (Koch, 1999). Nach einer traditionellen Sichtweise wird Information durch die mittlere Feuerrate eines Neurons übermittelt. Diese Annahme wurde durch die Beobachtung hoher Korrelationen der Feuerrate sensorischer Neuronen mit der psychophysischen Leistung wacher Affen gestützt (Parker & Newsome, 1998). Sie liegt den in der Folge diskutierten Studien zugrunde. Nach einer neueren Sichtweise ist auch in den Phasenbeziehungen neuronaler Antworten Information verschlüsselt; es ist denkbar, dass der Cortex von verschiedenen Kodierungsstrategien Gebrauch macht (Singer, 1999).

Experimentelle Befunde

Im FEF sowie in parietalen Arealen, insbesondere LIP und BA 7a, lassen sich drei Neuronenpopulationen gemäß ihrer funktionellen Eigenschaften unterscheiden (Andersen & Gnadt, 1989; Goldberg & Segraves, 1989):

- „Visuelle Neuronen“ sind selektiv für die Reizposition.
- „Motorische Neuronen“ sind selektiv für einen bestimmten Sakkadenzielpunkt.
- „Visuomotorische Neuronen“ vereinigen beide Antwortcharakteristika.

Einzelzelleableitungen in diesen Arealen zeigten, dass dort neuronale Antworten auf Reize in der Gesichtsfeldperipherie im Vergleich zur passiven Rezeption der Reize ansteigen, wenn die Reize die Ziele späterer Handlungen sind. Da diese verhaltensbedingte Modulation nicht an die *Ausführung* der Handlung gekoppelt ist, scheint sie den Prozess der visuellen Selektion zu reflektieren (Andersen & Gnadt, 1989; Goldberg & Segraves, 1989; Colby & Goldberg, 1999). Diese Interpretation wird für LIP und das FEF insbesondere dadurch gestützt, dass eine solche Antwortmodulation während einer visuellen Suche bei jenen Neuronen auftritt, in deren RF der gesuchte Zielreiz liegt (Gottlieb et al., 1998; Bichot & Schall, 1999b). Im FEF steigt die Amplitude der Modulation außerdem mit der Ähnlichkeit eines Objektes im RF und dem gesuchten Ziel. Dies ist auch dann der Fall, wenn die folgende Sakkade an eine andere Stelle gelenkt wird (Bichot & Schall, 1999b). Das FEF ist also nicht nur an der Exekution von Sakkaden (Goldberg & Segraves, 1989), sondern auch an der visuellen Selektion beteiligt.

2.3.3 Nicht-invasive Neurophysiologie

Methodische Betrachtungen

Weil mit der fMRT eine Technik der nicht-invasiven Neurophysiologie für die Beantwortung der Fragestellung dieser Arbeit eingesetzt wurde, sollen die Möglichkeiten und Grenzen der verschiedenen Techniken dieses Forschungsbereiches besonders eingehend besprochen werden.

Funktionelle Bildgebung - Auflösungslimitierung

Im Gegensatz zu Mikroelektrodenableitungen erlauben die Verfahren der funktionellen Bildgebung, über den Cortex verteilte Aktivierungsmuster zu erfassen. Dieser Überblick wird allerdings mit einer mäßigen räumlichen und, gemessen an der Zeitskala neuronaler Prozesse, sehr geringen zeitlichen Auflösung erkauft. Dies gilt insbesondere für die **Positronen-Emissions-Tomographie (PET)**. Deren Nachteile bestehen außerdem in der Notwendigkeit der Applikation radioaktiver Substanzen und der deswegen begrenzten Möglichkeit der wiederholten Messung einzelner Probanden. Die meisten fMRT-Techniken nutzen dagegen das Hämoglobin als endogenes Kontrastmittel; dessen

mit MRT messbarer Oxygenierungsgrad hängt von der Aktivität des die Blutgefäße umgebenden neuronalen Parenchyms ab, weswegen diese Technik als „blood oxygenation level dependent“ (BOLD) fMRT bezeichnet wurde (Kwong et al. 1992, Ogawa et al. 1992). Die BOLD-fMRT gestattet eine prinzipiell unbegrenzte Zahl von Messwiederholungen in einzelnen Probanden, was sowohl die Durchführung statistischer Tests auf individueller Ebene als auch individuelle Verlaufsbeobachtungen über längere Zeiträume ermöglicht (Cohen, 1996). Mit klinischen Standardgeräten kann Hirnaktivität mit einer höheren räumlichen (wenige Millimeter) und zeitlichen (wenige Sekunden) Auflösung als mit der PET gemessen werden (Cohen, 1996). Mit der fMRT lassen sich die neuronalen Substrate kognitiver Prozesse im Gehirn individueller Probanden präzise lokalisieren (Posner & Raichle, 1994) und ihre funktionellen Eigenschaften in parametrischen Studien genauer charakterisieren (Wandell, 1999).

Nicht-invasive Elektrophysiologie

Die zeitliche Auflösung der fMRT reicht jedoch ebenfalls nicht aus, um die *Dynamik* der neuronalen Prozesse zu erfassen, die sich im Millisekundenbereich abspielt. Dazu können elektrophysiologische Techniken, insbesondere die **Elektroenzephalographie** (EEG) und die **Magnetoenzephalographie** (MEG) eingesetzt werden, die allerdings eine weitaus geringere räumliche Auflösung aufweisen. Die Kombination dieser Techniken mit der fMRT könnte in der Zukunft das Verständnis der neuronalen Grundlagen kognitiver Prozesse im menschlichen Gehirn wesentlich verbessern (Posner & Raichle, 1994; Posner & Abdullaev, 1996).

fMRT - Schwierigkeiten bei der neurophysiologischen Interpretation

Wäre die quantitative Beziehung zwischen BOLD-Signal und neuronaler Aktivität bekannt, könnte aus fMRT-Resultaten prinzipiell auf die neuronale Populationsaktivität geschlossen werden. Die am häufigsten verwendeten Verfahren der Datenanalyse setzen implizit die Gültigkeit der einfachsten Beziehung voraus, nämlich der linearen Transformation eines neuronalen Signals in das BOLD-Signal (Heeger & Ress, 2002). Verschiedene (indirekte) Tests des linearen Transformationsmodells lieferten positive Resultate (s. Heeger & Ress, 2002, für einen Überblick). Insbesondere war das BOLD-Signal in zwei Untersuchungen am Menschen proportional zur mittleren neuronalen Feuerrate in visuellen Arealen; allerdings wurden die Feuerraten nicht direkt gemessen sondern unter Annahmen berechnet, die zuvor in invasiven Untersuchungen an Affen gewonnen worden waren (Heeger et al., 2000; Rees et al., 2000). Simultane

Mikroelektrodenableitungen und fMRT-Messungen ergaben jedoch eine höhere Korrelation des BOLD-Signals mit dem lokalen Feldpotential (LFP) als mit der mittleren Feuerrate (Logothetis et al., 2001). Das LFP scheint eine gewichtete Summe dendritischer *Input-Signale* zu sein, während die mittlere Feuerrate ein Maß für den neuronalen *Output* ist. Deswegen wurde gefolgert, dass das BOLD-Signal eines Areals eher seinen *Input* als seinen *Output* reflektiert (Logothetis et al., 2001). Weil präsynaptische Elemente überwiegend zu einem Zellkörper im *lokalen* kortikalen Netzwerk zurückverfolgt werden können, sollten *Input* und *Output* in der Regel korreliert sein; sie können aber *prinzipiell* (etwa durch modulatorische Signale aus anderen Arealen) entkoppelt werden (Heeger & Ress, 2002). In diesem Fall würde sich die neurophysiologische Interpretation des BOLD-Signals grundlegend ändern. Außerdem wäre der potentielle lineare Zusammenhang zwischen neuronaler Aktivität und BOLD-Signal nicht mehr gewährleistet: Für die untersuchten Aktivierungsstärken ergab sich in der erwähnten Studie zwar auch eine Proportionalität von LFP und BOLD (Logothetis et al., 2001); allerdings deuteten die Resultate auf eine Abweichung von diesem linearen Zusammenhang bei niedrigeren als den tatsächlich untersuchten Aktivierungsniveaus hin (Heeger & Ress, 2002). Diese Zusammenhänge müssen bei der Interpretation von fMRT-Ergebnissen beachtet werden. Wegen der derzeit bestehenden Unklarheiten wurde in den fMRT-Experimenten der vorliegenden Arbeit auf einen Versuch der Quantifizierung neuronaler Aktivität verzichtet.

Experimentelle Befunde

Zahlreiche PET- und fMRT-Untersuchungen zeigten, dass während verdeckter Aufmerksamkeitsverschiebungen Areale des PFC (insbesondere das FEF) und PPC koaktiviert werden; dieses frontoparietale Aufmerksamkeitsnetzwerk überlappt einer Meta-Analyse (Corbetta, 1998) zufolge mit den während Sakkaden koaktivierten Arealen.

Die genauere Eingrenzung der Rolle des PPC und FEF in der visuellen Selektion verlangt unter anderem Experimente, die eine Beantwortung der Frage zulassen, ob die gemessenen Antwortmodulationen durch Verhaltensaufgaben tatsächlich die *Kontrolle* der visuell-räumlichen Selektion (und nicht ihre *Expression*) reflektieren. Auf nahezu allen Ebenen des occipito-temporalen Stroms wurden Modulationen neuronaler Aktivität durch räumliche Aufmerksamkeit gefunden, die sich qualitativ nicht von den Modulationen im PPC und FEF zu unterscheiden scheinen (Maunsell, 1995; Reynolds

& Desimone, 1999). Ist die Annahme der Kontrolle visuell-räumlicher Selektion durch PPC und FEF demnach haltbar?

Eine fMRT-Studie (Kastner et al., 1999) lieferte dafür kürzlich eine empirische Grundlage. Die fMRT-Antworten auf visuelle Objekte in einem Gesichtsfeldquadranten verschiedener visueller Areale wurden in Abhängigkeit davon bestimmt, ob die Probanden ihre Aufmerksamkeit darauf richteten. Die fMRT-Antwort vieler visueller Areale (insbesondere von V1-V4, vom occipito-temporalen Übergang, vom PPC und FEF) wurde durch Aufmerksamkeit moduliert. In einer weiteren kritischen Bedingung wurde nach der Ausrichtung der Aufmerksamkeit (die durch einen Hinweisreiz instruiert wurde) für ein kurzes Intervall kein Reiz gezeigt, bevor die peripheren Objekte erschienen. Die Aktivität war während dieses Intervalls sowohl im PPC und FEF als auch in den rein visuellen Arealen (V1-V4 und occipito-temporalen Übergang) erhöht. Im PPC und FEF stieg sie allerdings im Gegensatz zu den rein visuellen Arealen mit dem Erscheinen der Objekte nicht weiter an. Dieser Unterschied ist mit der Hypothese konsistent, dass der PPC und das FEF den Aufmerksamkeitsfokus kontrollieren: Weil sie ihn sowohl *vor* als auch *während* des Erscheinens der Objekte in der Peripherie halten, ohne wesentlich an deren Verarbeitung beteiligt zu sein, unterscheidet sich ihre Aktivität während beider Bedingungen nicht.

In den hier besprochenen Studien wurden Aufmerksamkeitsverschiebungen der Probanden durch die Präsentation räumlicher Hinweisreize induziert. Der Vorteil dieses Paradigmas besteht in der guten Kontrollierbarkeit der ablaufenden Selektionsprozesse durch den Experimentator. Andererseits ist das Hinweisreiz-Paradigma insofern relativ weit von den natürlichen Wahrnehmungsbedingungen entfernt, als uns in der Regel nicht mitgeteilt wird, wo im visuellen Feld bald ein interessanter Gegenstand erscheinen könnte. Stattdessen suchen wir im Alltag ständig in komplexen Szenen nach bestimmten Objekten, deren Identität wir kennen, aber deren Position wir nicht vorhersagen können. Die corticalen Areale, welche die visuelle Selektion unter diesen Bedingungen der Suche kontrollieren, wurden bisher nur in wenigen Studien untersucht. Diese Studien sollen im nächsten Kapitel genauer betrachtet werden.

3 FRAGESTELLUNG

Parallele Modelle sagen voraus, dass *ausschließlich* die Gedächtnisrepräsentation des Zielobjektes, die nach dem „Biased Competition Model“ im PFC gespeichert ist, die Selektion in der visuellen Suche kontrolliert. Wenn dagegen in einer räumlich seriellen Stufe Positionen selektiert werden, wie von klassisch seriellen und Hybridmodellen postuliert, müssen auch der PPC und das FEF an den Kontrollprozessen der Suche teilnehmen, weil diese Areale die visuell-räumliche Aufmerksamkeit kontrollieren (s. Abbildung 3.1).

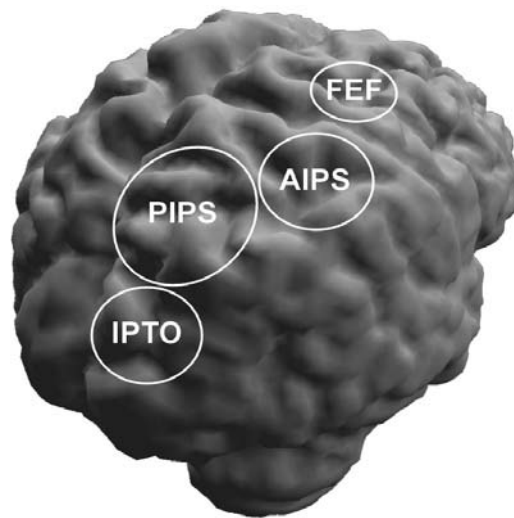


Abbildung 3.1

Das corticale Netzwerk für visuell-räumliche Aufmerksamkeit. FEF, AIPS, PIPS und IPTO sind die wesentlichen Komponenten (Corbetta et al., 1998). Wenn die Hypothese des Einsatzes serieller Verschiebungen der räumlichen Aufmerksamkeit während visueller Suche zutrifft, *müssen* diese vier Regionen dabei koaktiviert werden.

Frage 1: Ist das frontale Augenfeld des Menschen an den verdeckten Selektionsprozessen der zielgerichteten visuellen Suche beteiligt?

Corbetta et al. (1995) zeigten in einer PET-Studie, dass der Blutfluss im PPC des Menschen während einer schwierigen Verknüpfungssuche ansteigt. In diesem Experiment wurde die Aktivität während einer Verknüpfungssuche mit der Aktivität bei passiver Betrachtung der visuellen Anordnungen verglichen. Die Analyse differentieller Aktivierung zwischen beiden Bedingungen wurde auf den PPC beschränkt. Einzelzelleitungen während visueller Suchaufgaben, bei denen die Makaken eine Sakkade zu dem Zielobjekt ausführen sollten, zeigten jedoch, dass sich bestimmte

Neuronen des Makaken-FEF wie die Elemente einer Salienzkarte verhalten (Bichot & Schall, 1999b). In Experiment 1 dieser Arbeit wurde deswegen geprüft, ob auch das menschliche FEF an der Kontrolle der räumlichen Selektion während der visuellen Suche beteiligt ist.

Frage 2: Sind mehrere Subregionen des intraparietalen Sulcus in die Selektionsprozesse der zielgerichteten visuellen Suche involviert?

Der PPC des Makaken enthält eine Reihe unterschiedlicher funktioneller Areale, die in die visuelle Selektion involviert sind (Andersen & Gnadt, 1989; Colby & Goldberg, 1999). Aufgrund der Ähnlichkeit der visuellen Systeme von Mensch und Makaken sollte man auch eine ähnliche Parzellierung des menschlichen PPC erwarten. Corbetta et al. (1995) beobachteten jedoch den Blutflussanstieg während der Verknüpfungssuche in einer einzigen ausgedehnten PPC-Region. Der fehlende Nachweis mehrerer koaktivierter Subregionen könnte durch das geringe räumliche Auflösungsvermögen der PET bedingt sein. Bei einer späteren fMRT-Studie zeigten Corbetta et al. (1998) bei Verwendung des Hinweisreiz-Paradigmas, dass während räumlicher Aufmerksamkeitsverschiebungen drei getrennte Subregionen des intraparietalen Sulcus aktiviert werden: der anteriore (AIPS) und posteriore (PIPS) Anteil des Sulcus sowie seine Verbindung mit dem transversen occipitalen Sulcus (IPTO). In Experiment 1 sollte deswegen getestet werden, ob dieselben Regionen AIPS, PIPS und IPTO auch an den Aufmerksamkeitsprozessen der Verknüpfungssuche partizipieren.

Frage 3: Hängt die Beteiligung des parietalen Cortex an den Selektionsprozessen der zielgerichteten visuellen Suche von der Notwendigkeit der Merkmalsverknüpfung ab?

Nach der klassischen FIT erfordert die Verknüpfungssuche, nicht aber die Merkmalsuche fokale Aufmerksamkeit, weil die Funktion der Aufmerksamkeit in der Merkmalsverknüpfung besteht (Treisman & Gelade, 1980). Die Übertragung dieser Hypothese auf die neuronale Ebene veranlasste verschiedene Autoren zu dem Vorschlag, dass der PPC einen Beitrag zur Merkmalsverknüpfung leistet (Treisman, 1996; Rafal, 1997b; Robertson, 1998; Reynolds & Desimone, 1999; Shadlen & Movshon, 1999).

Bilaterale PPC-Läsionen verursachen tatsächlich eine Störung der Merkmalsverknüpfung (Friedman-Hill et al., 1995) und der Verknüpfungssuche;

effiziente Merkmalssuchen scheinen hingegen nicht von der Intaktheit des PPC abzuhängen (Robertson, 1998). Über dem PPC applizierte TMS-Pulse interferierten bei gesunden Probanden ausschließlich mit einer schwierigen Verknüpfungssuche, nicht jedoch mit einer effizienten Merkmalssuche (Ashbridge et al., 1997). Dasselbe dichotome Muster findet sich auch in den Ergebnissen von Corbetta et al. (1995): Der Blutflussanstieg im PPC gesunder Probanden erfolgte ausschließlich während der Verknüpfungssuche, nicht während effizienter Suchen nach den einzelnen Merkmalen. Selbst wenn der PPC einen notwendigen Beitrag zur Merkmalsverknüpfung liefern sollte, schließt dies aus zwei Gründen nicht aus, dass er auch in die Merkmalssuche involviert ist:

- Zahlreiche psychophysische Resultate implizieren ein Effizienzkontinuum anstelle eines qualitativen Unterschiedes zwischen den Selektionsmechanismen der Merkmals- und Verknüpfungssuche (Wolfe, 1998). Wenn der PPC in der Suche für die räumliche Selektion zuständig ist, sollte er unabhängig von der Notwendigkeit der Merkmalsverknüpfung bei geringer Effizienz der räumlichen Selektion stärker aktiviert werden als bei hoher Effizienz.
- Im Einklang mit parallelen und Hybridmodellen sprechen physiologische Befunde für den Einsatz nicht-räumlicher Selektionsmechanismen in der Suche (Chelazzi et al., 1993; Bichot & Schall, 1999b; Chelazzi et al., 2001). Neuere Ergebnisse aus der funktionellen Bildgebung und der Einzelzellphysiologie suggerieren eine Beteiligung des PPC auch an der nicht-räumlichen Selektion von perzeptuellen Zuständen und/oder Elementarmerkmalen (Kleinschmidt et al., 1998; Le et al., 1998; Lumer et al., 1998; Sereno & Maunsell, 1998; Wojciulik & Kanwisher, 1999). Der PPC könnte folglich während Merkmalssuchen auch an den räumlich parallelen Selektionsmechanismen teilnehmen.

Die in früheren Studien (Corbetta et al., 1995; Ashbridge et al., 1997; Robertson et al., 1997) demonstrierte fehlende PPC-Beteiligung an der Merkmalssuche könnte durch die durchweg geringe Schwierigkeit der hier verwendeten Suchaufgaben und nicht durch die Abwesenheit der Merkmalsverknüpfung bedingt sein. Wegen der geringen Schwierigkeit dürften die Anforderungen an die Selektionsmechanismen (und damit den PPC) gering gewesen sein. In Experiment 2 dieser Arbeit sollten deswegen die Aktivierungen bei einer Verknüpfungs- und Merkmalssuche gleicher Schwierigkeit verglichen werden.

4 ALLGEMEINE METHODE

4.1 Grundlagen

4.1.1 Psychophysik: Zusammenhang von Reaktionszeit und Genauigkeit

RT-Experimenten liegt die Annahme zugrunde, dass kognitive Prozesse durch ihren Zeitverlauf charakterisiert sind¹⁰. Der Proband wird instruiert, einen Reiz mit höchster Genauigkeit so schnell wie möglich zu beantworten. Folglich sollte die RT der minimalen Latenz zwischen dem Erscheinen des Reizes und einer *korrekten* Antwort entsprechen. Diese Definition wird in der Praxis dadurch verletzt, dass Probanden gelegentlich Fehler machen. Die Interpretation von RTs setzt deswegen die Kenntnis des Zusammenhanges von Reaktionszeit und Genauigkeit voraus (Pachella, 1974).

Das Auftreten von Fehlern wird mit der Annahme erklärt, dass der Proband einen Kompromiss zwischen Geschwindigkeit und Genauigkeit findet. Die Variabilität der Fehler zwischen Probanden wird der Variabilität dieses Kompromisses zugeschrieben. Gleichung (1) ist die einfachste (aus empirischen Untersuchungen gewonnenen) mathematische Beschreibung des Zusammenhangs zwischen Genauigkeit und Geschwindigkeit:

$$RT = a + b \log (\text{Genauigkeit} / \text{Fehlerhäufigkeit}), \quad (1)$$

wobei $a \equiv$ Latenz der einfachen Reaktion (ohne Unterscheidung der Reize) und $\text{Genauigkeit} \equiv 1 - \text{Fehlerhäufigkeit}$. Komplexere Beschreibungen dieses Zusammenhangs bauen auf Gleichung (1) auf (Welford, 1980).

Man kann zeigen, dass der logarithmische Term in (1) linear von der Informationsmenge (in bit) abhängt, die die Antwort der VP über den gezeigten Reiz vermittelt (Welford, 1980). Damit entspricht b^{-1} der Kapazität des kognitiven Systems (in bit s^{-1}). b^{-1} ist ein eindeutiges Maß für die psychophysische Leistung, denn sie ist unabhängig von dem aktuellen „Geschwindigkeits-Genauigkeits-Kompromiss“. Das Ziel psychophysischer Experimente ist es, Aufgabenparameter zu identifizieren, welche b^{-1} beeinflussen. Die Kapazität b^{-1} kann natürlich nicht direkt gemessen werden. In RT-Experimenten wird dazu typischerweise aus RT-Unterschieden zwischen Aufgaben auf Unterschiede von b^{-1} geschlossen. Dieser Schluss ist nach (1) jedoch nur dann zulässig,

¹⁰ Diese Annahme war keineswegs immer selbstverständlich (Posner & Abdullaev, 1996).

wenn die Fehlerhäufigkeit in beiden Aufgaben annähernd gleich ist, was vor der Analyse von RT-Unterschieden geprüft werden sollte (Pachella, 1974).

Bei der Kombination von RT-Messungen mit der funktionellen Bildgebung kommt Fehlern eine weitere wichtige Bedeutung als konfundierender Faktor zu. Ziel dieser Kombination ist die Identifikation von mit RT-Unterschieden korrelierten Aktivitätsunterschieden im Gehirn. Fehler (oder die häufig mit Fehlern assoziierten Antwortkonflikte) induzieren Prozesse, die ihrerseits mit der Aktivierung neuronaler Strukturen einhergehen (Dehaene *et al.*, 1994; Carter *et al.*, 1998). Werden RT-Differenzen während einer Aktivierungsmessung von Fehlerunterschieden begleitet, können potentielle Aktivitätsunterschiede nicht eindeutig dem in der RT-Differenz reflektierten kognitiven Prozess zugeordnet werden, den es zu untersuchen gilt.

Schließlich ist auch die absolute Fehlerhäufigkeit für die Ergebnisinterpretation von Bedeutung. Weil Fehler-Durchgänge die Definition der RT verletzen, werden sie gewöhnlich von der Datenanalyse ausgeschlossen. Eine hohe Fehlerquote schränkt die Aussagekraft der übrigen RTs aus korrekt beantworteten Durchgängen ein: Diese wären zum Beispiel bei einer Ratestrategie ausschließlich Zufallstreffer, und die RTs würden nichts über b^{-1} aussagen (Pachella, 1974). Um diese Unsicherheit zu minimieren, wird in RT-Experimenten eine Genauigkeit von mindestens 90% angestrebt, die durch Übung der Probanden erreicht werden kann.

4.1.2 FMRT: Grundlagen des Signals

4.1.2.1 Physiologische Grundlagen

Allen funktionell bildgebenden Verfahren liegt eine zeitliche und räumliche Kopplung von neuronaler Aktivität, metabolischer Aktivität und Durchblutungsparametern (Blutfluß und -volumen) im Cortex zugrunde (Villringer & Dirnagl 1995). Zwei Annahmen über den Kopplungsmechanismus sind empirisch hinreichend gestützt (Heeger & Ress, 2002):

- Der regionale zerebrale Blutfluss ist an den metabolischen Bedarf gekoppelt.
- Der metabolische Bedarf wird vorwiegend durch synaptische Aktivität bestimmt.

Damit sind auch Blutfluss und synaptische Aktivität gekoppelt. Unklar ist dagegen, welcher elektrophysiologische Parameter die synaptische Aktivität am stärksten bestimmt und welche Signalkaskaden der Kopplung zugrunde liegen (Heeger & Ress, 2002).

Das derzeit vorwiegend angewandte fMRT-Verfahren bezeichnet man als „blood oxygenation level dependent“ (BOLD) (Kwong et al. 1992, Ogawa et al. 1992), weil es auf dem Phänomen der regionalen Überkompensation des Sauerstoffverbrauchs durch den Blutfluss infolge neuronaler Aktivierung (Fox & Raichle, 1986) basiert. Die Folge dieser Überkompensation ist eine Verschiebung des Konzentrationsverhältnisses von oxygeniertem Hämoglobin (HbO_2) und desoxygeniertem Hämoglobin (Hb) zugunsten des HbO_2 .

4.1.2.2 Physikalische Grundlagen

Die allgemeinen physikalischen Grundlagen der MRT liegen jenseits des Fokus dieser Arbeit. Hier werden nur die für das Verständnis der BOLD-fMRT notwendigen Prinzipien erklärt. Für eine umfassendere Darstellung sei auf Cohen (1996) verwiesen.

Wird eine Probe in ein externes Magnetfeld gebracht, baut sich eine makroskopische Magnetisierung auf. Diese kann durch einen elektromagnetischen Hochfrequenzimpuls in die zum externen Magnetfeld orthogonale Ebene „gekippt“ werden. Die Magnetisierung in dieser Ebene bezeichnet man als „transversale Magnetisierung“ M_{xy} . Sie wird mit einer Spule empfangen und bildet das in der MRT gemessene Signal. M_{xy} relaxiert nach der Applikation des Hochfrequenzimpulses exponentiell:

$$M_{xy}(t) = M_0 e \exp(-t / T_2^*), \quad (2)$$

wobei M_0 die Ausgangsmagnetisierung nach dem Hochfrequenzimpuls in der Transversalebene und T_2^* die Zeitkonstante der Relaxation ist. T_2^* nimmt mit zunehmender magnetischer Inhomogenität einer Probe ab. Ihr MRT-Signal relaxiert damit schneller.

Die BOLD-fMRT nutzt das Hämoglobin als „endogenes Kontrastmittel“: Hb und HbO_2 unterscheiden sich geringfügig in ihrer magnetischen Suszeptibilität: HbO_2 ist diamagnetisch, Hb ist paramagnetisch, also leicht magnetisierbar. Die Hb-Moleküle erzeugen in einem äußeren Magnetfeld folglich lokale Inhomogenitäten des Magnetfeldes. Deswegen sollte das T_2^* einer Probe, die überwiegend Hb enthält, kleiner sein als das einer Probe mit überwiegend HbO_2 ; das MR-Signal der ersteren sollte damit schneller abfallen. Dies konnte experimentell bestätigt werden (Thulborn et al., 1982).

Im aktivierten Cortex reduziert die regionale Vermehrung von HbO_2 den Suszeptibilitätsgradienten zwischen den Kapillaren und dem umgebenden diamagnetischen Nervengewebe. Dadurch nimmt die Magnetfeldhomogenität und mit ihr T_2^* lokal zu, die Relaxation wird verlangsamt, und das Signal steigt im Vergleich zu

einer Ruhephase an. Dieser Anstieg entspricht dem BOLD-Signal. Werden mit geeigneten Pulsfolgen Zeitserien von MRT-Bildern während mehrerer Reiz- und Ruhephasen aufgenommen, können mittels statistischer Subtraktionsverfahren die aktivierten Regionen in dem Datensatz lokalisiert werden. Aus dem Gesagten folgt, dass die BOLD-fMRT zwei wesentliche Bedingungen an die verwendeten Pulsfolgen stellt:

- Die Möglichkeit mehrfacher Messwiederholungen in kurzen Zeitabständen.
- Die Sensitivität für T_2^* .

Beide Bedingungen werden durch die in dieser Arbeit angewandte Methode des „Echoplanar Imaging“ (EPI) erfüllt (Mansfield, 1977).

4.1.3 Grundlagen der Datenanalyse

In diesem Abschnitt werden zwei für die Analyse von fMRT-Daten wesentliche mathematische Verfahren beschrieben.

4.1.3.1 Faltung

Die Faltung eines Signals $x(t)$ mit einer Kernfunktion $g(t)$ ist durch

$$y(t) = x(t) * g(t) = \int_{-\infty}^{\infty} x(\tau) g(t - \tau) d\tau, \quad (3)$$

definiert. In der fMRT ist diese Operation einerseits für die Vorverarbeitung („Glättung“) des Signals, andererseits für die Modellierung seines Zusammenhanges mit der neuronalen Aktivität (s. Abschnitt 2.3.1) von Bedeutung.

Bedeutung für die Signalverarbeitung

Bei der Faltung im Rahmen der Signalverarbeitung ist der Kern des Faltungsintegrals häufig durch die Gauss-Funktion $g(t) = e^{-t^2 / 2\sigma^2}$ gegeben. Zur Charakterisierung der „Breite“ von $g(t)$ wird anstelle von σ üblicherweise die Halbwertsbreite (*full width at half maximum*, FWHM) angegeben. In der Praxis der fMRT ist aufgrund der durch die Abtastung bedingten Diskretisierung nicht $x_j(t)$, sondern das diskrete Signal $x_j(i)$ mit den Messzeitpunkten i gegeben. Aus Gleichung (3) wird somit

$$y_j(i) = x_j(i) * g(i) = \sum_k x_j(k) g(i - k). \quad (4)$$

Bedeutung für das hämodynamische Transformationsmodell

Ist die hämodynamische Transformation von neuronaler Aktivität zum BOLD-Signal linear, wird sie vollständig durch die Kernfunktion $g(t)$ des Faltungsintegrals in

Gleichung (3) beschrieben. Weil $g(t)$ allgemein der Antwort (dem *Output*) eines linearen Systems auf ein impulsförmiges Inputsignal entspricht, bezeichnet man sie als Impulsantwortfunktion. Der *Output* $y(t)$ des Systems auf jeden beliebigen *Input* $x(t)$ lässt sich also bei Kenntnis von $g(t)$ nach Gleichung (3) berechnen. Unter Gültigkeit des linearen Transformationsmodells lässt sich demnach auch das BOLD-Signal durch die Faltung des neuronalen Signals mit der hämodynamischen Impulsantwortfunktion bestimmen (Heeger & Ress, 2002).

4.1.3.2 Das Allgemeine Lineare Modell

Im ersten Schritt der Analyse von fMRT-Datensätzen soll die Hypothese getestet werden, dass die Experimentalbedingung (bzw. mehrere Experimentalbedingungen) relativ zur Kontrollbedingung das MR-Signal in einer Gehirnregion modulieren. Dazu werden „statistische Karten“ der Gehirnaktivierung berechnet (Friston, 1996). Diese Berechnung basiert auf einer Erweiterung des allgemeinen linearen Modells (*general linear model*, GLM) der Statistik (Draper & Smith, 1998) auf einen räumlich ausgedehnten statistischen Prozeß: Das MR-Signal aller Voxel im Gehirn (Friston, 1996).

Sei y_{ij} das MRT-Signal des Voxels j in der Messwiederholung i . Dann ist das GLM für y_{ij} durch folgende multivariate Regressionsgleichung gegeben:

$$y_{ij} = g_{i1}\beta_{1j} + g_{i2}\beta_{2j} + \dots + g_{iK}\beta_{Kj} + e_{ij}. \quad (5)$$

Die Koeffizienten g_{ik} (mit $k = 1, \dots, K$) bilden K Spaltenvektoren, die den Signalverlauf nach den Hypothesen des Experimentators vorhersagen. Sie heißen deswegen Prädiktoren. In das Modell werden Prädiktoren für die Effekte der experimentellen Faktoren (*effects of interest*) und solche für die Effekte mitbedingender Faktoren (*confounders*) aufgenommen. Das Modell besitzt K unbekannte Parameter β für jeden Voxel j , die durch Minimierung der Fehler e_{ij} bestimmt wird. Dazu formulieren wir Gleichung (6) in Matrixschreibweise:

$$\mathbf{Y} = \mathbf{G}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{e}. \quad (6)$$

\mathbf{Y} ist die fMRT-Datenmatrix; sie besitzt eine Spalte für jeden Voxel und eine Zeile für jede Messwiederholung. Die „*Designmatrix*“ \mathbf{G} besteht aus den Koeffizienten g_{ik} . Der Aufbau von \mathbf{G} ist von zentraler Bedeutung und wird für die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Experimenten im Abschnitt 4.4.4.2 beschrieben. $\boldsymbol{\beta}$ ist die Parametermatrix mit Spaltenvektoren b_j für die K Parameter des Voxels j . Zur Lösung von Gleichung (5) wird die Methode der kleinsten Quadrate verwendet. Daraus

resultiert die Matrix \mathbf{b} der Schätzer für die Parameter in β :

$$\mathbf{b} = (\mathbf{G}'\mathbf{G})^{-1}\mathbf{G}'\mathbf{Y}, \quad (7)$$

wobei \mathbf{G}' der Transposition von \mathbf{G} und $(\mathbf{G}'\mathbf{G})^{-1}$ der Inversion von $\mathbf{G}'\mathbf{G}$ entspricht. Aus \mathbf{b} kann für jedes Voxel j der Determinationskoeffizient R_j^2 bestimmt werden, der die Güte des gesamten Modells quantifiziert: R_j^2 entspricht dem Anteil der von \mathbf{G} vorhergesagten Varianz von y_{ij} an der Gesamtvarianz von y_{ij} . R_j entspricht dem multiplen Korrelationskoeffizienten. Anschließend wird der Varianzanteil von y_{ij} berechnet, der allein durch jene Prädiktoren erklärt wird, die Faktoren des Experiments modellieren. Sie heißen deswegen Prädiktoren für die „Effekte von Interesse“. Die Signifikanz dieses prädiktorspezifischen R_j^2 kann mit folgendem F-Test geprüft werden:

$$F_j = [R_j^2 (N - K - 1)] / [(1 - R_j^2) K], \quad (8)$$

wobei N die Anzahl der Messwiederholungen und K die Anzahl der Prädiktoren ist (in diesem Fall ist $K = 1$). Anschließend wird die dem F_j Wert zugeordnete Wahrscheinlichkeit P der Nullhypothese bestimmt, dass die entsprechende Experimentalbedingung *keinen* Einfluss auf die Varianz von y_{ij} ausübt.

In einem zweiten Schritt kann bestimmt werden, welche von zwei experimentellen Bedingungen das fMRT-Signal in einer Gehirnregionen *stärker* moduliert. Dazu werden die Determinationskoeffizienten verschiedener Prädiktoren (also ihre Beiträge zur Varianzaufklärung von y_{ij}) „kontrastiert“ (s. Friston, 1996, für Details). Beide Schritte wurden bei der Analyse der fMRT-Daten dieser Arbeit verwendet.

4.2 Probanden

Acht Probanden nahmen an allen Experimenten dieser Arbeit mit Ausnahme des psychophysischen Kontrollexperimentes 1 teil.

4.2.1 Begründung der Probandenzahl

Probandenzahlen zwischen drei und zehn sind in fMRT-Studien der funktionellen Neuroanatomie kognitiver Prozesse üblich. Friston et al. (1999) lieferten eine statistische Begründung dafür, dass sie hinreicht, um Schlüsse über die *typische* funktionelle Neuroanatomie (im Gegensatz zu *quantitativen* Schlüssen über Unterschiede der Aktivierbarkeit von Arealen zwischen unterschiedlichen Populationen) zu ziehen.

Dabei muss betont werden, dass der Vorteil der fMRT gegenüber anderen funktionellbildgebenden Verfahren gerade darin besteht, dass die Aktivierung von Hirnregionen

innerhalb von Probanden getestet werden kann. Dies setzt jedoch eine große Anzahl von Messwiederholungen bei jedem einzelnen Probanden voraus (s. z.B. Abschnitt 5.3.1.3). Der Datenanalyse werden dann die einzelnen innerhalb von Probanden erhobenen Messwerte, nicht deren Mittelwerte zugrunde gelegt (s. Abschnitt 4.1.3.2). Sollen darüber hinaus Aktivierungsmuster zwischen mehreren experimentellen Paradigmen und Kontrollexperimenten in den gleichen individuellen Gehirnen verglichen werden, was in dieser Arbeit beabsichtigt war, muss jeder Proband an entsprechend vielen unterschiedlichen experimentellen Sitzungen teilnehmen. Schließlich steigt die Aussagekraft von fMRT-Studien auch mit der Präzision der individuellen Neuroanatomie, die wiederum eigene anatomische Messungen an den Probanden erfordert (s. Abschnitte 4.4.2.2 und 4.4.4.4).

4.2.2 Charakterisierung der Probanden

Die Probanden waren männliche Studenten der Humboldt-Universität im Alter zwischen 23 und 30 Jahren (Kürzel: GS, FO, JB, JS, SS, TD, TK, TS). Keiner von ihnen hatte in der Vergangenheit psychiatrische oder neurologische Erkrankungen. Die Sehschärfe war bei allen für den Bildabstand von 20 *cm* im Magneten ausreichend (Refraktion > -4 *dpt*). Das Farbsehvermögen aller Probanden war subjektiv ungestört. Mit Ausnahme von TD war kein Proband über den Zweck der Experimente informiert. Alle Probanden wurden aber zuvor über den Ablauf der Experimente aufgeklärt und gaben ihre Einwilligung. Sie wurden für ihre Mitarbeit bezahlt. Alle Experimente dieser Arbeit wurden in Übereinstimmung mit der Deklaration von Helsinki durchgeführt.

4.3 Psychophysik

4.3.1 Paradigma, Reize und Suchaufgaben

4.3.1.1 Allgemeines Paradigma

In den Experimenten dieser Arbeit sollte das visuelle Suchparadigma den Erfordernissen der fMRT angepasst werden. Dabei war der Ausschluss explorativer Augenbewegungen besonders wichtig: Es sollte sichergestellt werden, dass in der fMRT die neuronalen Korrelate der visuellen Selektion gemessen wurden und nicht deren Verhaltensresultate in Form von Sakkaden zu den selektierten Objekten.

Im „klassischen“ Suchparadigma werden die Suchanordnungen bis zur Antwort des Probanden dargeboten und die RT gemessen. In dem alternativen

„Genauigkeitsparadigma“ folgt der Darbietung der Anordnung dagegen nach einer kurzen Latenz, der *stimulus onset asynchrony* (SOA), die Darbietung einer Maske, die die Suche beendet; auf diese Weise wird der Einsatz von Augenbewegungen verhindert (Sagi & Julesz, 1985; Braun & Julesz, 1998; Wolfe, 1998). Liegt die SOA unter der mittleren sakkadischen RT (180 - 220 ms; *SD*: 25 - 50 ms) (Becker, 1989), können Probanden nicht von Sakkaden profitieren. Die SOA wird im Experiment variiert und die Genauigkeit als Funktion der SOA dargestellt.

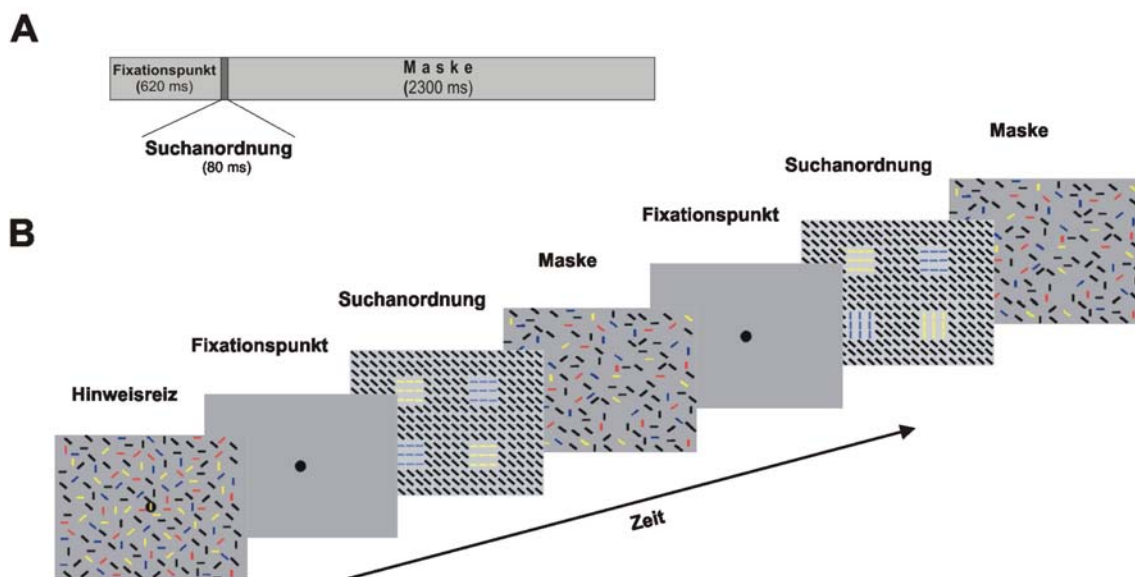


Abbildung 4.1

Allgemeines Paradigma. **A** Zeitverlauf eines Durchgangs. **B** Visuelle Reize. Jedem Aufgabenblock geht ein Hinweisreiz als Instruktion voraus. Erläuterungen im Text.

Das in dieser Arbeit verwendete allgemeine Paradigma ist in Abbildung 4.1 dargestellt. Es handelt sich dabei um eine Synthese des Genauigkeits- und des klassischen RT-Paradigmas, die den Erfordernissen der fMRT-Messungen gerecht wurde. Eine kurze Präsentationsdauer der Suchanordnungen sollte das Auftreten explorativer Augenbewegungen minimieren. Die im Genauigkeitsparadigma erforderliche individuelle Anpassung der SOA zwischen Anordnung und Maske ist eine aufwendige psychophysische Prozedur (s. z.B. Braun & Julesz, 1998), die im Kontext der fMRT-Messungen kaum durchführbar ist. Stattdessen wurde eine schwächere Maske präsentiert und wie im klassischen Paradigma die RT als abhängiges Maß verwendet. Dieses Vorgehen basiert auf der Tatsache, dass die interne Repräsentation der Suchanordnung, auf der die Suche abläuft, auch nach dem Verschwinden des Reizes

Bestand hat (Coltheart, 1997): Die Maske beendet hier also die Suche nicht, sondern beschleunigt lediglich den Zerfall der der Suche zugrunde liegenden Stimulusrepräsentation. Die Präsentation der Maske war somit (anders als im Genauigkeitsparadigma) nicht essentiell, sondern erhöhte lediglich den Druck auf die Probanden, die Suche schnell durchzuführen.

Die Dauer eines Durchgangs betrug 3000 *ms*. Er bestand aus der Abfolge: Fixationsreiz (Dauer: 620 *ms*), Suchanordnung (Dauer: 80 *ms*), Maske (Dauer: 2300 *ms*). Die Darbietungsdauer der Suchanordnung wurde derart gewählt, dass sie deutlich unter der sakkadischen RT liegt (s.o.). Die Reize wurden von einem PC durch eine S-VGA-Karte generiert (Auflösung: 800 x 600 Pixel). Sie wurden durch eine von A. Kettermann (Institut für Psychologie, TU Berlin) an die Erfordernisse der Experimente angepasste Version des *RTGRAF Software-Tachistoskopes* (Diesch, 1994) präsentiert.

4.3.1.2 Reize

Die in den Suchaufgaben dargebotenen visuellen Reize sind in Abbildung 4.1 B exemplarisch dargestellt.

Fixationsreiz: Ein in der Mitte der Anzeige positionierter schwarzer Kreis (Luminanz: 4,1 cd/m^2) auf einem für alle Reize konstanten, homogenen und grauen Hintergrund (Luminanz: 6,8 cd/m^2) bildete den Fixationsreiz.

Suchanordnung: Bei der Konstruktion der Suchanordnung wurde die Fläche des Bildschirms in 21 x 16 gleichgroße quadratische Zellen unterteilt. Jede Zelle wurde mit einem links-diagonalen (-45°), achromatischen Balken besetzt (Länge $3,3^\circ$; Breite: $0,7^\circ$; Interbalkenabstand: $1,9^\circ$; Luminanz: 4,1 cd/m^2). In jedem Quadranten ersetzte ein quadratisches Bündel aus 3 x 3 farbigen Balken die entsprechenden achromatischen Balken. Die farbigen Balken waren entweder gelb oder blau und entweder vertikal (0°) oder horizontal (90°). Die Luminanz der gelben Balken betrug 193 cd/m^2 , die Luminanz der blauen Balken 14,3 cd/m^2 . Die Zuordnung unterschiedlicher Luminanzen zu den Farben wird in Abschnitt 4.3.1.5 begründet. Der Mittelpunkt der Bündel lag im Schnittpunkt der Bildschirmdiagonalen mit einem imaginären Kreis von 7° Radius. Die Diagonale jedes Bündels überspannte einen Winkel von 7° .

Maske: Die Maske bestand aus einer Anordnung gelber, blauer oder roter Balken der Orientierung -45° , 0° , 45° oder 90° . Die Verteilung der Merkmale auf die Balken erfolgte mit der Einschränkung zufällig, dass jedes Merkmal in jedem Quadranten annähernd gleich häufig vorkam. Die mittlere Raumfrequenz der Maske war annähernd

so hoch wie die der Suchanordnung. Pilotexperimente hatten gezeigt, dass Probanden bei Verwendung dieser Maske in der Lage sind, die Suchaufgaben mit hinreichender Genauigkeit durchzuführen.

4.3.1.3 „Objekte“ der Suchanordnung: Kontrolle der perzeptuellen Gruppierung

Zahlreiche Autoren stimmen in der Ansicht überein, dass in der visuellen Suche nicht einzelne Elemente, sondern Gruppen dieser Elemente als Ganzes selektiert werden (Duncan & Humphreys, 1989; Grossberg et al., 1994; Driver & Baylis, 1998; Wolfe, 1998). Anders als in den meisten veröffentlichten Studien der visuellen Suche (Wolfe, 1998) sollte deswegen in den hier verwendeten Suchaufgaben die perzeptuelle Gruppierung durch den Stimulus kontrolliert werden. Dies geschah durch die Bündelung der farbigen Balken. Weil Orientierung und Farbe der Balken *innerhalb* jedes Bündels identisch waren, kann davon ausgegangen werden, dass das visuelle System die Bündel nach dem Gestaltkriterium der Ähnlichkeit (Rock & Palmer, 1990) zu perzeptuellen Gruppen zusammenfasst. In der Folge wird deshalb jedes Bündel mit einem „Objekt“ der visuellen Suche gleichgesetzt¹¹.

In allen Aufgaben erschien in einem Gesichtsfeldquadranten höchstens ein Objekt; die Objektanzahl in der gesamten Anordnung betrug höchstens *vier*. Während der psychophysischen Validierung der Suchaufgaben (s. Abschnitt 5.1) wurde die Objektanzahl zwischen *eins*, *drei* und *vier* (mit jeweils zufälliger Verteilung der Objekte auf die Quadranten) variiert. In den fMRT-Experimenten sollten die Effekte der Objektanzahl nicht untersucht werden. Hier wurde die Objektanzahl deswegen bei *vier* konstant gehalten.

4.3.1.4 Suchaufgaben

Die Experimentalbedingung im fMRT-Experiment 1 war eine Verknüpfungssuche (VS) und die Experimentalbedingung im fMRT-Experiment 2 eine schwierige Merkmalsuche (SMS). In beiden Experimenten diente dieselbe einfache Merkmalsuche (EMS) als Kontrollbedingung (s. Abbildung 4.2).

In VS sollten die Probanden nach einem Bündel aus vertikalen *und* gelben Balken suchen. Orientierung und Farbe sind psychophysischen und physiologischen Studien zufolge eindeutig visuelle Elementarmerkmale (Felleman & Van Essen, 1991; Wolfe,

¹¹ Die Mechanismen der perzeptuellen Gruppierung und ihrer Interaktion mit den Mechanismen der visuellen Selektion sind der Gegenstand aktueller Untersuchungen des Autors sein.

1998). Ihre Verknüpfung sollte für das visuelle System folglich ein Bindungsproblem darstellen. In EMS sollten die Probanden nach einem Bündel aus gelben Balken, in SMS nach einem Bündel aus vertikalen Balken suchen. Anders als in VS konnte das Ziel innerhalb der Einzelmerkmalsbedingungen EMS und SMS zwei unterschiedliche physikalische Realisierungen aufweisen: Es konnte in EMS vertikal oder horizontal sein und in SMS gelb oder blau. In allen Aufgabenbedingungen wurde aber in jedem Durchgang höchstens ein Ziel dargeboten.

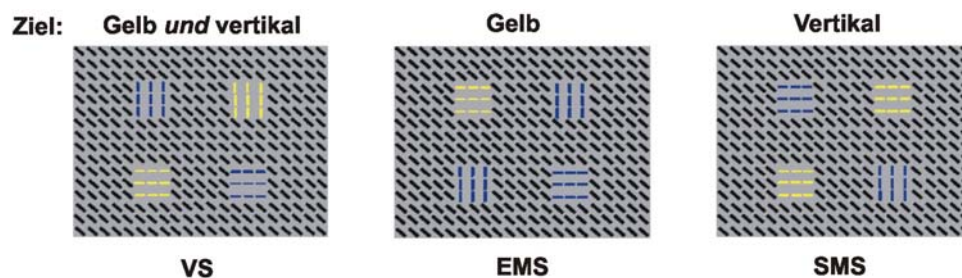


Abbildung 4.2

Suchaufgaben. Exemplarische Suchanordnungen der Bedingungen VS, EMS und SMS in „Ziel-anwesend-Durchgängen“.

Die Aufgaben waren in aus mehreren Durchgängen einer Bedingung bestehenden Blöcken angeordnet. Zu Beginn jedes Aufgabenblocks wurde ein visueller Hinweisreiz vor dem Hintergrund der Maske präsentiert, der die folgende Aufgabenbedingung spezifizierte (s. Abbildung 4.1 B). Die Ziele erschienen prinzipiell in allen Experimenten jeweils in zufälliger Reihenfolge, an zufälliger Position und in 50% der Durchgänge. Geringe Einschränkungen der vollständigen Randomisierung resultierten daraus, dass es während der fMRT-Experimente notwendig war, die Aufgaben in multiplen alternierenden Blöcken von jeweils nur acht Durchgängen durchzuführen. Die Lösung der sich daraus ergebenden Randomisierungsprobleme werden an entsprechender Stelle beschrieben (s. Kapitel 5). Die Probanden wurden instruiert, in allen Bedingungen die Bildmitte zu fixieren und mit einem manuellen Schalter zu antworteten. Drücken eines Knopfes mit dem Zeigefinger der dominanten Hand indizierte die Anwesenheit des Zieles; Drücken des Knopfes mit dem Mittelfinger der dominanten Hand indizierte die Abwesenheit des Zieles. Geschwindigkeit und Genauigkeit der Antwort wurden während der Instruktion gleichermaßen betont. Die Antworten und die RT wurden mit dem Stimulationsrechner aufgezeichnet.

4.3.1.5 Funktionale Komponenten der Suchaufgaben

Die Suchbedingungen unterschieden sich nur in der Instruktion, *nicht* dagegen in den präsentierten Reizmustern¹² und in ihren motorischen Antwortanforderungen. Die Differenz der Suchbedingungen enthielt also auf der funktionalen Ebene nur die zwischen der visuellen Kodierung und der motorischen Antwortausführung ablaufenden Prozesse, die sich zwischen den Bedingungen unterschieden. VS und EMS sowie SMS und EMS unterschieden sich in der *Schwierigkeit* und (unter bestimmter Annahmen der parallelen und Hybridmodelle) dem *Typ* der visuellen Selektionsprozesse. VS unterschied sich von SMS und EMS außerdem durch den Prozess der Merkmalsverknüpfung¹³. Die Unterschiede der Selektionsprozesse sollen im folgenden genauer erläutert werden.

Unterschiedliche Schwierigkeit der visuellen Selektion

Die beabsichtigten Schwierigkeitsverhältnisse der Suchaufgaben wurde durch die Modulation der jeweiligen *Salienzverhältnisse* der Ziel- und Distraktorobjekte in VS, SMS und EMS hergestellt (s. Abbildung 4.3):

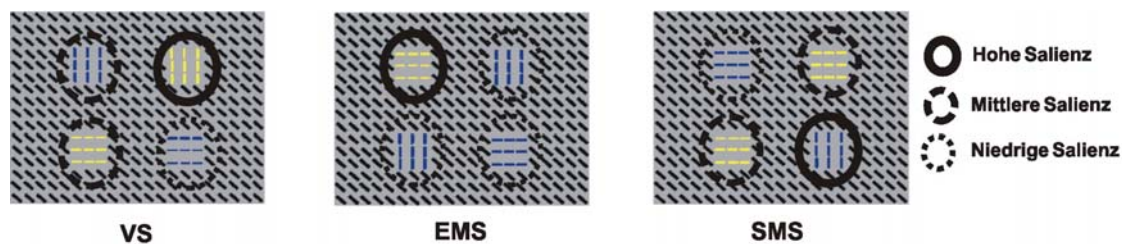


Abbildung 4.3

Hypothetische Salienz der Objekte in den exemplarischen Suchanordnungen von VS, EMS, und SMS. Die Salienz hängt sowohl von der Auffälligkeit der Objekte als auch von ihrer Ähnlichkeit zum Ziel ab. Die Auffälligkeit hängt von dem Gradienten in der Farb- und Orientierungsdimension sowie von der Luminanz ab. Weitere Erläuterungen im Text.

1. VS sollte schwieriger sein als EMS, weil in SMS die Salienz der Ziele relativ zur Salienz der Distraktoren geringer war. Dies war dadurch bedingt, dass die Ziele in VS ein Merkmal mit den Distraktoren gemeinsam hatten (Duncan & Humphreys, 1989; Wolfe, 1994).

¹² Die minimalen Unterschiede zwischen den Suchanordnungen der Bedingungen werden an dieser Stelle vernachlässigt. Die Ergebnisse eines Kontrollexperimentes demonstrieren, dass dies zulässig ist (s. Abschnitt 5.7)

¹³ Die Merkmalsverknüpfung ist allerdings vermutlich eine Konsequenz der visuell-räumlichen Selektion (Cave & Wolfe, 1999; Crick & Koch, 1990; Luck et al., 1997; Reynolds & Desimone, 1999; Shadlen & Movshon, 1999; Treisman & Gelade, 1980).

2. SMS sollte schwieriger sein als EMS, weil in SMS trotz des maximalen Merkmalsgradienten in der relevanten Dimension (Orientierung) die relative Salienz der Ziele geringer war. Die Reduktion der relativen Zielsalienz wurde durch die Modulation der Luminanz (also einer aufgabenirrelevanten Merkmalsdimension) bewerkstelligt. Die Luminanz beeinflusst den Ergebnissen von Nothdurft (1993) zufolge in der Orientierungssuche die Salienz der Suchobjekte. Die gelben Objekte erhielten über die Luminanz eine höhere Salienz als die blauen Objekte. Folglich hatte in SMS die eine Hälfte der Distraktoren eine hohe und die andere Hälfte eine niedrige Salienz. Gleiches gilt für die Ziele. Im Gegensatz dazu hatten in EMS alle Distraktoren eine geringe und alle Ziele eine hohe Salienz.

Die Gültigkeit der Annahmen 1 und 2 wurde in dem psychophysischen Kontrollexperiment 1 getestet. Dabei wurde die Steigung der Suchfunktion als ein Maß verwendet, das die Schwierigkeit von Suchaufgaben unabhängig von der Art der zurunde liegenden Selektionsprozesse quantifiziert (Wolfe, 1998). Darüber hinaus sollten die Schwierigkeiten von VS und SMS soweit wie möglich angeglichen werden, ohne dabei die physikalische Ähnlichkeit der Reizanordnungen zu vermindern. Dies erfolgte in explorativen Pilotexperimenten durch die Variation der Balkenluminanz.

Unterschiedlicher Typ der Selektion

Parallele und Hybridmodelle postulieren den Einsatz gedächtnisabhängiger, merkmalsbasierter Selektionsprozesse in der Suche (s. Abschnitt 2.1; Duncan & Humphreys, 1989; Wolfe, 1994). Unter dieser Annahme sollten sich VS und EMS beziehungsweise SMS und EMS auch im *Typ* der visuellen Selektion unterscheiden, weil sich die jeweils relevanten Merkmalsdimensionen unterscheiden. Insbesondere würde in VS und SMS, *nicht* dagegen in EMS, eine bestimmte Orientierung selektiert.

Hybridmodellen liegt darüber hinaus die Annahme zugrunde, dass der Schwierigkeitsunterschied zwischen Suchaufgaben eine unterschiedliche Anzahl serieller Aufmerksamkeitsverschiebungen reflektiert, die von den merkmalsbasierten Prozessen gelenkt werden. Unter dieser Annahme würde der Unterschied zwischen VS und EMS beziehungsweise SMS und EMS eine *Kombination* räumlicher und merkmalsbasierter Selektionsmechanismen enthalten. Diese zu separieren war nicht das Ziel der vorliegenden Arbeit, sondern von Folgestudien (Donner et al., 2003; Olma, Donner, et al., 2002).

Fazit

Diesen Überlegungen zufolge lassen sich durch den Vergleich der fMRT-Aktivität während VS und EMS die neuronalen Korrelate der Selektionsprozesse inklusive der Merkmalsverknüpfung identifizieren. Damit konnte in Experiment 1 getestet werden, ob das FEF sowie AIPS, PIPS und IPTO an diesen Prozessen partizipieren (**Fragen 1 und 2**). Durch den Vergleich der fMRT-Aktivität während VS und EMS lassen sich dagegen die neuronalen Korrelate der Selektionsprozesse schwieriger visueller Suche unabhängig von der Merkmalsverknüpfung identifizieren. So konnte in Experiment 2 geprüft werden, ob die Beteiligung des PPC unabhängig von der Notwendigkeit der Merkmalsverknüpfung ist (**Frage 3**). Das Prozedere war außerdem von dem Ziel bestimmt, mit Hilfe geeigneter Kontrollexperimente sicherzustellen, dass die durch diese Vergleiche gewonnenen Aktivierungen möglichst *eindeutige* neuronale Korrelate der kognitiven Prozesse von Interesse darstellten.

4.3.2 Allgemeine Datenanalyse

Die Auswertung der psychophysischen Daten erfolgte mit der *SPSS*® *Software* und unter Mitwirkung von A. Kettermann (Institut für Psychologie, TU Berlin). Für jeden Probanden wurde zunächst die Fehlerrate in jeder Bedingung bestimmt und dann die RTs analysiert. Dabei wurden Fehlerdurchgänge (s. Abschnitt 4.1.1) und Durchgänge mit $RT < 200\text{ ms}$ beziehungsweise $RT > 1200\text{ ms}$ nicht berücksichtigt. Die RTs der übrigen Durchgänge wurden für jeden Probanden über alle Durchgänge einer Bedingung gemittelt. Als Inferenzstatistik wurden der nichtparametrische Wilcoxon-Test für den Vergleich zweier abhängiger Stichproben hinsichtlich ihrer zentralen Tendenz sowie (bei Erfüllung der Anwendungsvoraussetzungen) zwei parametrische Tests verwendet: Der t-Test für den Vergleich zweier Stichprobenmittelwerte aus abhängigen Stichproben und die Varianzanalyse (*analysis of variance*, ANOVA). Beide Verfahren sind Spezialfälle des GLM (s. Abschnitt 4.1.3.2) und werden deswegen hier nicht näher erläutert.

4.4 FMRT

4.4.1 Versuchsaufbau

Im Rahmen dieser Arbeit wurde nach dem Vorbild von Tootell et al. (1997) eine Vorrichtung für die Präsentation visueller Reize im Magneten konstruiert, die in

Abbildung 4.4 schematisch illustriert ist.

Die Reize wurden auf einem PC in der Kontroll-Kabine eines 1.5 T MRT-System (Siemens MAGNETOM Vision) als RGB-Signal generiert. Dieses wurde zu einem LCD-Videoprojektor (NEC Multisync 8000 G) durch ein „ λ -Halbe-Rohr“ im MRT-Raum gesendet, der die Reize auf eine Rückprojektionsmattscheibe (Dalite, Daplex) über der Kopfspule des MRT-Gerätes projizierte. Die Optik des Projektors war entfernt und durch ein externes Linsensystem mit großer Brennweite (Bodal-Linse) ersetzt worden, so dass trotz der Entfernung von 4.40 m das gesamte Bild auf die Mattscheibe projiziert werden konnte. Über den Augen des Probanden befand sich ein 45° nach vorn gekippter Plastikspiegel, über den er die Mattscheibe betrachtete.

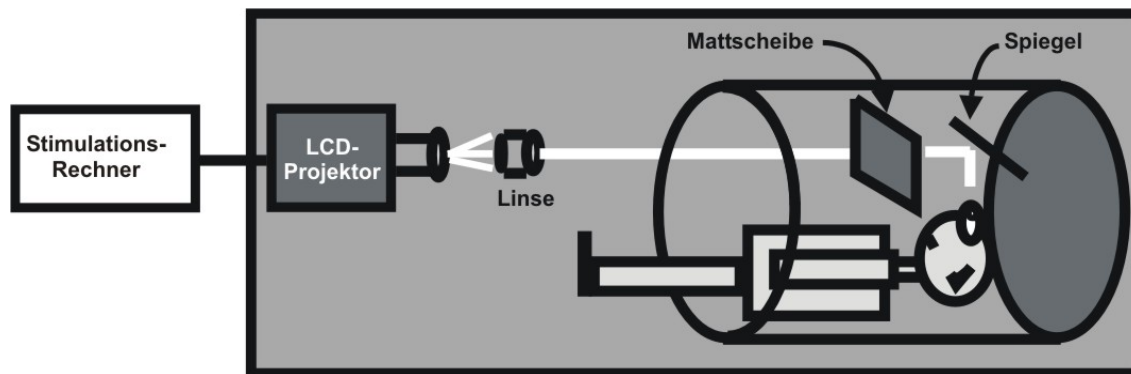


Abbildung 4.4

Versuchsaufbau im MRT. Nach Tootell et al. (1997).

4.4.2 Allgemeine Prozedur

Die durchgeführten MRT-Messungen lassen sich in zwei Typen von Sitzungen (engl.: *sessions*) einteilen: Sitzungen mit (hauptsächlich) funktionellen Messungen und solche mit ausschließlich strukturellen Messungen.

4.4.2.1 Funktionelle Sitzung

Psychophysik-Labor: Der Proband machte sich nach der Instruktion ungefähr 30 min lang mit den Aufgaben vertraut. Anschließend absolvierte er das Äquivalent eines funktionellen fMRT-Durchlaufs (s.u.). Die Genauigkeit des Probanden in diesem Durchlauf wurde bestimmt, um sicherzustellen, dass sie für die folgenden fMRT-Messungen in allen Bedingungen ausreichend (> 90%) war. Abschließend erfolgte eine okulographische Fixationskontrolle (Kontrollexperiment 2) während der Durchführung

der visuellen Suche.

MRT: Um Bewegungsartefakte zu minimieren, wurden ein den Kopf fixierendes Vakuumkissen sowie ein Beißbrett verwendet. Die MRT-Messung begann mit einer Übersichtsaufnahme in den drei Hauptebenen. Mit Hilfe der sagittalen und koronaren Übersichtsaufnahme wurden die transversalen Schichten der folgenden EPI-Messungen positioniert. Ein Durchlauf der EPI-Sequenz bestand aus 132 Messwiederholungen. Während jedes Durchlaufes führte der Proband alternierend die Aufgabenblöcke des jeweiligen Experimentes durch. Das Reizprogramm wurde mit der fünften Messwiederholung jedes Durchlaufs gestartet, weil die longitudinale Magnetisierung M_{xy} des Spin-Systems und damit auch die das Signal bestimmende M_{xy} bei einer Repetitionszeit von 3 s erst dann ein Gleichgewicht erreicht haben (Cohen, 1996). Die ersten vier Messvolumina besitzen also eine höhere Signalintensität als die folgenden und werden aus diesem Grunde auch von der Datenanalyse ausgeschlossen. Während einer Sitzung wurden funktionelle Daten aus mindestens vier Durchläufen gewonnen. Zur Erleichterung der Arbeitsschritte, die der Visualisierung der Aktivierungskarten zugrunde lagen, wurde am Ende jeder funktionellen Sitzung ein T₁-gewichteter anatomischer Datensatz des Kopfes mit einer *3D-MP-Rage-Sequenz* aufgenommen.

4.4.2 Strukturelle Sitzung

Für die Rekonstruktion der individuellen corticalen Oberfläche wurde mit einer *3D-FLASH-Sequenz* ein besonders kontrastreicher T₁-gewichteter 3D-Datensatz des Kopfes von fünf Probanden (JS, SS, TD, TK, TS) aufgenommen¹⁴. Dies dauerte ungefähr 30 min.

4.4.3 Pulssequenzen

Tabelle 4.1 enthält die Parameter der für die fMRT- Messungen verwendeten *EPI64-stamp-Sequenz*. Mit Ausnahme der Kartierung des corticalen Sakkadensystems (Kontrollexperiment 3) sollte in allen Experimenten der gesamte cerebrale Cortex in das Messvolumen eingeschlossen werden. Diese Anforderung bedingte bei der Schichtdicke von 5 mm eine Schichtanzahl von mindestens 24 und limitierte die zeitliche Auflösung auf 3 s. Die Positionierung der transversalen Schichten ist in Abbildung 4.5

¹⁴ Vor der Messung wurden MRT-signalreiche Vitamin-E-Kapseln nach dem „10-20-System“ auf dem Kopf der Probanden befestigt, um die funktionellen Daten auch auf einer Rekonstruktion der Kopfoberfläche mitsamt der Kapseln darzustellen. Dies sollte der Lenkung der Spulenposition durch die fMRT-Aktivierungen in einer geplanten TMS-Studie mit den gleichen Aufgaben und Probanden dienen.

exemplarisch dargestellt. Die Parameter der verwendeten strukturellen 3D-Sequenzen sind Tabelle 4.2 zu entnehmen.

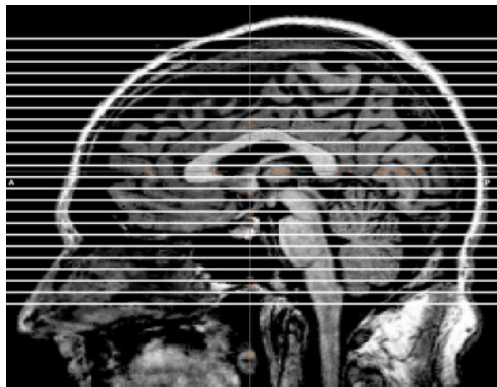


Abbildung 4.5

Schichtführung der EPI-Messungen

Sequenzname	EPI64-stamp
Flipwinkel [deg]	90
TE [ms]	51
TR [ms]	0.8
Meßrepetitionszeit [ms]	3000
Schichtabstand [mm]	0
Voxelgröße [mm ³]	4x4x5
Matrix [# Pixel]	64

Tabelle 4.1

Parameter der EPI-Sequenz.

Sequenzname	3D-mprage	3D-FLASH
Partitionen	180	180
Orientierung	sagittal	sagittal
Flipwinkel [deg]	12	30
TE [ms]	4	5
TR [ms]	10	38
Voxelgröße [mm ³]	1x1x1	1x1x1
Matrix [# Pixel]	256	256

Tabelle 4.2

Parameter der strukturellen 3D-Sequenzen.

4.4.4 Allgemeine Datenanalyse

Alle fMRT-Daten wurden mit Hilfe der *BrainVoyager 3.9* ® Software (Prof. Dr. R. Goebel und Max-Planck-Gesellschaft) ausgewertet.

4.4.4.1 Vorverarbeitung

Die ersten vier Volumina jedes Durchlaufs der EPI-Sequenz wurden eliminiert. Die verbleibenden 128 Volumina jedes Durchlaufs wurden schichtweise zu „2D-Signal-Zeitverläufen“ zusammengefasst. Ein 2D-Signal-Zeitverlauf entspricht einer Anordnung des fMRT-Signalverlaufs aller Bildelemente („Pixel“) in einer Schicht. Die 2D-Signal-Zeitverläufe wurden anschließend durch Ko-Registrierung mit dem anatomischen 3D-

Datensatz aus derselben funktionellen Sitzung in „3D-Signal-Zeitverläufe“, also die entsprechenden Anordnungen für alle im Messvolumen enthaltenen Volumenelemente („Voxel“), umgewandelt. Dabei wurde die räumliche Auflösung durch Interpolation auf die Auflösung des anatomischen Datensatzes (Voxelgröße: 1 mm^3) erhöht. Die Ko-Registrierung der Datensätze erfolgte durch eine lineare Transformation mit sechs unabhängigen Parametern (je drei für die Translation entlang der drei Hauptachsen und die Rotation um die drei Hauptachsen). Die Bestimmung dieser Parameter basierte auf den gespeicherten Positionierungsparametern für die *EPI64-stamp*- und der *MPRage-Sequenzen*. Fehler der Ko-Registrierung wurden anschließend durch die schichtweise Überlagerung der Datensätze unter visueller Kontrolle ermittelt und durch Adjustierung der Parameter korrigiert. Anschließend wurden alle 3D-Datensätze und 3D-Zeitverläufe in den stereotaktischen Standard-Raum von Talairach und Tournoux (1988) überführt. Dies geschah durch eine stückweise lineare Transformation von zwölf Subvolumina jedes Gehirns (Talairach & Tournoux, 1988), welche zuvor individuell für das Gehirn jedes Probanden definiert worden waren. Der Grund für die Anwendung dieses Verfahrens besteht darin, dass im Standard-Raum statistische Analysen funktioneller Datensätze über mehrere Probanden durchgeführt werden können, weil in diesem Raum die korrespondierenden Regionen individueller Gehirne annähernd übereinanderliegen. Danach wurden lineare Trends aus dem Signal jedes Voxels entfernt und das Signal für eine Glättung in Zeit und Raum mit isotropen Gauss-Funktionen ($FWHM = 4 \text{ mm} / 9 \text{ s}$) gefaltet (s. Abschnitt 4.1.3.1).

4.4.4.2 Berechnung der Aktivierungskarten

Mittels statistischer Verfahren werden aus fMRT-Datensätzen „Aktivierungskarten“ des Gehirns berechnet; in diesen Karten wird jedem Voxel eine Farbe zugewiesen, die für den Signifikanzwert der Aktivierung kodiert. Dazu wurde hier in allen Experimenten das GLM verwendet (s. Abschnitt 4.1.3.2). Tabelle 4.3 enthält alle statistischen Modelle, die in dieser Arbeit für die Kartierung der fMRT-Aktivität berechnet wurden. Diese Modelle lassen sich in zwei Typen unterteilen: Gruppenanalysen und Analysen einzelner Probanden. Den individuellen Analysen lagen die 3D-Zeitverläufe derjenigen Probanden zugrunde, deren kortikale Oberfläche rekonstruiert worden war (s.u.).

In jedem Modell wurde für jede der experimentellen Bedingungen ein Prädiktor $g(i)$ definiert; dabei indiziert i den Messzeitpunkt. Dieser Vorgang soll exemplarisch für die Prädiktoren $g_{VS}(i)$ und $g_{SMS}(i)$ für die aktiven Bedingungen VS und SMS in den

Experimente 1 und 2 beschrieben werden. Die Spezifizierung der Prädiktoren aller anderen Experimente erfolgte nach dem gleichen Prinzip.

Experiment	Effekt	Typ
Exp. 1	VS - EMS	GA
Exp. 1	VS - EMS	IA
Exp. 2	SMS - EMS	GA
Exp. 2	SMS - EMS	IA
Exp. 1 und 2	VS vs SMS †	GA
Exp. 1 und 2	VS vs SMS †	IA
Kon. 3	SAK - FIX	IA
Kon. 4a	P(VS) - P(EMS)	IA
Kon. 4b	P(SMS) - P(EMS)	IA

Tabelle 4.3

Berechnete statistische Modelle. Abkürzungen: Exp., Experiment; Kon, Kontrollexperiment; GA, Gruppenanalyse; IA, individuelle Analyse; †Kontrast. P, passive Betrachtung der entsprechenden Reizanordnungen, Beispiel: P(VS): passive Betrachtung der entsprechenden Reizanordnungen aus VS; übrige Abkürzungen und Erläuterung im Text.

Die Prädiktoren $g_{VS}(i)$ und $g_{SMS}(i)$ wurden in zwei Schritten definiert. Im ersten Schritt wurden die Referenzvektoren $r_{VS}(i)$ und $r_{SMS}(i)$ bestimmt, die den Zeitverlauf der neuronalen Antwort der aktivierten Areale modellieren: Allen Messungen i während der Kontrollbedingung EMS wurde der Wert 0, allen Messzeitpunkten während der experimentellen Bedingung VS beziehungsweise SMS wurde der Wert 1 zugeordnet. Im zweiten Schritt wurden diese Referenzvektoren mit einer für das Areal V1 von Boynton et al. (1996) bestimmten hämodynamischen Impulsantwortfunktion gefaltet, um mit $g_{VS}(i)$ und $g_{SMS}(i)$ die *BOLD-Antwort* der beteiligten Areale möglichst realistisch zu modellieren:

$$g(i) = r(i) * h(i), \quad (9)$$

wobei die Impulsantwortfunktion durch die Gamma-Funktion $h(t) = [t / T^{(n-1)} e^{-(t/T)}] / [T(n-1)!]$ gegeben ist (s. Abschnitt 4.1.3.1). Nach den von Boynton et al. (1996) für das Areal V1 ermittelten Parametern wurde die Phasenverschiebung der Antwort mit $n = 2.5$ und die Zeitkonstante ihres Anstiegs mit $T = 1.25 s^{-1}$ bestimmt. Die Parameter der Impulsantwortfunktion scheinen sich zwar je nach der Hirnregion zu unterscheiden (Logothetis et al., 2001) und in dieser Arbeit waren die höheren Areale des visuellen

Systems von primärem Interesse. Aus zwei Gründen wurde dennoch der beschriebene Ansatz gewählt:

- Die hämodynamische Impulsantwortfunktion von V1 wurde bisher am genauesten charakterisiert.
- Regressionsmodelle für fMRT-Datensätze sind - unabhängig von der genauen Spezifizierung der Parameter - in einem bestimmten Bereich mit Glättung der Referenzvektoren generell sensitiver als ohne (Cohen, 1997).

Der resultierende Prädiktor $g(i)$ für einen Durchlauf von 128 Messwiederholungen ist in Abbildung 4.6 dargestellt.

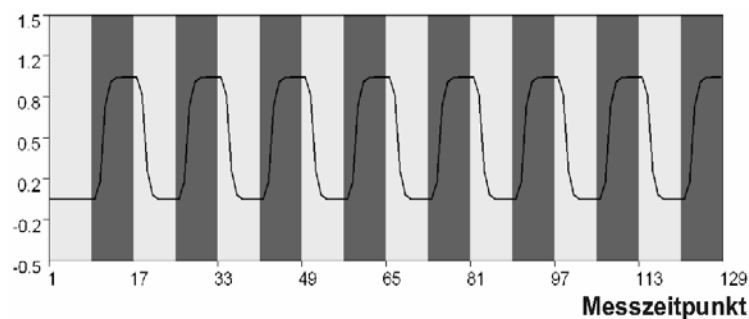


Abbildung 4.6

Prädiktor $g(i)$. Die dunkel unterlegten Intervalle repräsentieren Blöcke der experimentellen Bedingung (VS/SMS), die hell unterlegten Blöcke der Kontrollbedingung (EMS).

Die Prädiktoren für Effekte von Interesse $g_{VS}(i)$ und $g_{SMS}(i)$ wurden in die *Designmatrix* \mathbf{G} eingetragen. Für *Confounders* wurden weitere Prädiktoren in \mathbf{G} aufgenommen: Ein Prädiktor für den Mittelwert jeder Zeitserie y_i eines Voxels j sowie in den Gruppenanalysen jeweils ein Prädiktor für jeden Probanden.

In der fMRT-Datenmatrix \mathbf{Y} wurden alle 3D-Zeitverläufe eines Probanden (in der Analyse der individuellen Probanden) beziehungsweise aller acht Probanden (in der Gruppenanalyse) aneinandergelagert. Die 3D-Zeitverläufe y_{ij} wurden zuvor z-transformiert, um den Einfluss unterschiedlicher Ausgangssignalintensitäten und unterschiedlicher Varianzen von einem Sequenz-Durchlauf zum nächsten auf die Varianz von y_{ij} zu eliminieren.

Mit diesen GLMs wurden die Effekte der Bedingungen VS und SMS auf das fMRT-Signal getestet. Dieser Test bezog sich insbesondere auf die Voxel jener Areale, für die *a priori* Hypothesen formuliert worden waren: FEF, AIPS, PIPS und IPTO. Voxel wurden nur dann als signifikant aktiviert gewertet, wenn sie einem vorher festgelegten

Signifikanzkriterium genügen. Die entsprechenden P-Werte wurden *nicht* mit der Anzahl aller Voxel des Gehirns für multiple Tests korrigiert, weil durch die *a priori* Hypothesen die Anzahl der getesteten Voxel deutlich eingegrenzt worden war. Allerdings wurde in allen Experimenten ein restriktives Signifikanzkriterium verwendet.

4.4.4.3 Visualisierung der Aktivierungskarten

Der R_j Wert der Prädiktoren für Effekte von Interesse wurde, angezeigt durch eine Falschfarbe des Voxels j , im anatomischen 3D-Datensatz angezeigt, wenn folgende Bedingungen erfüllt waren:

- R_j genügt dem Signifikanzkriterium.
- Es ist $b_j > 0$, das MR-Signals steigt also in der experimentellen Bedingung an¹⁵.
- Voxel j ist Teil einer zusammenhängenden Gruppe von mindestens 40 anderen Voxeln mit signifikantem R_j und $b_j > 0$. Diese Bedingung ist ein zusätzliches Signifikanzkriterium.

Die Visualisierung der Ergebnisse der Gruppenanalysen erfolgte auf einem 3D-Datensatz eines in den Standard-Raum transformierten Gehirns. Dieser 3D-Datensatz wurde zuvor räumlich geglättet (FWHM = 8 mm), um seine Auflösung ungefähr der statistischen Gruppenanalyse im Standard-Raum anzugleichen, die durch die Mängel des linearen Transformationsverfahrens (Woods, 1996) sowie durch interindividuelle Lokalisationsunterschiede definierter funktioneller Hirnregionen beschränkt ist¹⁶.

4.4.4.4 Corticale Oberflächenrekonstruktion

Wenn das Ziel einer Studie darin besteht, die Feinheiten der funktionellen Neuroanatomie zu erfassen, ist es von großem Nutzen, individuelle Daten auszuwerten (s. z.B. Corbetta et al., 1998; Tootell et al., 1998; Kastner et al., 1999). Ein weiteres Argument für die Durchführung individueller Analysen liegt in der großen Aussagekraft der interindividuellen Replizierbarkeit von neuronalen Aktivierungsmustern (Friston et al., 1999). Die exakte und eindeutige Zuordnung von Aktivierungen zu den zugrundeliegenden Anteilen der Gyri und Sulci ist auf herkömmlichen Schichtdarstellungen der 3D-Datensätze kaum möglich. Dies gilt insbesondere für den tiefen und stark verzweigten intraparietalen Sulcus, dessen übersichtliche Darstellung

¹⁵ R_j kann auch dann signifikant werden, wenn das MR-Signals in der experimentellen Bedingung abfällt.

¹⁶ Die Mittelung der 3D-Datensätze aller Probanden ist zur Erstellung des Standard-Hirns für ein Probandenkollektiv besser geeignet als das hier verwendete Verfahren, wird aber von BrainVoyager 3.9 nicht unterstützt.

für die Beantwortung der Frage nach multiplen parietalen Subregionen (**Frage 2**) in dieser Arbeit essentiell war. Die Analyse der individuellen Neuroanatomie wird durch die Rekonstruktion der individuellen corticalen Oberfläche erheblich erleichtert (Van Essen et al. 1998). Das Prinzip der Rekonstruktion ist in Abbildung 4.7 dargestellt. Ihre Voraussetzung ist die Segmentierung von grauer und weißer Substanz in einem 3D-Datensatz. Nach der Segmentierung wird die Grenzfläche zwischen der grauen und weißen Substanz rekonstruiert und diese Rekonstruktion schließlich durch virtuelles „Aufblasen“ entfaltet. Für eine detaillierte Beschreibung der Prozedur sei auf Dale et al. (1999) verwiesen.

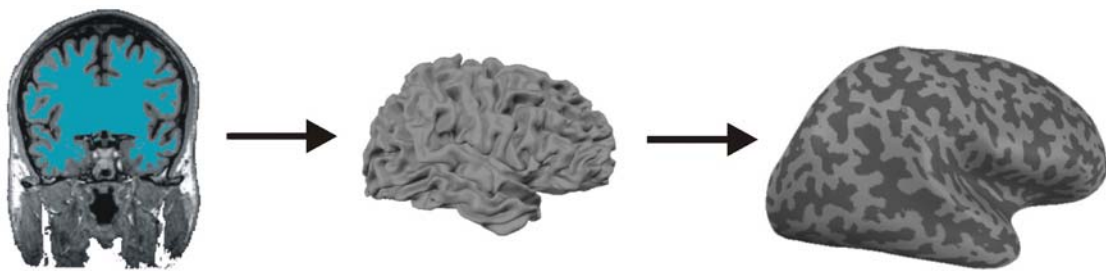


Abbildung 4.7

Corticale Oberflächenrekonstruktion. Links: Die weiße Substanz ist im 3D-Datensatz segmentiert (blaue Markierung). Erläuterungen im Text.

Die Segmentierung gelingt nur bei einem hohen Kontrast zwischen grauer und weißer Substanz. Ein solcher ist zum Beispiel in den von der *3D-FLASH-Sequenz* erzeugten Datensätzen gegeben. In dieser Arbeit wurden strukturelle Datensätze mit der *3D-FLASH-Sequenz* von fünf Probanden (JS, SS, TD, TK, TS) aufgenommen und deren corticale Oberflächen rekonstruiert. Die Oberflächenrekonstruktionen dienten in der Folge einerseits der Visualisierung der individuellen statistischen Karten und andererseits der graphischen Definition von *regions of interest* (ROIs) für eine selektive Analyse des fMRT-Signals dieser Regionen.

5 EXPERIMENTE

5.1 Kontrollexperiment 1: Vergleich der Schwierigkeit der Suchaufgaben

Um ein Verhaltensmaß für die Schwierigkeit von VS, SMS und EMS zu gewinnen, wurde im psychophysischen Labor die RT als Funktion der Objektanzahl (*eins, drei, vier*) aufgezeichnet.

5.1.1 Methode

Hier sind nur die Besonderheiten des Kontrollexperiments erwähnt. Die allgemeine Beschreibung der psychophysischen Methode befindet sich in Abschnitt 4.3.

5.1.1.1 Probanden

An dem psychophysischen Kontrollexperiment nahmen 16 gesunde Probanden (Alter: 25 - 37 Jahre) teil, die nicht zum Probandenkollektiv der folgenden Experimente gehörten. Keiner der Probanden hatte in der Vergangenheit psychiatrische oder neurologische Erkrankungen. Alle Probanden hatten normale (oder korrigierte) Sehschärfe. Das Farbsehvermögen aller Probanden war subjektiv ungestört. Sie wurden zuvor über den Ablauf der Untersuchung aufgeklärt und erhielten eine Bezahlung.

5.1.1.2 Reize und Geräte

Die Probanden betrachteten die Reize auf einem 17 Zoll Monitor bei schwacher Raumbeleuchtung.

5.1.1.3 Prozedur

Der Kopf der Probanden wurde nicht fixiert. Die drei Aufgabenbedingungen (VS, SMS, EMS) wurden jeweils geblockt durchgeführt; innerhalb jedes Aufgabenblocks variierte die Objektanzahl zufällig zwischen *eins, drei* und *vier*. Für jeden Block wurden bei jedem Probanden die Abfolge der Objektanzahlen, der „Ziel-anwesend-“ und „Ziel-abwesend-Durchgänge“ und der Zielpositionen jeweils neu randomisiert. Jeder Aufgabenblock umfasste 288 ausgewertete Durchgänge (96 für jede Objektanzahl). Zu Beginn jedes Aufgabenblocks wurden ohne Wissen der Probanden zusätzlich 24 Übungsdurchgänge durchgeführt, die nicht aufgezeichnet wurden. Ein Block dauerte ca. 15 *min*. Die Reihenfolge der Aufgabenblöcke war über die Probanden ausbalanciert.

5.1.2 Resultate

Zwei Probanden mussten von der Analyse ausgeschlossen werden, weil ihre Fehlerraten in VS und SMS bei den Objektanzahlen *drei* und *vier* zwischen 21% und 54% lagen und damit zu hoch waren. Die RT-Mittelwerte der übrigen 14 Probanden wurden weiter analysiert.

Die mittlere RT wurde getrennt für VS, SMS und EMS sowie für jede Objektanzahl bestimmt. Diese RT-Mittelwerte wurde dann für jeden Aufgabentyp als Funktion der Objektanzahl aufgetragen. In psychophysischen Studien der visuellen Suche werden gewöhnlich Suchfunktionen getrennt für „Ziel-anwesend-“ und „Ziel-abwesend-Durchgänge“ ermittelt (Treisman & Gelade, 1980; Wolfe, 1998). Hier wurde die RT jedoch über die beiden Typen von Durchgängen gemittelt, um die Analyse der Verhaltensdaten der der fMRT-Daten anzugleichen, bei der das fMRT-Signal über die Aufgabenblöcke und damit über „Ziel-anwesend-,“ und „Ziel-abwesend-Durchgänge“, gemittelt werden muss.

Abbildung 5.1 zeigt die Resultate. Die RT stieg sowohl in VS als auch in SMS deutlich erkennbar mit der Objektanzahl an, nicht jedoch in EMS.

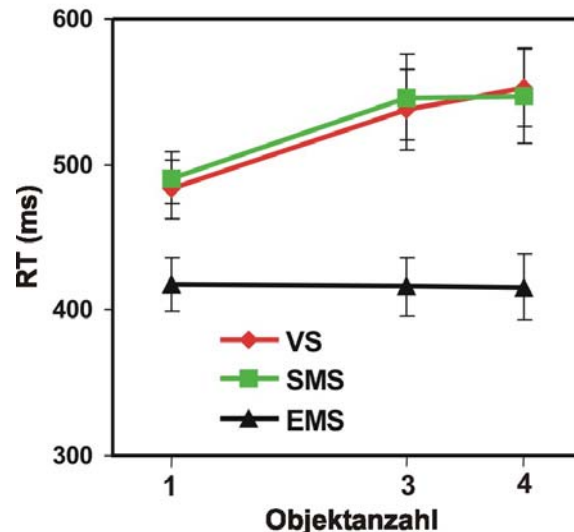


Abbildung 5.1

Suchfunktionen für VS, SMS und EMS. Die RTs aus der psychophysischen Validierung sind als Funktion der Objektanzahl in der Anordnung aufgetragen. Die Werte sind Mittelwerte aller Durchgänge mit korrekten Antworten. Die Fehlerbalken indizieren die Standardabweichung.

Um diesen Zusammenhang zu quantifizieren, wurde in einer Regressionsanalyse die lineare Funktion bestimmt, die für VS, SMS und EMS jeweils den Zusammenhang

zwischen gemessener RT und Objektanzahl am besten (im Sinne der kleinsten Quadrate des Unterschieds) beschreibt. Diese Funktionen hatten für VS und SMS eine positive Steigung; sie betrug in VS: 23.8 ms/Objekt und in SMS: 20.1 ms/Objekt. Demgegenüber war die Funktion in EMS flach (Steigung: -0,7 ms/Objekt). Eine einfaktorielle ANOVA mit kompletter Messwiederholung auf dem Faktor Aufgabe (VS, SMS, EMS) ergab einen signifikanten Unterschied dieser Steigungen ($P < 0,01$). Nach Einzelvergleichen war die Steigung von VS und SMS jeweils signifikant größer als die von EMS (jeweils $P < 0,01$). Dagegen zeigte sich kein Unterschied der Steigungen von VS und SMS ($P = 0,39$). Die RT-Achsenschnittpunkte betragen 418,6 ms für EMS, 460,8 ms für VS und 474,6 ms für SMS. Der RT-Achsenschnittpunkt von VS und SMS war jeweils signifikant größer als der von EMS (jeweils $P < 0,01$). Dagegen zeigte sich kein Unterschied der RT-Achsenschnittpunkte von VS und SMS ($P = 0,28$). Die R-Werte der Regression betragen -0,03 für EMS, 0,5 für VS und 0,48 für SMS.

Für einen dazu komplementären Test des Schwierigkeitsunterschiedes der Aufgaben wurden die RTs der 14 Probanden einer dreifaktoriellen ANOVA mit kompletter Messwiederholung auf den Faktoren Aufgabe (VS, SMS, EMS), Zielpräsenz (ANWESEND, ABWESEND) und Objektzahl (EINS, DREI, VIER) unterzogen. Die Haupteffekte von Aufgabe und Objektzahl sowie ihre Interaktion waren hochsignifikant [Aufgabe: $F(2, 26) = 69,2, P < 0,01$; Objektzahl: $F(2, 26) = 39,9, P < 0,01$; Aufgabe x Objektzahl: $F(4, 52) = 20,1, P < 0,01$]. Dies entspricht dem Resultat der vorherigen Regressionsanalyse: Die Objektzahl übte einen stärkeren Effekt auf VS und SMS als auf EMS aus. Außerdem waren auch der Haupteffekt der Zielanwesenheit, die Interaktion „Aufgabe x Zielanwesenheit“ sowie die Tripel-Interaktion hochsignifikant [(Zielanwesenheit: $F(1, 13) = 53,7, P < 0,01$; Aufgabe x Zielanwesenheit: $F(2, 26) = 11,6, P < 0,01$; Aufgabe x Objektzahl x Zielanwesenheit: $F(4, 52) = 4,73, P < 0,01$].

5.1.3 Diskussion

Die Objektanzahl hatte in VS und SMS einen stärkeren Effekt auf die Suchzeit als in EMS. VS und SMS waren also nach dem gängigen Verhaltensmaß schwieriger als EMS. Der Schwierigkeitsunterschied zwischen VS und EMS ist ein typisches Resultat für den Vergleich von Verknüpfungs- und Farbsuchen (Treisman & Gelade, 1980; Wolfe, 1998). In SMS mag der starke Schwierigkeitsunterschied wegen des großen Unterschiedes zwischen Zielen und Distraktoren in der aufgabenrelevanten Dimension (Orientierung) überraschen. Er kann aber nach den Resultaten von Nothdurft (1993) gut

durch die über den Luminanzunterschied zwischen blauen und gelben Balken erzeugte geringere Salienz der Ziele von VS als der von EMS erklärt werden (s. Abschnitt 4.3.1.5 für Details).

Die Differenz der RT-Achsenschnittpunkte zwischen den beiden Merkmalssuchen SMS und EMS war vorausgesagt worden, weil die der Suche vorausgehende parallele Berechnung von lokalen Merkmalsgradienten (Wolfe, 1994; Itti & Koch, 2000; 2001) in der Orientierungsdimension mehr Zeit benötigt als in der Farbdimension (Nothdurft, 2000). Die Gleichheit der RT-Achsenschnittpunkte von SMS und VS könnte in diesem Kontext einen einfachen Grund haben: Die Latenz des *Beginns* einer (nach der Berechnung der Gradienten in den einzelnen Merkmalsdimensionen und deren Kombination einsetzenden) Verknüpfungssuche sollte durch die jeweils langsamere Dimension limitiert werden. In diesem Fall war dies die Orientierung. Der RT-Achsenschnittpunkt, der direkt von dieser Latenz abhängt, sollte sich folglich nicht von der einer Merkmalsuche in der entsprechenden Dimension unterscheiden.

Auf der Grundlage des Schwierigkeitsunterschieds zwischen VS und EMS konnte in Experiment 1 durch den Vergleich von VS und EMS die Partizipation des FEF und der intraparietalen Subregionen an den Selektionsprozessen der visuellen Suche (**Fragen 1 und 2**) getestet werden. Auf der Grundlage des Schwierigkeitsunterschieds zwischen SMS und EMS, gepaart mit dem *Fehlen* eines solchen Unterschiedes zwischen SMS und VS, konnte in Experiment 2 durch den Vergleich von SMS und EMS beziehungsweise von SMS und VS die Abhängigkeit des Beitrags des frontoparietalen Netzwerkes von der Notwendigkeit zur Merkmalsverknüpfung getestet werden (**Frage 3**).

5.2 Kontrollexperiment 2: Augenbewegungsmessung

Um auszuschließen, dass differentielle fMRT-Aktivierungen zwischen VS und EMS beziehungsweise SMS und EMS in den Experimenten 1 und 2 durch einen unterschiedlichen Einsatz von Augenbewegungen bedingt sein könnten, sollte das Fixationsverhalten der Probanden während VS, EMS und SMS kontrolliert werden. Das im Labor verfügbare *Ober2*® Infrarotokulographiesystem gestattet zwar bei Verwendung einer (nicht das gesamte Gehirn abdeckenden) Oberflächenspule durch eine Infrarotdioden-Brille auch im MRT die Aufzeichnung der Augenbewegungen (Donner et al., 1998; Brandt et al., 1999). Pilotexperimente ergaben jedoch, dass diese

Brille bei Verwendung der Kopfspule nicht tolerierbar starke Artefakte des MR-Signals im frontalen Cortex verursacht. Aus diesem Grund musste auf die simultane Okulographie während der fMRT-Messungen verzichtet und die Augenbewegungskontrolle in einem getrennten Kontrollexperiment im psychophysischen Labor durchgeführt werden.

5.2.1 Methode

Hier wird die Methode der Augenbewegungsmessung beschrieben. Die Beschreibung der Suchaufgaben findet sich in Abschnitt 4.3.1.4.

5.2.1.1 Probanden

Alle acht Probanden partizipierten am Kontrollexperiment 2a (Augenbewegungsmessung während VS und EMS). Am Kontrollexperiment 2b (Augenbewegungsmessung während SMS) nahmen zwei Probanden (TD, FO) teil.

5.2.1.2 Reize und Geräte

Die Augenbewegungen wurden im psychophysischen Labor bei schwacher Raumbeleuchtung in der horizontalen Achse mit einem Infrarot-Okulographie-System (AMTech) aufgezeichnet. Mit diesem Verfahren wird die Reflektion des von einer Infrarotlichtquelle abgestrahlten Lichts durch den Augapfel gemessen. Dessen Reflektionskoeffizient ändert sich am Übergang von Iris zu Pupille. Die Position dieser Signaländerung wird von dem Gerät digital kodiert und über die Zeit aufgezeichnet. Aus diesem Datensatz können die Augenbewegungen des Probanden rekonstruiert werden. Das System hat in der horizontalen Achse eine Genauigkeit von $0,3^\circ$ und ist in der vertikalen Achse nicht zuverlässig (s. Katz et al., 1987, für Details).

5.2.1.3 Prozedur

Die Probanden absolvierten die gleichen Aufgaben in der gleichen Anordnung wie in den fMRT-Untersuchungen mit der folgenden Ausnahme: Die zwischen VS und EMS beziehungsweise SMS und EMS alternierenden Aufgabenblöcke umfassten insgesamt nur 56 Durchgänge.

5.2.2 Resultate

Die Augenbewegungen wurden mit Hilfe der *EYEMAP® Software* (AMTech) analysiert. Nur Signalschwankungen mit Amplituden von über $2,0^\circ$ wurden als

Sakkaden gewertet. Dieses Kriterium wird in fMRT-Studien allgemein bei der Fixationskontrolle verwendet (s. z.B. Corbetta et al., 1998; Gitelman et al., 1999). Das relativ große Fenster lässt sich folgendermaßen rechtfertigen:

- Die Amplitude zielgerichteter Sakkaden übersteigt meist $2,0^\circ$. Dies sollte insbesondere für die hier verwendeten Suchaufgaben mit einer Exzentrizität der Objekte von $7,0^\circ$ gelten.
- Lange Fixationsperioden provozieren *square wave jerks*, eine besondere Form langsamer, konjugierter Augenbewegungen, deren Amplitude bis zu $2,0^\circ$ betragen kann und die *nicht* vom Cortex kontrolliert werden (Leigh & Zee, 1999).

Alle acht Probanden waren in der Lage, in mehr als 93% aller Suchdurchgänge der Bedingungen VS und EMS die Blickrichtung in dem Fenster von $2,0^\circ$ um das Gesichtsfeldzentrum zu halten. Während SMS führten die zwei getesteten Probanden die Suchdurchgänge sogar ohne jede Augenbewegungen außerhalb dieses Fensters durch. Auch bei einer Reduktion des Kriteriums auf $1,0^\circ$ wurden hier nur in 3% der Suchdurchgänge Augenbewegungen registriert.

Da in Experiment 1 und 2 fMRT-Aktivitätsdifferenzen zwischen VS und EMS beziehungsweise zwischen SMS und EMS untersucht wurden, ist der Ausschluß einer in der Experimentalbedingung höheren Sakkadenrate als in der Kontrollbedingung von größerer Bedeutung als der Nachweis geringer Absolutwerte in beiden Bedingungen. Der mittlere Prozentanteil von Durchgängen mit Sakkaden in Kontrollexperiment 2a war 1,74% in VS und 1,97% in EMS; der Unterschied war nicht signifikant (*Wilcoxon's* $T = 4, p = 0,44$). Wegen des vollständigen Fehlens von Sakkaden während SMS erübrigt sich hier ein statistischer Unterschiedstest für Kontrollexperiment 2b.

5.2.3 Diskussion

Die Probanden waren in der Lage, die zentrale Fixation während der Suche aufrechtzuerhalten. Unter der Annahme, dass das Auftreten von Sakkaden auch während der fMRT-Messungen vernachlässigbar war, sollten in den Suchbedingungen auch während der fMRT-Messungen keine Sakkaden aufgetreten sein, die differentielle fMRT-Aktivierungen hätten bedingen können. Insbesondere ergaben die Kontrollexperimente keinen Hinweis auf ein häufigeres Auftreten von Sakkaden in den Experimentalbedingungen als in der Kontrollbedingung.

5.3 Experiment 1: Verknüpfungssuche versus einfache Merkmalssuche

In Experiment 1 sollte die corticale Aktivität während VS und EMS verglichen werden, um zu prüfen, ob das FEF (**Frage 1**) und multiple Subregionen des PPC (**Frage 2**) an den Selektionsmechanismen der zielgerichteten visuellen Suche beteiligt sind.

5.3.1 Methode

5.3.1.1 Probanden

Alle acht Probanden nahmen an dem Experiment teil.

5.3.1.2 Reize und Geräte

Reize und Geräte sind in Abschnitt 4.3 beschrieben.

5.3.1.3 Prozedur

Die allgemeine fMRT-Methode ist in Abschnitt 4.4 beschrieben. Während eines EPI-Durchlaufs à 132 Messwiederholungen (Gesamtdauer: 396 s) wechselten sich je acht Blöcke von EMS und VS ab. Die Blöcke bestanden aus jeweils acht Durchgängen. Die Abfolge von „Ziel-abwesend-“, und „Ziel-anwesend-Durchgängen“ sowie die Abfolge der Zielpositionen innerhalb der „Ziel-anwesend-Durchgänge“ waren mit den folgenden Einschränkungen zufällig:

- In jedem Block war die Häufigkeit der „Ziel-abwesend-“, und „Ziel-anwesend-Durchgänge“ jeweils 50%.
- In jedem Block wurden alle vier möglichen Zielpositionen realisiert.

Die Randomisierung erfolgte für jeden Block getrennt. Durch diese Verteilung war jeder Aufgabenblock eine „Miniaturausgabe“ der gesamten Reizkonfigurationen. Dadurch war der letzte Durchgang jedes Blocks jedoch determiniert. Die nach den Experimenten erfolgte Befragung der Probanden gab allerdings in keinem Fall einen Hinweis darauf, dass sie diese Kontingenz entdeckt hätten. Auch die explorative Untersuchung der RTs des letzten Durchgangs eines Blocks zeigte keinen Vorteil. Die Aufgabenwechsel wurden dem Probanden über einen visuellen Hinweisreiz mitgeteilt (s. Abbildung 4.1). Von jedem Probanden wurden vier Durchläufe der EPI-Sequenz während der Durchführung von VS und EMS durchgeführt (je 256 Durchgänge). Daraus resultieren 512 ausgewertete MRT-Volumina (- die ersten vier wurden eliminiert -) von jedem einzelnen Probanden und 4096 Volumina von allen acht Probanden.

5.3.2 Resultate

5.3.2.1 Psychophysik

Die Probanden bewältigten sowohl VS als auch EMS während der fMRT-Messungen von Experiment 1 mit hoher Genauigkeit: sie antworteten in der Bedingung EMS in 95,67 % und in der Bedingung VS in 94,81 % der Durchgänge richtig. Die mittlere RT betrug in VS 597,73 ms (SD: 42,43 ms) und in EMS 509,95 ms (SD: 46,79 ms).

Die Signifikanz der Fehler- und RT-Unterschiede zwischen VS und EMS wurde mit einem Wilcoxon-Test überprüft. Der Unterschied der Fehlerraten zwischen beiden Bedingungen war nicht signifikant (*Wilcoxon's $T = 0$, $P < 0,01$*). Damit sind zwei wichtige Voraussetzungen für den Vergleich der RTs aus den Bedingungen erfüllt (s. Abschnitt 4.1.1). Die RT war in VS signifikant länger als in EMS (*Wilcoxon's $T = 0$, $P < 0,01$*).

5.3.2.2 fMRT

Die nach der Gruppenanalyse während VS relativ zu EMS bei einem Signifikanzkriterium von $P < 10^{-4}$ aktivierten Areale sind in Tabelle 5.1 aufgelistet. Die Tabelle enthält die Positionen der Voxel mit maximaler Aktivierung (maximalem R-Wert) innerhalb jeder Region. Die angegebenen Talairach-Koordinaten beziehen sich auf den Standard-Raum, dessen Ursprung der Mittelpunkt der Commissura anterior ist (Talairach & Tournoux, 1988).

Eine Region in der Verbindung des präcentralen Sulcus mit dem superioren frontalen Sulcus war in beiden Hemisphären aktiviert. Diese Region korrespondiert sowohl in ihrer Relation zu anatomischen Landmarken als auch in den Talairach-Koordinaten ihres Aktivierungsmaximums mit der beschriebenen Lokalisation des menschlichen FEF (Corbetta; 1998; Paus, 1996; Courtney et al., 1998; Beauchamp et al., 2001). Auch im PPC fand sich eine große zusammenhängende aktivierte Region. Weitere aktivierte Regionen lagen im medialen Anteil des superioren frontalen Gyrus, des lateralen PFC (BA 46), des lateralen occipitalen Cortex und im ITC (fusiformen Gyrus).

Areal	BA		x	y	z	V
Frontaler Cortex						
SFG med	6		4	1	48	14
PreCeS dors	6	R	20	-9	49	1878†
	6	L	-22	-10	50	2589†
	6	L	-40	-11	48	
PreCeS vent	6	R	47	-5	27	
	6	L	-37	-5	28	
MFG	46	R	32	40	20	48
Insula ant		R	34	17	5	160
		L	-40	12	0	411
Parietaler Cortex						
PostCeS	5	R	38	-47	48	10141‡
	5	L	-43	-50	52	3766‡
AIPS	7	R	30	-56	48	
	7	L	-40	-56	52	
PIPS	7	R	13	-65	48	
	7	L	-19	-77	50	
IPTO	19	R	28	-68	27	
	19	L	-32	-74	21	
POS	19		-5	-80	25	405
Temporaler / occipitaler Cortex						
STS	37/21	R	34	-55	12	394
LOG	37/21	R	43	-53	3	405
	37/21	L	-39	-57	-3	169
FusG lat	19/37	R	31	-61	0	359
	19/37	L	-54	-61	0	219
	19/37	R	-46	-67	-6	405

Tabelle 5.1

Talairach-Koordinaten (in mm): VS versus EMS, Gruppe. Alle bei $P < 10^{-4}$ aktivierten Areale sind angegeben. Abkürzungen: BA, Brodman-Areal; V, Volumen (Anzahl von Voxeln à 1mm^3); R, rechte Hemisphäre; L, linke Hemisphäre; dors, dorsaler Anteil; vent, ventraler Anteil, lat, lateraler Anteil; SFG, superiorer frontaler Gyrus; PreCeS, präcentraler Sulcus; MFG, medialer frontaler Gyrus; PostCeS, postcentraler Sulcus; POS, parieto-occipitaler Sulcus; STS, superiorer temporaler Sulcus; LOG, lateraler occipitaler Gyrus; LingG, lingualer Gyrus; FusG, fusiformer Gyrus. †Inkl. PreCeS vent. ‡Inkl. APIS, PIPS und IPTO. (Die Volumina sind für den dorsalen und ventralen Anteil des PreCeS und für die PPC-Regionen in beiden Hemisphären zusammen angegeben, weil diese bei $P < 10^{-4}$ verbunden waren.),

Areal	BA		x	y	z	V
Frontaler Cortex						
PreCeS dors	6	R	20	-9	49	456
	6	L	-22	-10	50	191
	6	L	-40	-11	48	76
PreCeS vent	6	L	-37	-5	28	76
Parietaler Cortex						
PostCeS	5	R	38	-47	48	924
	5	L	-43	-50	52	471†
AIPS	7	R	30	-56	48	3883‡
	7	L	-40	-56	52	
PIPS	7	R	13	-65	48	
	7	L	-19	-77	50	367
IPTO	19	R	28	-68	27	860
	19	L	-32	-74	21	706

Tabelle 5.2

Talairach-Koordinaten (in mm): VS versus EMS, Gruppe. Alle bei $P < 10^{-5}$ aktivierten Areale sind angegeben. Abkürzungen: BA, Brodman-Areal; V, Volumen (Anzahl von Voxeln von 1mm^3 Volumen); R, rechte Hemisphäre; L, linke Hemisphäre; dors, dorsaler Anteil; vent, ventraler Anteil; PreCeS, präcentraler Sulcus; PostCeS, postcentraler Sulcus. †Inkl AIPS. ‡Inkl. PIPS. (Volumina sind für PostCeS und AIPS der linken Hemisphäre sowie für AIPS und PIPS der rechten Hemisphäre zusammen angegeben, weil diese bei $P < 10^{-5}$ verbunden waren.)

Auch bei $P < 10^{-5}$ fand sich eine große, weitgehend kontinuierliche Aktivierung im PPC beider Hemisphären. Die aktivierte Region enthielt jedoch mehr Voxel in der rechten (5667 Voxel) als in der linken (1544 Voxel) Hemisphäre. In der aktivierten PPC-Region konnten nach der von Critchley (1953) vorgeschlagenen Einteilung des IPS bilateral vier räumlich getrennte Aktivierungsmaxima an folgenden anatomischen Lokalisationen identifiziert werden:

- Postcentraler Sulcus (anteriorer vertikaler Ast des IPS)
- Anteriorer Anteil des horizontalen Astes des intraparietalen Sulcus (AIPS)
- Posteriorer Anteil des horizontalen Astes des intraparietalen Sulcus (PIPS)
- Verbindung des intraparietalen mit dem transversen occipitalen Sulcus (IPTO)

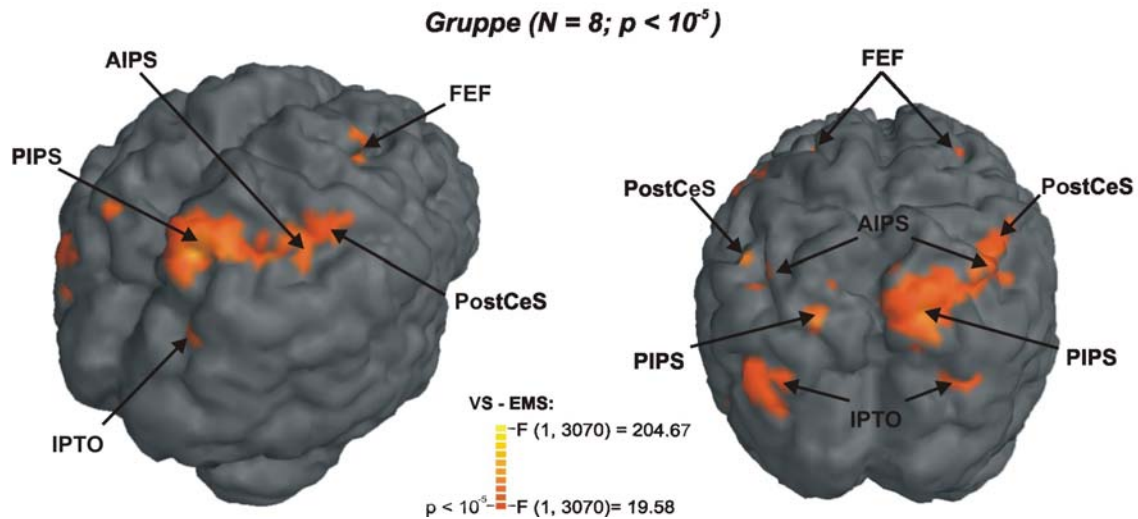


Abbildung 5.2

Aktivierungsmuster VS versus EMS (Gruppenanalyse). Die Aktivierungskarte ist auf einer geglätteten Rekonstruktion einer individuellen corticalen Oberfläche abgebildet. Links: Dorsolaterale Ansicht; rechts: dorsoposteriore Ansicht. Die posteriore parietale Aktivierung ist in der rechten Hemisphäre größer als in der linken, aber besitzt korrespondierende Aktivierungsmaxima in beiden Hemisphären.

Die anatomische Position und die Talairach-Koordinaten von AIPS, PIPS und IPTO stimmen gut mit den drei getrennte Subregionen des PPC überein, die Corbetta et al. (1998) während räumlicher Aufmerksamkeitsverschiebungen aktiviert fanden. Allerdings sind AIPS, PIPS und IPTO Teil einer großen aktivierten Region im PPC. Deswegen sollte untersucht werden, ob die Verschmelzung von postcentralem Sulcus, AIPS, PIPS und IPTO zu einem parietalen Komplex das Ergebnis der räumlichen Glättung infolge der Überlagerung von Aktivierungen in mehreren individuellen Gehirnen ist oder tatsächlich die individuelle funktionelle Neuroanatomie widerspiegelt. Dazu wurden die Aktivierungen von fünf Probanden einzeln auf die Rekonstruktionen ihrer individuellen corticalen Oberfläche projiziert.

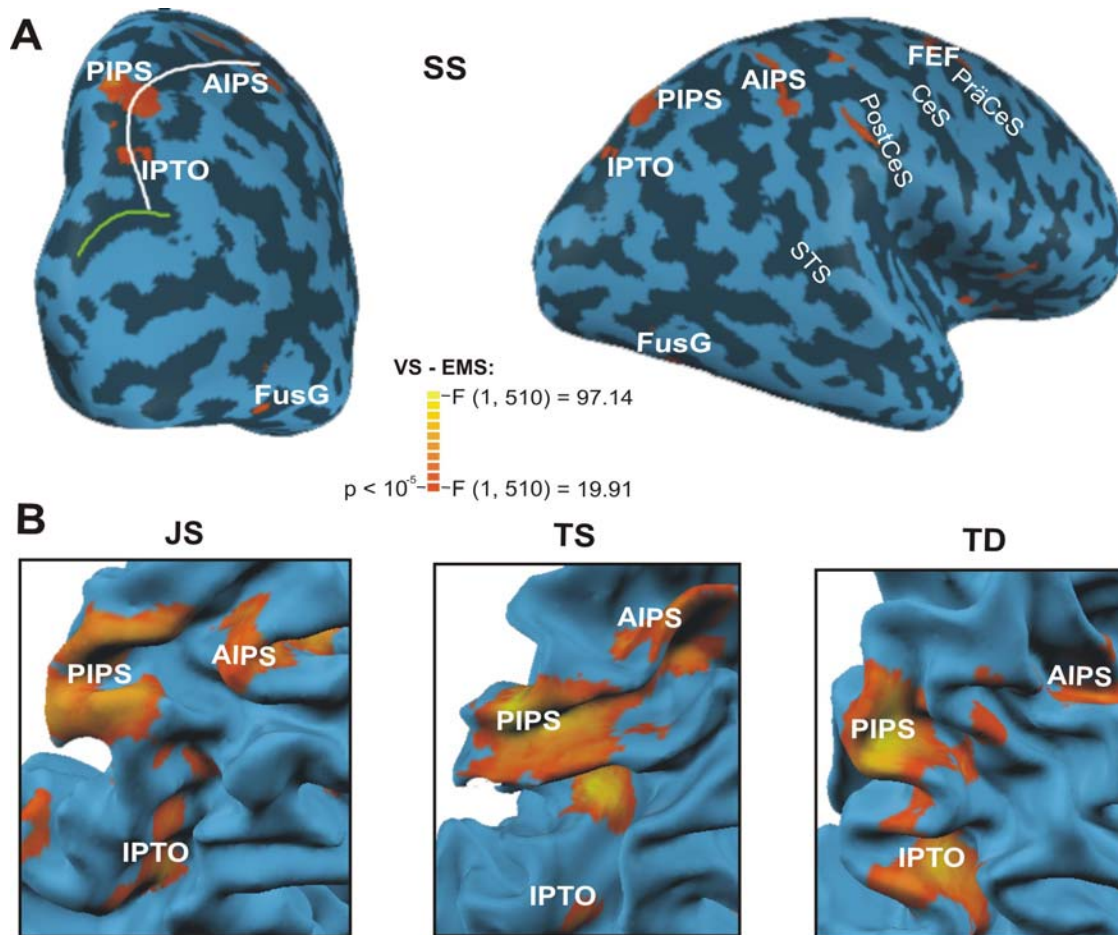


Abbildung 5.3

Aktivierungsmuster VS versus EMS (Analyse einzelner Probanden). **A** Entfaltete rechte Hemisphäre von SS mit der darauf abgebildeten Aktivierungskarte. Links: posteriore Ansicht; rechts: laterale Ansicht. Die weiße Linie markiert den Fundus des intraparietalen Sulcus, die grüne Linie markiert den Fundus des transversen occipitalen Sulcus. Weitere Strukturen sind mit weißem Text markiert: PräCeS, präcentraler Sulcus; CeS, zentraler Sulcus; PostCeS, postcentraler Sulcus; STS, superiorer temporaler Sulcus; FusG, fusiformer Gyus. **B** Vergrößerte parietale Ausschnitte der Aktivierungsmuster auf der gefalteten corticalen Oberfläche von JS, TS und TD. Siehe Abbildung 5.2 für Abkürzungen.

In Abbildung 5.3 sind corticale Oberflächenrekonstruktionen mit darauf projizierten individuellen Aktivierungskarten für den Vergleich von VS und EMS bei einem restriktiven Signifikanzkriterium von $P < 10^{-5}$ dargestellt. Abbildung 5.3 A zeigt exemplarisch das Aktivierungsmuster eines Probanden auf der entfalteten corticalen Oberfläche. Das FEF sowie AIPS, PIPS und IPTO waren bei diesem Probanden aktiviert. Eine weitere Aktivierung ist im fusiformen Gyus zu erkennen. Abbildung 5.3 B stellt die Aktivierungen bei drei weiteren Probanden auf einem vergrößerten Ausschnitt des PPC-Bereichs aus der gefalteten corticalen Oberfläche dar. Diese Abbildung illustriert erstens die Replizierbarkeit der Aktivierung von drei getrennten

Subregionen des IPS und zweitens die Tatsache, dass PIPS in den untersuchten Hemisphären durchgehend von den drei Subregionen am weitesten aus dem IPS auf die Konvexität des benachbarten superioren parietalen Lobulus ausgedehnt war.

Die Replizierbarkeit der Aktivierung jedes der getesteten Areale über die zehn Hemisphären der Probanden war hoch: Das FEF, der ventrale präcentrale Sulcus, der postcentrale Sulcus, PIPS und IPTO waren in allen Hemisphären aktiviert. AIPS war in acht der zehn Hemisphären aktiviert.

In sechs Hemisphären fand sich außerdem bei $P < 10^{-5}$ eine Aktivierung im inferioren temporalen Cortex. Diese war im lateralen Anteil des fusiformen Gyrus lokalisiert. Die mittleren Talairach-Koordinaten der Aktivierungsmaxima sind: $\langle x \rangle = 41/-48$ ($SD = 4/6$), $\langle y \rangle = -64/-64$, ($SD = 7/2$), $\langle z \rangle = -9/-7$, ($SD = 9/3$) (rechte/linke Hemisphäre). Weniger replizierbare Aktivierungen fanden sich in den folgenden Arealen (mit N, Anzahl der Probanden mit signifikanter Aktivierung in mindestens einer Hemisphäre): anteriorer cingulärer Cortex ($N = 3$), rechter dorsolateraler PFC (BA 46/9; $N = 2$), medialer superiorer frontaler Gyrus ($N = 3$) und anteriorer insulärer Cortex ($N = 3$).

Anschließend wurde in jedem Areal jedes Probanden das „rohe“ (ungeglättete) MR-Signal von FEF, AIPS, PIPS und IPTO jeweils über alle aktivierten Voxel und die Durchläufe gemittelt. Die resultierenden Zeitverläufe sind exemplarisch für die vier Areale der rechten Hemisphäre eines Probanden in Abbildung 5.4 dargestellt. Im MR-Signal aller vier Areale (am deutlichsten in dem von PIPS) ist eine Modulation durch die experimentelle Bedingung erkennbar: Änderungen der Signalintensität reflektierten vor allem die Wechsel zwischen beiden Suchaufgaben. Diese Änderungen waren im Verhältnis zum Rauschen relativ klein: Sie betragen im Mittel in allen Arealen aller Probanden weniger als 1% (normalisiert auf die Signalintensität der Kontrollbedingung) und in den meisten Fällen weniger als 0,5%. Es ist wichtig zu beachten, dass sie die Wechsel zwischen zwei visuellen Suchen in physikalisch annähernd identischen Reizmustern reflektieren.

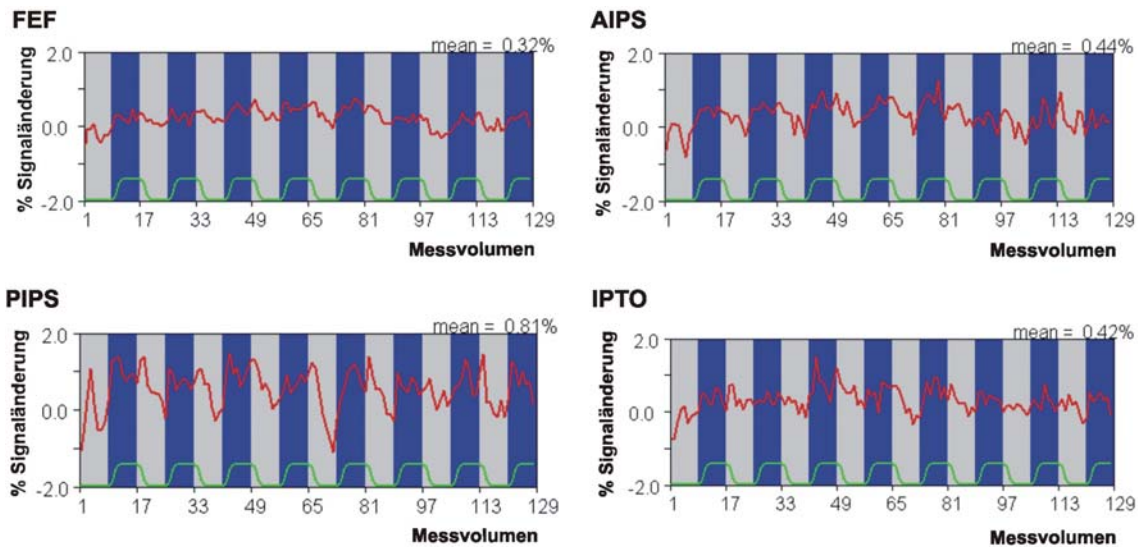


Abbildung 5.4

Mittlerer MR-Zeitverlauf rechtshemisphärischer Areale des Probanden TS in Experiment 1. Die blau unterlegten Intervalle repräsentieren Blöcke der Experimentalbedingung (VS), die weiß unterlegten der Kontrollbedingung (EMS). Die grüne Linie repräsentiert den Prädiktor für den Effekt von Interesse (g_{VS}). Die Signalintensität ist auf den Mittelwert der Kontrollbedingung normalisiert. Die mittlere Signalanstieg in VS („mean“) ist oberhalb jedes Zeitverlaufs angegeben.

5.3.3 Diskussion

Der RT-Unterschied zwischen VS und EMS (jeweils bei einer Objektanzahl von vier) ist im Einklang mit der größeren Steigung der (RT x Objektanzahl)-Funktionen von VS als der von EMS in der psychophysischen Validierung dieser Aufgaben (s. Abschnitt 5.1). Dieser Unterschied sollte die eingesetzten Selektionsprozesse sowie den Prozess der Merkmalsverknüpfung reflektieren. Dabei ist der fehlende Unterschied der Fehlerraten zwischen beiden Bedingungen von großer Bedeutung: Er schließt die Möglichkeit aus, dass die differentiellen Aktivierungen durch die Prozessierung von Fehlern mitbedingt sein könnten (s. Abschnitt 4.1.1).

Mit dem RT-Anstieg gingen in Experiment 1 Anstiege der MR-Signalintensität einher, die im dorsalen präcentralen Sulcus, AIPS, PIPS und IPTO besonders replizierbar waren. Diese Signalanstiege waren relativ gering. Folglich sind auch die R-Werte in den entsprechenden Voxeln relativ klein. Die Tatsache, dass solche subtilen Aktivierungen dem Signifikanzkriterium von $P < 10^{-5}$ genügen, ist durch die große Anzahl der Messwiederholungen (512 pro Proband) bedingt: Die Signifikanz experimenteller Effekte hängt von der Anzahl der Messwiederholungen ab [s. Abschnitt 4.1.3.2,

Gleichung (8)].

Die Region im dorsalen Anteil des präcentralen Sulcus entspricht dabei in ihrer Lokalisation eindeutig dem humanen Analogon des FEF (Corbetta; 1998; Paus, 1996; Courtney et al., 1998; Beauchamp et al., 2001). Die im ventralen Anteil des Sulcus gelegene, hier aktivierte Region wird ebenfalls regelmäßig während der Ausführung visuell gesteuerter Sakkaden und verdeckter Aufmerksamkeitsverschiebungen aktiviert; es scheint sich dabei neueren Studien zufolge um ein weiteres, vom FEF getrenntes, visuomotorisches Areal des präcentralen Sulcus zu handeln (Corbetta; 1998; Beauchamp et al., 2001). Das Areal des medialen Anteils des superioren frontalen Gyrus stimmt in seiner Lokalisation mit der des humanen supplementären Augenfeldes (SEF) überein (Grosbras *et al.* 1999).

Die vorliegenden Ergebnisse gaben keinen Anhalt für eine selektive Beteiligung des *rechten* PPC an der Kontrolle visueller Suche, wie sie von einer früheren Studie nahegelegt wurde (Corbetta et al., 1995). Die aktivierte PPC-Region hatte jedoch in der rechten Hemisphäre eine größere Ausdehnung als in der linken. Dieser Befund stimmt grundsätzlich mit der Prädominanz der rechten Hemisphäre bei der Kontrolle räumlicher Aufmerksamkeit überein (Mesulam, 1999), spricht aber eher für einen *quantitativen* als für einen *qualitativen* Unterschied des Beitrags beider PPCs. Wegen der guten Übereinstimmung der Talairach-Koordinaten der Aktivierungsmaxima in den Analysen individueller Gehirne und in der Gruppenanalyse ist davon auszugehen, dass die getrennten parietalen Aktivierungen der individuellen Gehirne den Aktivierungsmaxima in der Gruppenanalyse zugrunde liegen. Die durchgehende Trennung der parietalen Aktivierungsmaxima auf der Ebene individueller Probanden ist ein Indiz dafür, dass AIPS, PIPS und IPTO getrennte funktionelle Areale des PPC darstellen könnten. Dafür spricht auch die Koaktivierung derselben drei Areale während räumlicher Aufmerksamkeitsverschiebungen (Corbetta et al., 1998). Diese Vermutung kann allerdings nur durch eine Dissoziation ihrer Aktivierung in anderen Experimenten bestätigt werden (Donner et al., eingereicht).

Die im ITC aktivierten Areale (insbesondere der laterale okzipitale Cortex und der fusiforme Gyrus) gehören zu einem als LO bezeichneten Komplex von Arealen mit objektspezifischen visuellen Antworten. Der LO-Komplex enthält nach gängiger Vorstellung die humanen Analoga der Areale TE und TEO im ITC des Makaken (Malach et al., 1995; Tanaka, 1998, Tootell et al., 1998; s. auch Abbildung 2.3). Die

Koaktivierung der Areale des okzipito-parietalen und des okzipito-temporalen Pfades reflektiert ein wichtiges Prinzip: Die Objekterkennung in komplexen visuellen Szenen basiert auf der *Interaktion* beider Pfade (Robertson et al., 1997; Robertson, 1998; Rees et al., 2002). Die LO-Aktivierung in dem aktuelle Experiment könnte insbesondere den *Effekt* der frontoparietalen Aktivität im okzipito-temporalen Pfad darstellen.

5.4 Kontrollexperiment 3: Kartierung des Sakkadensystems

Aus den in Kapitel 2 angeführten Gründen war der Bezug der neuronalen Substrate von Selektionsmechanismen der Suche zum corticalen Sakkadensystem für diese Arbeit von besonderem Interesse. Insbesondere das Analog des Makaken-FEF im menschlichen Gehirn ist bereits gut charakterisiert. Nach einer von Paus (1996) durchgeführten Metaanalyse funktioneller Bildgebungsstudien zu visuell gesteuerten Sakkaden befindet sich das FEF in der Verbindung des präcentralen und des superioren frontalen Sulcus. Für diese Lokalisation sprechen auch eine nachfolgende Metaanalyse Corbettas (1998) sowie eine besonders sorgfältige jüngere fMRT-Studie (Beauchamp et al., 2001). Das FEF lässt sich also (ähnlich wie V1 im Sulcus calcarinus) hinreichend verlässlich durch die individuelle Neuroanatomie auf der individuellen corticalen Oberfläche kartieren. Wegen der besonderen Bedeutung des Bezugs der Aktivierungen während der Suche zur Lokalisation des Sakkadensystems sollten die corticalen Areale dieses Systems jedoch zusätzlich bei zwei Probanden *funktionell* kartiert werden. Dazu wurde das fMRT-Signal gemessen, während die Probanden alternierend visuell gesteuerte Sakkaden durchführten und einen zentralen Punkt fixierten.

5.4.1 Methode

5.4.1.1 Probanden

Die Probanden JS und TD nahmen an diesem Kontrollexperiment teil.

5.4.1.2 Reize und Geräte

Die Reize bestanden aus einem blassen Lichtpunkt (Durchmesser: 0.2°), der seine Position in der Experimentalbedingung (SAK) diskret änderte ($f = 2 \text{ Hz}$) und während der Kontrollbedingung (FIX) in der Bildmitte stillstand. Die Reize wurden auf einem PC generiert und durch die *Ober2*® Software präsentiert.

5.4.1.3 Prozedur

Die Probanden wurden instruiert, in SAK den Positionsänderungen des Punktes mit den Augen zu folgen und in FIX den stillstehenden Punkt zu fixieren. In diesen Experimenten wurden in den EPI-Messungen nur 10 transversale Schichten aufgenommen. Diese waren so positioniert, dass sich der gesamte frontale und parietale Cortex des Probanden im Messvolumen befanden. Die Meßwiederholungszeit betrug 2 s. Während der 132 EPI-Messungen eines Durchlaufs wechselten 16 Aufgabenblöcke einander ab (Gesamtdauer: 264 s). Bei beiden Probanden wurden funktionelle Daten aus zwei Durchläufen gewonnen (je 256 ausgewertete Volumina).

5.4.2 Resultate

Nach der Berechnung der Aktivierungskarten für den Effekt von SAK in beiden Probanden wurden diese Karten für einen anatomischen Vergleich mit den Aktivierungskarten für den Effekt von VS aus Experiment 1 überlagert. Voxel, die in beiden Bedingungen aktiviert waren, wurden gelb dargestellt. Voxel, die nur in (VS – EMS) aktiviert waren, wurden blau, und Voxel, die nur in (SAK – FIX) aktiviert waren, wurden rot dargestellt. Abbildung 5.5 zeigt die Überlagerung der Aktivierungskarten eines Probanden auf der gefalteten corticalen Oberfläche. Die während VS aktivierte Region im dorsalen präcentralen Sulcus überlappte bei beiden Probanden mit einer während SAK aktivierten Region. Deutliche überlappende Aktivierungen fanden sich bei beiden auch im PPC; diese waren in AIPS, PIPS und IPTO lokalisiert und in PIPS besonders deutlich ausgeprägt. Regionen mit kleinerer Überlappung befanden sich im superioren temporalen Sulcus und im ventralen Anteil des präcentralen Sulcus. Eine größere, überwiegend während SAK aktivierte Region war im Cuneus lokalisiert.

5.4.3 Diskussion

Die diskreten Positionsänderungen des Lichtpunktes waren für die Probanden nur durch den Einsatz von Sakkaden zu verfolgen. Deswegen kann (auch ohne das Vorliegen entsprechender Verhaltensdaten) davon ausgegangen werden, dass die in diesem Experiment gemessenen differentiellen Aktivierungen den Einsatz von Sakkaden reflektieren. Zwar induzierten die retinalen Bildverschiebungen des Lichtpunktes *vor* und die des Hintergrundes *während* der Sakkade notwendigerweise ein visuelles Bewegungssignal. Dies wurde jedoch durch die geringe Salienz des Punktes und die Beschränkung des Gesichtsfeldes minimiert (Brandt et al., 1999). Die differentiellen

Aktivierungen zwischen SAK und FIX sollten deswegen nur einen sehr geringen Anteil sensorischer Aktivität enthalten. Die Aufmerksamkeitsanforderungen von SAK waren außerdem minimal: die Reizmuster enthielten keine Distraktoren, die eine visuelle Selektion notwendig gemacht hätten. Folglich reflektieren die Aktivierungen vorwiegend jene okulomotorischen Prozesse, die der *Exekution* von Sakkaden zugrunde liegen.

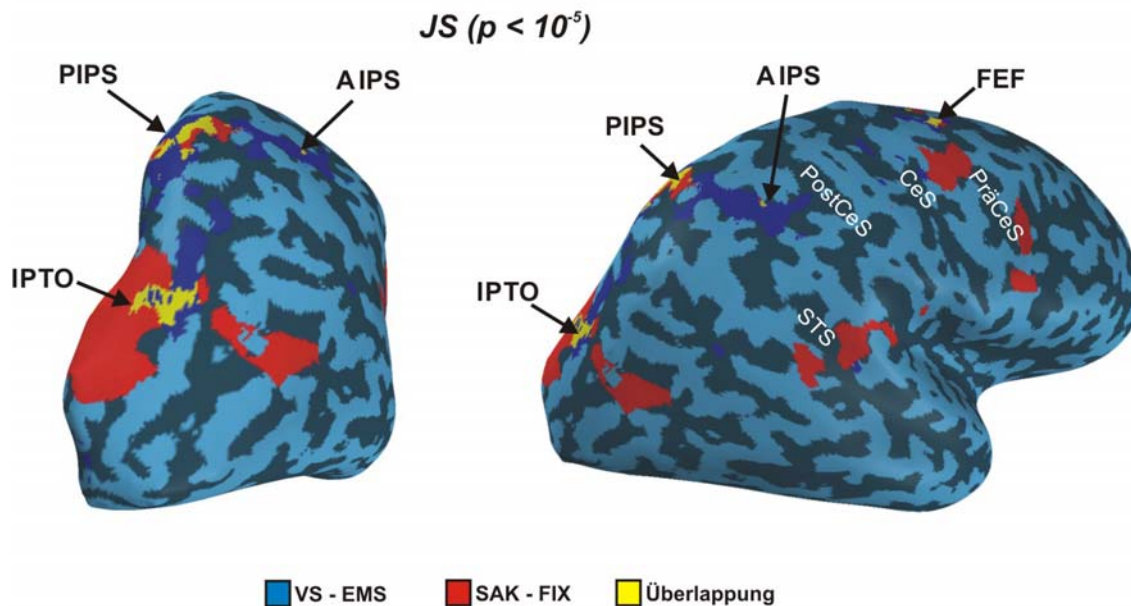


Abbildung 5.5

Überlagerung der Aktivierungen während VS und SAK des Probanden JS. Die Aktivierungskarten sind auf die entfaltete Cortexoberfläche projiziert. Links: posteriore; rechts: laterale Ansicht.

Das FEF ist nach funktionellen Kriterien als das am weitesten posterior im frontalen Cortex lokalisierte Areal definiert, das während der Ausführung visuell gesteuerter Sakkaden aktiviert wird (Paus, 1996). Wie in anderen Studien (s. Corbetta, 1998, für eine Metaanalyse) galt dies in diesem Experiment für zwei Regionen im dorsalen und ventralen Anteil des präcentralen Sulcus. Nach neueren Studien entspricht die dorsale Region dem humanen FEF im engeren Sinne (Corbetta et al., 1998; Beauchamp et al., 2001). Dort fand sich eine deutliche Aktivitätsüberlappung zwischen (SAK - FIX) und (VS - EMS). Dieser Befund wurde als eindeutige Bestätigung der (zuvor allein auf anatomischen Kriterien basierenden) Zuschreibung der entsprechenden VS-Aktivierung zum FEF gewertet.

Auch die überlappende Aktivierung in den drei IPS-Subregionen entspricht den Ergebnissen anderer Studien des corticalen Sakkadensystems und seiner Überlappung

mit dem Netzwerk für visuell-räumliche Aufmerksamkeit (Corbetta et al., 1998; Gitelman et al., 1999; Beauchamp, 2001). Die ausgeprägte Aktivierung von PIPS in diesem Experiment deutet auf eine besondere Rolle dieses Areals hin. Es wurde vorgeschlagen, dass PIPS das humane Analogon des Makaken-Areals LIP ist (Corbetta, 1998; Corbetta et al., 1998), das als potentielle corticale Salienzkarte eine wichtige Rolle in der visuell-räumlichen Selektion spielt (Gottlieb et al., 1998; Colby & Goldberg, 1999). Einige Neuronen dieses Areals sind aber vermutlich auch unmittelbar in die Planung von Sakkaden involviert (Andersen, 1995).

5.5 Experiment 2: Schwierige Merkmalssuche versus einfache Merkmalssuche

In Experiment 2 sollte die corticale Aktivität zwischen SMS und EMS verglichen werden, um zu prüfen, ob das frontoparietale Netzwerk auch unabhängig von dem Prozess der Merkmalsintegration zur visuellen Selektion bei der Suche beiträgt (Frage 3).

5.5.1 Methode

5.5.1.1 Probanden

Alle acht Probanden nahmen an dem Experiment teil.

5.5.1.2 Reize und Geräte

Reize und Geräte sind in Abschnitt 4.3 beschrieben.

5.5.1.3 . Prozedur

Mit Ausnahme der unterschiedlichen Experimentalbedingung (SMS statt VS) gelten alle Angaben, die für die Prozedur in Experiment 1 gemacht wurden. Dies betrifft insbesondere die Verteilung von „Ziel-abwesend-“ und „Ziel-anwesend-Durchgängen“ und Zielpositionen innerhalb der Aufgabenblöcke.

5.5.2 Resultate

5.5.2.1 Psychophysik

Die Probanden bewältigten auch VS und EMS während der fMRT-Messungen von Experiment 2 mit hoher Genauigkeit: sie antworteten in der Bedingung EMS in 95,83%

und in der Bedingung SMS in 95,31% der Durchgänge richtig. Die mittlere RT betrug in SMS 535,84 ms (SD: 45,73 ms) und in EMS 442,87 ms (SD: 31,35 ms). Der Unterschied der Fehlerraten zwischen VS und EMS war nicht signifikant (*Wilcoxon's T = 0, P < 0,01*). Damit sind auch in Experiment 2 beide Voraussetzungen für den Vergleich der RT aus den beiden Bedingungen erfüllt (s. Abschnitt 4.1.1). Die RT war in SMS signifikant länger als in EMS (*Wilcoxon's T = 0, P < 0,01*).

Innerhalb von SMS wurden die RT-Mittelwerte zwischen „Ziel-anwesend-Durchgängen“ mit hellen (gelben) Zielen und dunklen (blauen) Zielen mit einem Wilcoxon-Test verglichen, um die Hypothese der Luminanzabhängigkeit der Zielsalienz zu testen (s. 4.1.2.5; Nothdurft, 1993). Die RT war in den Durchgängen mit dunklen Zielen länger (*Wilcoxon's T = 0, P < 0,01*).

5.5.2.2 fMRT

Die nach der Gruppenanalyse während SMS relativ zu EMS aktivierten Areale sind in Tabelle 5.3 angegeben und in Abbildung 5.6 dargestellt. Während SMS fanden sich insbesondere Aktivierungen in ähnlichen Regionen des PFC, PPC und LO wie während VS in Experiment 1. Die PPC-Aktivierung war auch während SMS eindeutig bilateral ausgeprägt und enthielt mehr Voxel in der rechten (19490 Voxel) als in der linken (6571 Voxel) Hemisphäre.

5.5.3 Diskussion

Der RT-Unterschied (bei einer Objektanzahl von vier) ist im Einklang mit der größeren Steigung der Suchfunktion von VS als der von EMS in der psychophysischen Validierung dieser Aufgaben (s. Abschnitt 5.1). Er sollte - im Gegensatz zu dem Unterschied zwischen VS und EMS in Experiment 1 - nur die Unterschiede der eingesetzten Selektionsprozesse und nicht den Prozess der Merkmalsverknüpfung reflektieren. Dabei schließt auch hier der fehlende Unterschied der Fehlerraten die Möglichkeit aus, dass die aus dem Vergleich resultierenden differentiellen Aktivierungen mit Fehlern assoziiert sind (s. Abschnitt 4.1.1).

Die in der psychophysischen Validierung festgestellte größere Schwierigkeit von SMS als von EMS wurde durch eine luminanzbedingte geringe relative Salienz der blauen Ziele in SMS erklärt (s. Abschnitte 4.3.1.5, sowie Nothdurft, 1993). Diese Erklärung wird durch den RT-Unterschied zwischen Durchgängen mit gelben und blauen Zielen untermauert.

Areal	BA		x	y	z	V
Frontaler Cortex						
SFG med			2	4	48	978
PreCeS dors	6	R	37	-8	48	4075†
	6	L	-25	-8	50	68
PreCeS vent	6	R	41	-2	21	
	6	L	-46	-4	28	1090
MFG	9	R	35	16	27	617
MFG	46	R	34	45	23	2380
Insula ant		R	32	16	-1	2522
		L	-37	15	3	647
Parietaler Cortex						
PostCeS	5	R	37	-50	47	19490‡
	5	L	-42	-53	51	6571‡
AIPS	7	R	32	-57	48	
	7	L	-38	-61	45	
PIPS	7	R	10	-73	45	
	7	L	-19	-67	45	
IPTO	19	R	18	-73	27	
	19	L	-23	-74	29	
Temporaler / okzipitaler Cortex						
FusG med	19/37	L	-10	-70	-19	78
FusG lat	19/37	R	39	-65	-8	25
	19/37	L	-39	-71	-7	418

Tabelle 5.3

Talairach-Koordinaten (in mm): SMS versus EMS, Gruppe. Alle bei $P < 10^{-4}$ aktivierten Areale sind angegeben. Abkürzungen: V, Volumen (Anzahl von Voxeln à 1mm^3); R, rechte Hemisphäre; L, linke Hemisphäre; med, medialer Anteil; lat, lateraler Anteil; dors, dorsaler Anteil; vent, ventraler Anteil; ant, anteriorer Anteil; SFG, superiorer frontaler Gyrus; MFG, medialer frontaler Gyrus; PreCeS, präcentraler Sulcus; PostCeS, postcentraler Sulcus; FusG, fusiformer Gyrus. †Inkl. PreCeS vent. ‡Inkl. APIS, PIPS und IPTO. (Die Volumina sind für den dorsalen und ventralen Anteil des PreCeS der rechten Hemisphäre und für die PPC-Regionen beider Hemisphären zusammen angegeben, weil diese bei $P < 10^{-4}$ verbunden waren.)

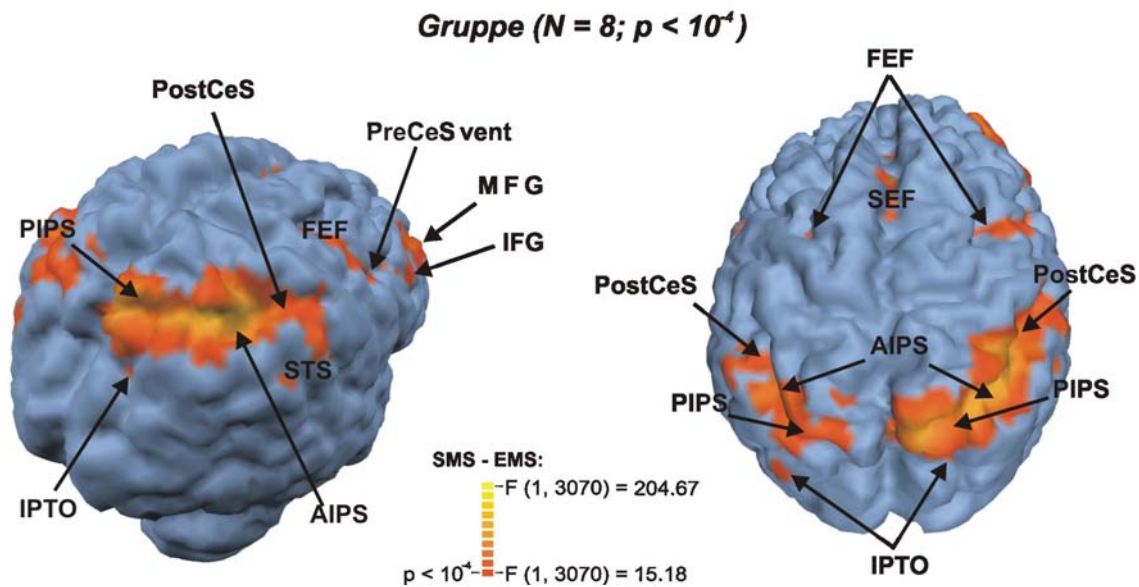


Abbildung 5.6

Aktivierungsmuster SMS versus EMS (Gruppenanalyse). Die Aktivierungskarte ist hier und in der Folge auf demselben Gehirn wie in Abbildung 5.2 dargestellt. Links: Dorsolaterale Ansicht; rechts: dorsoposteriore Ansicht.

Mit dem RT-Anstieg gingen in Experiment 2 Anstiege der MR-Signalintensität in ähnlichen Arealen einher wie in Experiment 1, insbesondere auch im FEF, AIPS, PIPS und IPTO. Wie die Ergebnisse von Experiment 1 sprechen auch die Resultate von Experiment 2 für einen bilaterale PPC-Beteiligung an der Suche mit einer graduellen Asymmetrie zugunsten der rechten Hemisphäre.

5.6 Vergleich von Experiment 1 und Experiment 2

Experiment 2 zeigte eindeutig eine Beteiligung des FEF und verschiedener Areale des PPC an SMS. Insgesamt hatte das Aktivierungsmuster eine große Ähnlichkeit zum Aktivierungsmuster aus Experiment 1. Im Fall von Experiment 2 reflektierten die Aktivierungen jedoch *nicht* den Prozess der Merkmalsintegration. Der direkte Vergleich der Aktivierungen von FEF und PPC-Subregionen während VS und SMS erlaubte zu entscheiden, ob die Aktivierung der während der VS aktivierten Areale des PPC und das FEF auch (und in gleichem Ausmaß) an SMS beteiligt sind. Dies war für die Prüfung der Notwendigkeit der Merkmalsverknüpfung für die Beteiligung des frontoparietalen Netzwerkes an der Suche (**Frage 3**) besonders aussagekräftig. Dazu wurden die Aktivierungen in den Arealen von Interesse (FEF, AIPS, PIPS, IPTO) zunächst hinsichtlich ihrer Lage und anschließend quantitativ hinsichtlich ihrer Signalamplituden

verglichen.

5.6.1 Resultate

5.6.1.1 Psychophysik

Die RT-Mittelwerte jedes Durchlaufs aus den Experimenten 1 und 2 wurden z-transformiert, um die RTs zwischen VS und SMS (die aus unterschiedlichen Sitzungen stammten) auf die gleiche Weise zu vergleichen, wie das fMRT-Signal (s. 4.1.3). Die z-Werte der RTs aus VS und SMS unterschieden sich einem t-Test zufolge nicht signifikant [$t(31) = 0,471, P = 0,641$].

5.6.1.2 fMRT

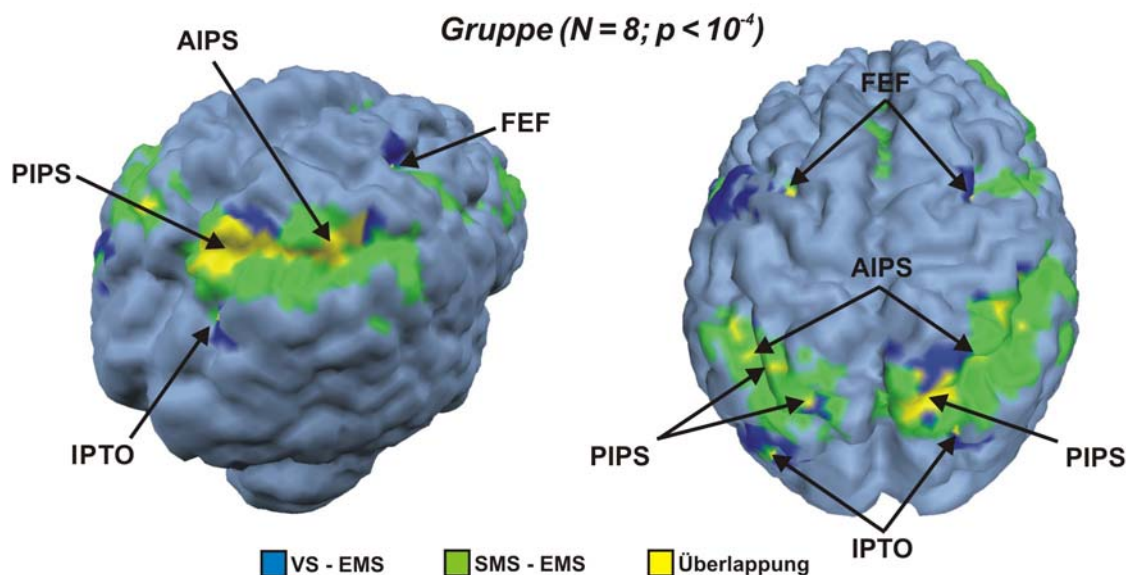


Abbildung 5.7

Überlagerung der Aktivierungen während VS und SMS (Gruppenanalyse). links: dorsolaterale Ansicht; rechts: dorsoposteriore Ansicht).

Die Aktivierungskarten für die Effekte von VS wurden für einen anatomischen Vergleich überlagert. Wieder wurden jene Voxel, die in beiden Bedingungen aktiviert waren, gelb dargestellt. Für Voxel, die nur in (VS – EMS) aktiviert waren, wurde blau und für solche, die nur in (SMS – EMS) aktiviert waren, grün verwendet. Abbildung 5.7 zeigt die Überlagerung der Gruppen-Aktivierungskarten. Überlappende Aktivierungen während VS *und* SMS waren von besonderem Interesse.

Regionen mit überlappender Aktivierung fanden sich in beiden Hemisphären in allen in der Gruppenanalyse von Experiment 1 aktivierten Arealen: FEF, ventraler Anteil des

präcentralen Sulcus, postcentraler Sulcus, AIPS, PIPS und IPTO. Tabelle 5.4 enthält die Talairach-Koordinaten des Massenschwerpunktes der Voxelgruppen mit überlappender Aktivierung. Selektiv während VS und SMS aktivierte Regionen waren im dorsolateralen PFC (BA 46/9), im ventralen präcentralen Sulcus und auf der Konvexität der Gyri in der Nachbarschaft der IPS-Überlappungen lokalisiert (superiorer und inferiorer parietaler Lobulus).

Areal	BA		x	y	z
Frontaler Cortex					
PreCeS dors	6	R	23	-11	49
	6	L	-26	-8	48
	6	L	-53	-4	39
PreCeS vent	6	L	-37	-5	28
Parietaler Cortex					
PostCeS	5	R	38	-47	48
	5	L	-43	-50	52
AIPS	7	R	30	-56	48
	7	L	-40	-56	52
PIPS	7	R	13	-65	48
	7	L	-18	-71	46
IPTO	19	R	22	-71	27
	19	L	-32	-74	21

Tabelle 5.4

Talairach-Koordinaten (in mm): Überlappung von VS und SMS, Gruppe ($P < 10^{-4}$). Alle Areale mit überlappender Aktivierung bei dem Signifikanzkriterium sind angegeben. Die Einheit ist mm im Talairach-Raum. Abkürzungen: BA, Brodman-Areal; V, Volumen (Anzahl von Voxeln à 1mm^3); R, rechte Hemisphäre; L, linke Hemisphäre; FEF, Frontales Augenfeld; PreCeS, präcentraler Sulcus; PostCeS, postcentraler Sulcus; IPS, intraparietaler Sulcus; IPTO, Verbindung des intraparietalen Sulcus mit dem transversen okzipitalen Sulcus.

Die Replizierbarkeit der Überlappung über die einzelnen Probanden sollte untersucht werden. Deswegen wurden die entsprechenden statistischen Karten auf die individuellen Rekonstruktionen der corticalen Oberflächen projiziert. Abbildung 5.8 zeigt die corticalen Oberflächen eines Probanden mit Überlagerung der Aktivierungskarten. Auch in den individuellen Gehirnen fand sich eine durchgehende Überlappung der Aktivierungen in FEF, AIPS, PIPS und IPTO. Von den zehn individuell untersuchten Hemisphären zeigten acht eine Überlappung der Aktivierung in AIPS und PIPS. Sieben

Hemisphären zeigten eine Überlappung im FEF und in IPTO.

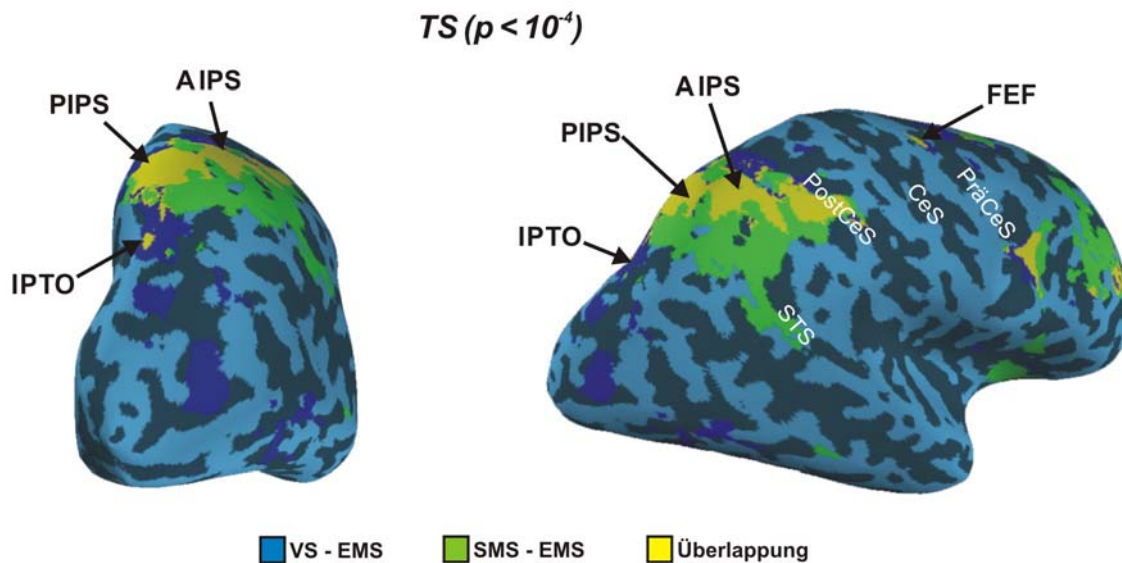


Abbildung 5.8

Überlagerung der Aktivierungen während VS und SMS bei dem Probanden TS. Die Aktivierungskarten sind auf die entfaltete corticale Oberfläche projiziert. Links: dorsoposteriore Ansicht; rechts: laterale Ansicht. Markierte Sulci: PreCeS, präcentraler Sulcus; CeS, zentraler Sulcus; PostCeS, postcentraler Sulcus; STS, superiorer temporaler Sulcus.

Die *Stärke* der Modulation des fMRT-Signals sollte nun zwischen beiden Suchbedingungen verglichen werden. Dazu wurde zunächst innerhalb des GLMs für jeden Voxel der Kontrast von VS und SMS berechnet und als Falschfarbe auf einer neuen statistischen Karte dargestellt. Abbildung 5.9 zeigt diese Kontrastkarte für eine Subgruppe aus fünf Probanden¹⁷. Die Modulationsstärken von VS und SMS unterschieden sich in den meisten aktivierten Voxeln im Verlauf des intraparietalen Sulcus und im FEF nicht wesentlich (gelbliche und bläuliche Farbtöne) und nur in sehr wenigen Voxeln stark (rötlich beziehungsweise grünlich). Abbildung 5.10 zeigt exemplarisch die Kontrastkarte für einen Probanden. Das Ergebnismuster war über alle untersuchten Probanden konstant: Die Aktivität von Voxeln in FEF, AIPS, PIPS und IPTO wurde in VS und SMS nicht wesentlich unterschiedlich moduliert.

¹⁷ Diese konnte wegen einer Limitierung der *Software* nicht für alle acht Probanden berechnet werden.

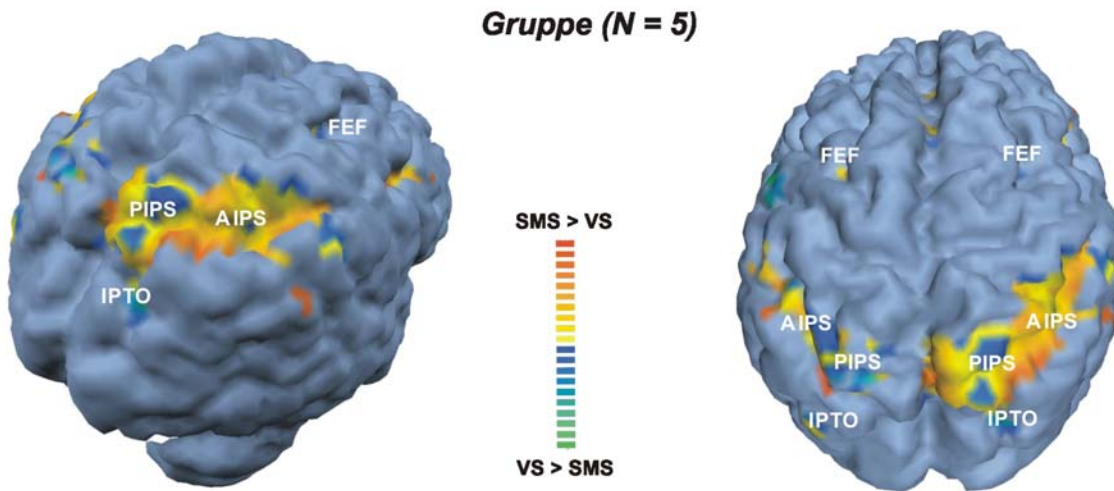


Abbildung 5.9

Kontrast der Modulationsstärke von VS und SMS (Gruppenanalyse). Der Kontrast ist nur für jene Voxel angezeigt, deren Aktivierung durch beide Bedingungen dem Signifikanzkriterium von $P < 10^{-8}$ genügte.

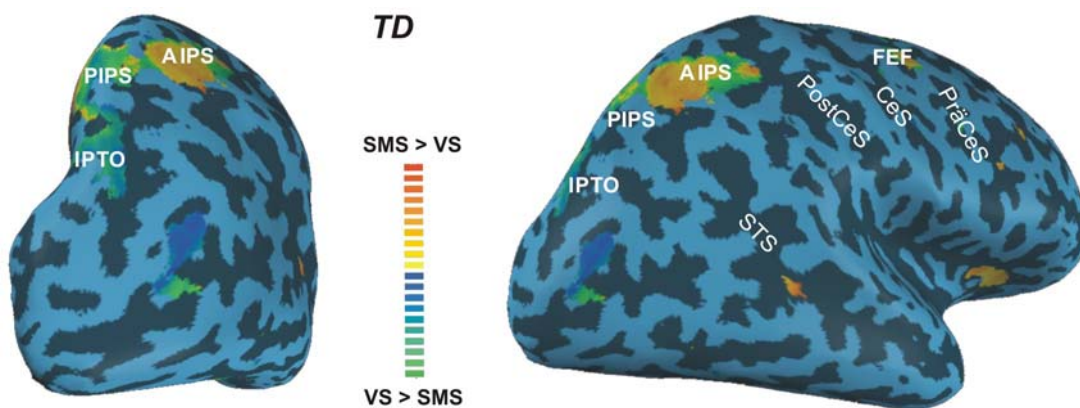


Abbildung 5.10

Kontrast der Modulationsstärke von VS und SMS bei dem Probanden TD. Signifikanzkriterium $P < 10^{-8}$. Links: posteriore Ansicht; rechts: laterale Ansicht. Markierte Sulci: PreCeS, präcentraler Sulcus; CeS, zentraler Sulcus; PostCeS, postcentraler Sulcus; STS, superiorer temporaler Sulcus.

In einem zweiten Schritt wurde für jedes Areal von Interesse getrennt getestet, ob sich, *gemittelt über alle Voxel*, die Modulationsstärken in VS und SMS unterschieden. Dazu wurden die während VS aktivierten Regionen in FEF, AIPS, PIPS und IPTO auf den corticalen Oberflächen markiert. Die markierten Flächen dienten dann als ROIs für die weitere Analyse der fMRT-Antworten. Abb 5.11 zeigt die ROIs auf den Hemisphären der Probanden JS, SS, TD und TS.

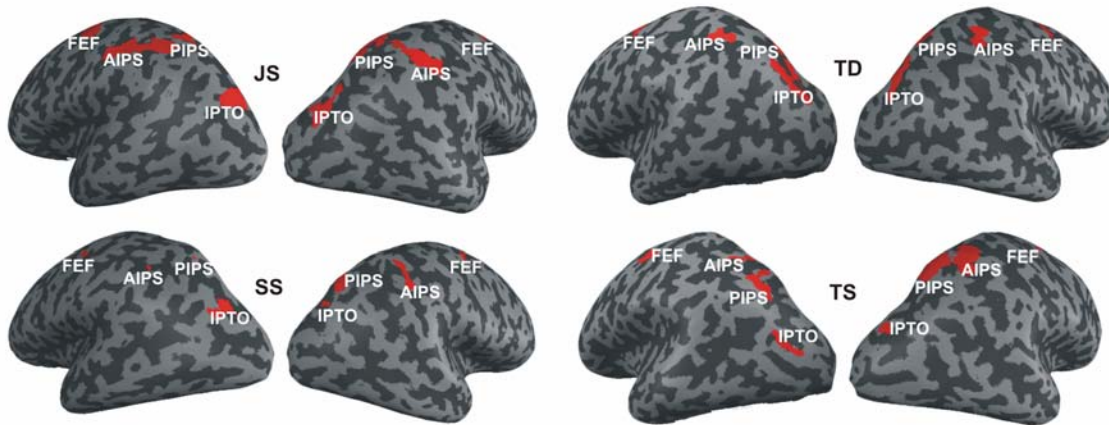


Abbildung 5.11

ROIs für den Vergleich der fMRT-Antworten in VS und SMS. Die während VS signifikant aktivierten Regionen dienten als ROIs. Sie wurden auf den corticalen Oberflächen markiert. Die ROIs (gelbe Markierungen) sind für vier Probanden auf den entfalteten Hemisphären gezeigt.

In jedem der vier markierten ROIs wurde das auf den Mittelwert der gemeinsamen Kontrollbedingung EMS normalisierte MR-Signal über alle Voxel des ROIs, alle Wiederholungen der Aufgabenblöcke (VS, SMS), beide Hemisphären, alle fünf Probanden und die acht Messwiederholungen *innerhalb* der Aufgabenblöcke gemittelt. Insbesondere wurde also das Signal jedes Areals über beide Hemisphären gemittelt. Dieses Vorgehen war wegen des Fehlens von a priori-Hypothesen über die Hemisphärenunterschiede der Antworten in VS und SMS und der in den Experimenten 1 und 2 festgestellten replizierbaren bilateralen Aktivierungen im PPC gerechtfertigt. Aufgrund der Verzögerung der hämodynamischen Antwort auf neuronale Aktivierung (Boynton et al., 1996) wurden für die Mittelung die jeweils um 6 s verzögerten Werte der Aufgabenblöcke verwendet. Das Blockdiagramm in Abbildung 5.12 zeigt die fMRT-Signalamplituden der ROIs während VS und SMS. In allen ROIs ist die Amplitude in beiden Bedingungen deutlich größer als 0 (vgl. Standardfehler).

Die resultierenden Mittelwerte wurden mit einem Wilcoxon-Test verglichen. Die Amplitude der Modulation war in AIPS während SMS höher als während VS (*Wilcoxon's* $T = 0$, $P < 0,01$). Dieser Befund stimmt gut mit den auf den Kontrastkarten erkennbaren Mustern überein. Dagegen war die Modulation in FEF und IPTO während VS stärker (FEF: *Wilcoxon's* $T = 1$, $P < 0,05$; IPTO: *Wilcoxon's* $T = 0$, $P < 0,01$). In PIPS war der Unterschied nicht signifikant (*Wilcoxon's* $T = 9$, $P = 0,25$).

5.6.2 Diskussion

Aufgrund des fehlenden Unterschiedes der Steigungen und RT-Achsenschnittpunkte der Suchfunktionen von VS und SMS in der psychophysischen Validierung waren beide Aufgaben in diesem Kontrollexperiment in ihren psychophysischen Charakteristika nicht unterscheidbar. Der fehlende RT-Unterschied zwischen VS und SMS bei einer Objektanzahl von vier während der Experimente 1 und 2 ist im Einklang mit diesem Ergebnis des Kontrollperiments.

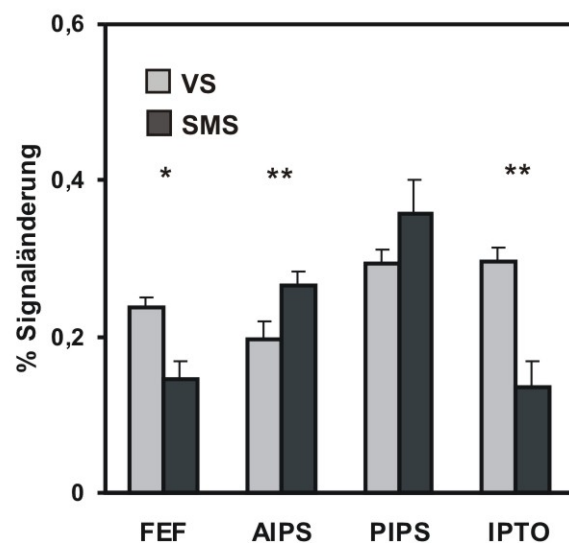


Abbildung 5.12

fMRT-Signalamplituden während VS und SMS. Die Werte sind Mittelwerte und stammen aus den Regionen auf der corticalen Oberflächen, die während VS aktiviert wurden. Die Fehlerbalken repräsentieren den Standardfehler des Mittelwertes. In FEF, AIPS und IPTO unterschieden sich die Amplituden signifikant (*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$).

Auf der neuronalen Ebene reflektiert das hohe Ausmaß und die Reproduzierbarkeit der Überlappung differentieller Aktivierungen insbesondere in den corticalen Komponenten des visuell-räumlichen Aufmerksamkeitsnetzwerkes die identische behaviorale Signatur beider Aufgaben. Dieses Ergebnis widerspricht insbesondere der Hypothese, dass die Aktivierung des PPC während der visuellen Suche spezifisch den Prozess der Merkmalsverknüpfung reflektiert. Wegen der gleichen Antwortamplituden von PIPS in beiden Bedingungen war die Aktivität dieses Areals am engsten mit der psychophysisch definierten Suchschwierigkeit korreliert. Dieser Befund unterstützt die Hypothese, dass dieses Areal das humane Analog von LIP des Makaken enthält (Corbetta, 1998;

Corbetta et al., 1998): In LIP ist aufgrund physiologischer Befunde vermutlich eine Salienzkarte implementiert (Gottlieb et al., 1998; Itti & Koch, 2001), auf welcher räumlich-seriellen Modellen zufolge die räumliche Selektion abläuft (Wolfe, 1994). Die Aktivität von LIP während der Suche sollte daher Schwierigkeitsunterschiede direkt reflektieren. Das FEF, welches im Makaken ebenfalls eine Salienzkarte zu enthalten scheint (Bichot & Schall, 1999b), zeigte jedoch in den Experimenten 1 und 2 (geringfügig) unterschiedliche Antworten. Messungen der Antwortamplitude als Funktion einer parametrisch abgestuften Suchschwierigkeit werden für die genauere Untersuchung dieses Sachverhaltes in der Zukunft besonders aussagekräftig sein.

Das unterschiedliche Modulationsmuster von AIPS, PIPS und IPTO während der beiden Suchbedingungen ist außerdem ein weiteres Indiz dafür, dass es sich tatsächlich um getrennte Subregionen des PPC mit unterschiedlichen funktionellen Eigenschaften handeln könnte

Die Tatsache, dass einige Regionen auch selektiv in einer der beiden Bedingungen aktiviert waren, mag implizieren, dass auch bei Aufgaben mit identischen behavioralen Charakteristika unterschiedliche neuronale Prozesse ablaufen können. Allerdings ist bei dieser Interpretation wegen einer wesentlichen methodischen Einschränkung große Vorsicht geboten: Die Notwendigkeit einer großen Zahl von Messwiederholungen pro Experimentalbedingung erzwang die Durchführung von VS und SMS in unterschiedlichen Sitzungen. Die Aktivierbarkeit corticaler Areale im fMRT scheint Reliabilitätsstudien zufolge zwischen Sitzungen zu schwanken (Moser et al. 1996; Noll et al., 1997; Rombouts et al., 1998; Machielsen et al., 2000; s. dort für eine Diskussion möglicher Ursachen). Sollten den Unterschieden der Aktivierungsmuster jedoch tatsächlich aufgabenspezifische neuronale Prozesse zugrunde liegen, ist die selektive Aktivierung des superioren parietalen Lobulus während VS besonders interessant: Dieselbe Region war in einer jüngeren Studie auch während einer Aufgabe aktiviert, die zwar eine visuelle Merkmalsverknüpfung erforderte, aber *keine* Anforderungen an räumliche Selektionsprozesse stellte (Perry & Zeki, 2000). Diese Region des PPC könnte also bindungsspezifische neuronale Mechanismen enthalten, die unabhängig von der räumlichen Selektion operieren.

5.7 Kontrollexperiment 4: Passive Betrachtung der Suchanordnungen

Um auszuschließen, dass in den Experimenten 1 und 2 festgestellte differentielle fMRT-Aktivierungen durch die geringen physikalischen Unterschiede zwischen den Suchanordnungen von VS und EMS beziehungsweise denen von SMS und EMS (s. Abbildung 4.2) bedingt sein könnten, sollte bei drei Probanden getestet werden, ob diese sensorischen Unterschiede *allein* (also ohne Durchführung einer Suche) in irgendeinem corticalen Areal mit der fMRT messbare differentielle Aktivierungen verursachten.

5.7.1 Methode

Die allgemeine fMRT-Methode gleicht der der Suchexperimente und ist in Abschnitt 4.4 beschrieben

5.7.1.1 Probanden

Die Probanden SS, TD und TS nahmen an diesem Kontrollexperiment teil.

5.7.1.2 Reize und Geräte

Während der fMRT-Messungen wurden die Reizsequenzen aus den Bedingungen VS und EMS beziehungsweise SMS und EMS dargeboten. Die Reize und Geräte sind in Abschnitt 4.3 beschrieben.

5.7.1.3 Prozedur

Die Reize aus VS und EMS (Kontrollexperiment 4a) beziehungsweise aus SMS und EMS (Kontrollexperiment 4b) wurden in gleicher Abfolge wie in den aktiven Suchexperimenten 1 und 2 dargeboten. Die Probanden wurden jedoch instruiert, die Reize zentral zu fixieren und die Anordnungen lediglich passiv zu betrachten. Mit Ausnahme des Unterschiedes der Instruktion (passive Betrachtung statt aktiver Suche) gelten alle Angaben bezüglich der Prozedur, die für Experiment 1 gemacht wurden.

5.7.2 Resultate

Der Vergleich des MR-Signals während passiver Betrachtung der in VS und der in EMS dargebotenen Reize ergab bei keinem getesteten Probanden eine signifikante differentielle Aktivierung. Dies galt für alle corticalen Areale und sogar auch dann, wenn das Signifikanzkriterium von $P < 10^{-4}$ auf $P < 10^{-2}$ gelockert wurde.

Auch der Vergleich des MR-Signals während passiver Betrachtung der in SMS und der

in EMS dargebotenen Reize ergab bei keinem getesteten Probanden in irgendeinem Areal eine signifikante differentielle Aktivierung. Dies galt auch hier bei dem Signifikanzkriterium von $P < 10^{-2}$.

5.7.3 Diskussion

Die Ergebnisse dieses Kontrollexperimentes waren dahingehend eindeutig, dass die geringen physikalischen Unterschiede zwischen den Suchanordnungen von VS und EMS beziehungsweise den Suchanordnungen von SMS und EMS keine messbare differentielle fMRT-Aktivierung induzierten. Folglich sollten die in den Experimenten 1 und 2 festgestellten differentiellen fMRT-Aktivierungen keine durch diese physikalischen Unterschiede bedingten sensorischen Prozesse reflektieren.

6 ALLGEMEINE DISKUSSION

6.1 Interpretation und Einordnung der Befunde

6.1.1 Synopsis

Mit Hilfe der fMRT wurden jene Regionen im menschlichen Gehirn identifiziert, welche die Aufmerksamkeit bei der Identifikation von Zielobjekten inmitten multipler Distraktoren kontrollieren. Um den Zusammenhang zwischen Augenbewegungen und Objekterkennung zu untersuchen, wurden diese Regionen mit der Lokalisation von jenen vier Arealen verglichen, die sowohl verdeckte Aufmerksamkeitsverschiebungen als auch Augenbewegungen kontrollieren: FEF, AIPS, PIPS und IPTO. Außerdem wurde getestet, ob der Beitrag dieser Regionen zur Zielidentifikation in komplexen Szenen davon abhängt, dass die Zielidentifikation eine Verknüpfung von Elementarmerkmalen voraussetzt.

In Experiment 1 war die experimentelle Bedingung eine Verknüpfungssuche (VS), in Experiment 2 eine schwierige Merkmalssuche (SMS). Die Kontrollbedingung war in beiden Experimenten die gleiche einfache Merkmalssuche (EMS). In einem psychophysischen Kontrollexperiment wurde zunächst die Schwierigkeit aller Bedingungen durch die Steigung der resultierenden Suchfunktionen definiert: Die RT stieg in VS und SMS gleichermaßen stark mit der Anzahl der Objekte in der Suchanordnung an und jeweils stärker als bei EMS. VS und SMS stellen damit nach dem gängigen psychophysischen Maß gleich hohe Anforderungen an die Mechanismen der visuellen Selektion und jeweils höhere Anforderungen an diese Mechanismen als EMS. Auch während der fMRT-Experimente 1 und 2 war die RT in VS und SMS jeweils länger als in EMS, ohne dass sich dabei die Fehlerraten unterschieden. Ein Unterschied von Fehlerhäufigkeiten ist somit als mögliche Grundlage der Aktivitätsunterschiede ausgeschlossen. VS, SMS und EMS wurden ferner ohne den systematischen Einsatz von Sakkaden durchgeführt; insbesondere waren die (sehr geringen) Sakkadenraten in den experimentellen Bedingungen VS und SMS jeweils nicht größer als in der Kontrollbedingung EMS. Die Exekution von Sakkaden sollte folglich nicht den differentiellen fMRT-Aktivierungen zugrunde liegen. Korrespondierend zu der höheren RT stieg während VS (bei einer Objektanzahl von

vier) das MR-Signal relativ zu EMS replizierbar im dorsalen präcentralen Sulcus (FEF) und intraparietalen Sulcus an, insbesondere in seinen drei Subregionen AIPS, PIPS und IPTO. Die intraparietalen Subregionen waren in allen individuellen Hemisphären separierbar. Die Region im dorsalen präcentralen Sulcus stimmte in ihrer Lokalisation (Verbindung des präcentralen Sulcus mit dem superioren frontalen Sulcus) mit der beschriebenen Lokalisation des humanen FEF überein. Diese Region wurde außerdem, entsprechend der funktionellen Definition des FEF, in einem Kontrollexperiment während der Exekution von Sakkaden aktiviert. Auch die drei intraparietalen Subregionen, vor allem PIPS, wurden während der Exekution von Sakkaden aktiviert. Korrespondierend zur höheren RT stieg das MR-Signal auch während SMS (bei einer Objektanzahl von *vier*) relativ zu EMS in den Arealen des visuell-räumlichen Aufmerksamkeitsnetzwerkes (FEF, AIPS, PIPS, IPTO) an. Eine sehr gut reproduzierbare Überlappung der Aktivierungen während VS und SMS fand sich im FEF, AIPS und PIPS, eine gut reproduzierbare Überlappung in IPTO. Nur in PIPS unterschied sich die Aktivierungsstärke während VS und SMS nicht. FEF und IPTO antworteten in VS stärker als in SMS, AIPS in SMS stärker als in VS. Also reflektiert die Antwort von PIPS am deutlichsten die (gleiche) Schwierigkeit beider Suchaufgaben; das Antwortmuster der drei intraparietalen Subregionen deutet auf subtile funktionelle Unterschiede zwischen den Subregionen hin. Bei passiver Betrachtung der Reize aus den Suchbedingungen stieg das MR-Signal in den genannten (und auch in allen anderen) Arealen nicht an. Folglich sollten die geringen physikalischen Unterschiede der Reizmuster der Suchbedingungen nicht zu den differentiellen Aktivierungen während der aktiven Suchexperimente beigetragen haben.

6.1.2 Schlussfolgerungen

Das Ergebnismuster zeigt also, dass die in den Experimenten 1 und 2 identifizierten Aktivierungen während VS beziehungsweise SMS weder sensorische noch motorische Unterschiede reflektieren sollten. Prinzipiell könnten die Aktivitätsdifferenzen einen Unterschied der unspezifischen Aktivierung (*arousal*) reflektieren, die durch die größere Schwierigkeit von VS und SMS verglichen mit EMS provoziert wird. Diese Erklärung ist jedoch aus folgendem Grund unwahrscheinlich: Eine fMRT-Studie zeigte, dass AIPS, PIPS und IPTO spezifisch durch hohe Anforderungen an die visuelle Aufmerksamkeit, nicht aber durch schwierige Aufgaben in anderen Modalitäten aktiviert werden (Wojciulik & Kanwisher, 1999). Leider schloss das Messvolumen in

dieser Studie den Frontallappen nicht mit ein, so dass insbesondere über das FEF keine Aussage gemacht werden konnte.

In VS war das Ziel durch zwei Merkmale definiert, in EMS (und SMS) nur durch eins. Prinzipiell könnten die Signalanstiege während VS deswegen auch aus einer unterschiedlichen Auslastung des visuellen Kurzzeitgedächtnis resultieren. Jedoch zeigten Luck und Vogel (1997), dass Verknüpfungen von zwei visuellen Merkmalen den gleichen Anteil der Kurzzeitgedächtniskapazität beanspruchen wie die jeweiligen Einzelmerkmale. Diese Erklärung ist damit unplausibel.

Die differentiellen Aktivierungen in den Experimenten 1 und 2 lassen sich dagegen gut durch Unterschiede der Beanspruchung visueller Selektionsprozesse erklären. Im Hinblick auf die Fragen dieser Arbeit suggerieren die Ergebnisse insbesondere, dass

- das humane FEF an den visuellen Selektionsprozessen der Verknüpfungssuche partizipiert (zu **Frage 1**)
- drei *getrennte* Subregionen des PPC (AIPS, PIPS und IPTO) daran partizipieren (zu **Frage 2**)
- die Beteiligung des FEF und der PPC-Subregionen an den Selektionsprozessen der Suche *nicht* von der Notwendigkeit der Merkmalsverknüpfung abhängt (zu **Frage 3**).

6.1.3 Limitierung der Interpretation

Die Schwierigkeit der visuellen Selektion scheint stattdessen ausschlaggebend für die Beteiligung der frontoparietalen Areale an der visuellen Suche zu sein. Das frontoparietale Netzwerk könnte die (in VS und SMS schwierigere) räumliche Selektion kontrollieren. Da in VS und SMS im Gegensatz zu EMS die Orientierung der Balkenelemente eine aufgabenrelevante Merkmalsdimension war, könnten die gemessenen Signalunterschiede auch die Attending dieser Merkmalsdimension beziehungsweise des relevanten Orientierungswertes reflektieren. Während die gemessenen fMRT-Antworten also mit hinreichender Sicherheit als Korrelate der visuellen Selektion im Allgemeinen gedeutet werden können, lassen die vorliegenden Ergebnisse keine Entscheidung zu, ob es sich bei diesen Antworten um Korrelate räumlicher, nicht-räumlicher Selektion, oder einer Kombination aus beiden Selektionstypen handelt (s. 5.2.4).

Es wäre wünschenswert, dieser Interpretation der gemessenen Signaländerungen im

Sinne der reflektierten *kognitiven* Prozesse eine Eingrenzung des zugrunde liegenden *elektrophysiologischen* Prozesses gegenüber zu stellen. Angesichts des derzeit begrenzten Wissens über den Zusammenhang zwischen neuronaler Aktivität und fMRT-Signal ist dies schwer möglich (s. 8.2). Folgende grundsätzliche Möglichkeiten sind aber denkbar:

- Die *Amplitude* der (über die gesamte Neuronenpopulation gemittelte) Aktivität des FEF und PPC war in VS und SMS höher als in EMS.
- Die *Dauer* der neuronalen Aktivität war - korrespondierend zur längeren Suchzeit - in VS und SMS länger als in EMS.
- Eine Kombination aus beiden.

Dabei muss offen gelassen werden, ob „neuronale Aktivität“ in diesem Kontext die mittlere Feuerrate (also den *Output* der Neuronen) oder das LFP (also eher deren *Input*) bezeichnet (s. Abschnitt 2.3.3).

6.1.4 Bezug zu anderen Studien

Experiment 1

Frühere Studien der corticalen Kontrolle visueller Verknüpfungssuche lieferten ähnliche, aber nicht identische Resultate.

- Auch eine frühere PET-Studie (Corbetta et al., 1995) kam zu dem Resultat, dass die hämodynamische Antwort im rechten PPC während einer schwierigen Verknüpfungssuche größer ist als während einer einfachen Merkmalssuche. Anders als in der vorliegenden Arbeit wurde jedoch die Antwort des FEF nicht untersucht. Die Beteiligung des FEF an der Kontrolle der visuell-räumlichen Aufmerksamkeit ist gesichert (Corbetta, 1998; Corbetta et al., 1998; Gitelman et al., 1999); seine Beteiligung an den Aufmerksamkeitsmechanismen der Suche wurde in dieser Arbeit erstmals demonstriert.
- Die Notwendigkeit der PPC-Aktivierung für die Bewältigung von Verknüpfungssuchen wurde durch die Interferenz von PPC-Läsionen (Egley et al., 1991; Arguin et al., 1993; Robertson et al., 1997; Robertson, 1998) und von TMS über dem PPC (Ashbridge et al., 1997) mit der Suchleistung unter Beweis gestellt.
- Corbetta et al. (1995) berichteten keine Signalunterschiede im PPC der linken Hemisphäre. In Experiment 1 dieser Arbeit waren dagegen die Subregionen des PPC bilateral aktiviert; ihre Aktivierung besaß aber in der rechten Hemisphäre eine

größere Ausdehnung. Die parietale Seitendifferenz scheint folglich lediglich einen *quantitativen*, keinen *qualitativen* Unterschied zwischen den PPCs beider Hemisphären darzustellen. Die bilaterale parietale Aktivierung stimmt mit dem Resultat überein, dass Patienten, deren Hemisphären chirurgisch getrennt wurden („Split Brain“), in der Lage sind, mit beiden Hemisphären eine visuelle Suche durchzuführen (Luck et al., 1994).

- Die Gruppenanalyse der PET-Studie von Corbetta et al. (1995) wies nicht auf die Beteiligung mehrerer PPC-Subregionen hin, sondern identifizierte lediglich *eine* (ausgedehnte) Aktivierung im PPC. Dies kann jedoch auf das geringere räumliche Auflösungsvermögen der PET zurückgeführt werden: Bei einer späteren fMRT-Studie der Kontrolle räumlicher Aufmerksamkeitsverschiebungen wurden durch die Analyse individueller Versuchspersonen und die Verwendung corticaler Oberflächenrekonstruktionen die drei getrennten Subregionen AIPS, PIPS und IPTO als koaktiviert identifiziert (Corbetta et al., 1998). Die Anwendung dieser Auswertungsstrategie auf die Daten der vorliegenden Arbeit zeigte, dass AIPS, PIPS und IPTO auch an der visuellen Suche beteiligt sind und dass ihre Beteiligung über Probanden replizierbar ist. Der Vergleich der Ergebnisse von Experiment 1 und 2 lieferte sogar einen ersten Hinweis auf eine mögliche funktionelle Dissoziation dieser Subregionen.

Experiment 2

Grundsätzlichere Unterschiede bestehen zwischen den Ergebnissen des Experiments 2 und den Studien anderer Gruppen:

- Corbetta et al. (1995) stellten bei zwei Merkmalssuchen jeweils keine Aktivierung des PPC fest. Anders als SMS in Experiment 2 dieser Arbeit produzierten die von Corbetta et al. (1995) verwendeten Merkmalssuchaufgaben jedoch flache Suchfunktionen - sie wurden folglich vom visuellen System mit maximaler Effizienz bewältigt. Dieses Ergebnis wurde als Evidenz für den Beitrag des PPC zur Merkmalsverknüpfung gewertet.
- Läsionen im (Arguin et al., 1993; Robertson et al., 1997) und TMS über (Ashbridge et al., 1997) dem PPC beeinflussten die Bewältigung von Merkmalssuchen nicht. Allerdings handelte es sich auch hier (anders als bei SMS) um effiziente Merkmalssuchen. Auch diese Resultate wurden im Sinne der Merkmalsverknüpfung durch den PPC gewertet.

- In einer jüngeren fMRT-Studie identifizierten Leonhards et al. (2000) dagegen sogar während einer *einfachen* Merkmalsuche aktivierte PPC-Regionen, die an einer ähnlichen Stelle wie die in dieser Arbeit aktivierten PPC-Regionen lokalisiert waren. Allerdings zeigte sich in der Studie von Leonhards et al. (2000) keine Aktivität im FEF.

Fazit

Alle diskutierten Studien stimmen also mit den Ergebnissen der Studie 1 dieser Arbeit zumindest in ihrer groben Implikation, der kritischen Involvierung des PPC in die Verknüpfungssuche, überein. Hingegen gibt es bezüglich der Bedeutung der Merkmalsverknüpfung und der Suchschwierigkeit für die Involvierung des PPC auf den ersten Blick erhebliche Differenzen zwischen den Ergebnissen der Studie 2 und dem Großteil der zitierten Studien.

6.1.5 Eine Synthese: Notwendiger Beitrag des PPC und FEF zur räumlich-seriellen Selektion bei schwieriger Suche

Die scheinbar widersprüchlichen Befunde lassen sich durch eine differenziertere Hypothese über die Rolle des PPC (und FEF) in der visuellen Suche mit den Ergebnissen der Studie 2 dieser Arbeit zusammenführen. Die Ergebnisse jüngerer psychophysischer Untersuchungen implizieren, dass visuelle Reize in der Abwesenheit von Aufmerksamkeit generell nicht identifiziert werden können (Mack & Rock, 1998; Nakayama & Joseph, 1998; s. aber Braun & Julesz, 1998). Diese Sicht ist mit den Ergebnissen von Nothdurft (1999), Joseph et al. (1997) sowie von Sagi und Julesz (1985) zur visuellen Suche konsistent. Diese Autoren zeigten, dass visuell-räumliche Aufmerksamkeit selbst zur Identifikation eines leicht zu findenden Zielmerkmals eingesetzt wird. Ihr Einsatz ist aber selbstverständlich nicht gleichbedeutend mit einer funktionalen Rolle des PPC.

Reizkontrollierte Aufmerksamkeit und das frontoparietale Netzwerk

Der Einsatz der Aufmerksamkeit scheint während einfacher Merkmalsuchen vorwiegend durch das Reizmuster kontrolliert zu werden: sie wird von dem auffälligen Ziel „angezogen“ (Wolfe, 1994; Egeth & Yantis, 1997). Auf der neuronalen Ebene könnte in diesem Fall die reizinduzierte Aktivierung von Neuronen in den frühen visuellen Arealen ausreichen, um einen selektiven Einfluss auf die Aktivität von Neuronen in den höheren Arealen des ITC auszuüben. Die Aktivität dieser Neuronen

liegt mutmaßlich der bewussten Erkennung zugrunde (Logothetis, 1998; Leopold & Logothetis, 1999). Demzufolge wäre das neuronale Korrelat der Zielselektion in diesem Fall ein vom PPC unabhängiger Prozess (Chelazzi, 1999; Reynolds and Desimone, 1999). Deswegen sollte auch die Suchleistung bei auffälligen Zielen von der Beteiligung des PPC unabhängig sein. Dies erklärt den fehlenden Effekt von Läsionen und TMS (Arguin et al., 1993; Robertson et al. 1997), schließt aber gleichzeitig eine PPC-Aktivierung bei effizienten Merkmalssuchen (Leonhards et al., 2000) nicht aus. Diese PPC-Aktivierung wäre hier ein Begleitprodukt ohne funktionale Relevanz.

Zielgerichtete Aufmerksamkeit und das frontoparietale Netzwerk

Ist dagegen wie in SMS das Ziel der Merkmalssuche im Verhältnis zu den Distraktoren wenig salient, gewinnt die Kontrolle der Aufmerksamkeit durch die Ziele des Beobachters zunehmend an Gewicht (Wolfe, 1994). Tatsächlich unterscheidet sich in diesem Fall die Merkmalssuche auf der Verhaltensebene nicht von der Verknüpfungssuche (s. die Ergebnisse in 4.3 und Duncan & Humphreys, 1989; Wolfe, 1994 für Beispiele). Da nun alle Reizelemente ähnlich starke Aktivität in den frühen visuellen Arealen induzieren, reicht die reizinduzierte Aktivität nicht für die Zielselektion aus. Unter diesen Umständen könnte der PPC eine kritische Rolle spielen: Er kontrolliert nun mittels räumlich selektiver Rückkopplungs-Signale in den retinotopen Arealen die Selektion neuronaler Antworten für die Weiterverarbeitung im okzipito-temporalen Strom. Das Ziel ist dabei vermutlich im PFC repräsentiert (Miller & Cohen, 2001) und lenkt diese räumliche Selektion durch den PPC. Kastner et al. (1999) lieferten (allerdings bei Präsentation von räumlichen Hinweisreizen) erste Daten, die auf eine solche Kontrollfunktion des PPC hinweisen (s. 7.4; Kastner et al., 1999). Die Übertragung dieser Befunde auf die visuelle Suche impliziert, dass die in Experiment 2 ermittelte Aktivierung des PPC (und FEF) während SMS, anders als bei effizienten Merkmalssuchen, auch *notwendig* für den Suchprozess sein sollte.

Die Rolle des frontoparietale Netzwerks in der visuellen Suche: Eine Hypothese

Kurz gefasst: Die Gewichtung von reiz- und zielkontrollierter Aufmerksamkeit bestimmt die funktionale Rolle des PPC (und FEF) bei der visuellen Suche im Allgemeinen und bei der Merkmalssuche im Speziellen. Diese Hypothese ist mit allen hier diskutierten Befunden konsistent. Sie lässt sich in zwei einfachen Experimenten testen:

1. Die fMRT-Aktivität des PPC während der Suche sollte bei einer graduellen Abnahme der relativen Zielsalienz monoton ansteigen. Eine andere Gruppe lieferte kürzlich einen ersten Hinweis auf eine lineare Beziehung zwischen parietaler fMRT-Aktivität und der Suchschwierigkeit (Nobre et al., 2003). Zusammenhänge höherer Ordnung wurden in dieser Studie nicht untersucht.
2. TMS über dem PPC sollte ab einer bestimmten Schwellen-Schwierigkeit mit einer Merkmalsuche interferieren.

6.1.6 Weitere Selektionsmechanismen im PPC und FEF

Diese Hypothese wurde hier im Sinne der räumlich seriellen Selektion formuliert. Sie lässt sich aber prinzipiell auch auf andere potentielle Selektionsmechanismen der Suche, insbesondere auf nicht-räumliche, anwenden. Diese alternativen Selektionsmechanismen und die Evidenz für ihre Kontrolle durch den PPC sollen kurz zusammengefasst werden.

Räumliche Selektion

Auch die protrahierte Fokussierung der Aufmerksamkeit auf ein (zuvor selektiertes) Suchobjekt könnte einen aktiven Prozess darstellen, der für die Identifikation notwendig ist, dessen Dauer mit der Schwierigkeit der Suchaufgabe korreliert ist und der vom PPC kontrolliert wird (Chelazzi, 1999). Die tonische Fokussierung der räumlichen Aufmerksamkeit auf periphere Diskriminationsreize war in einigen Studien tatsächlich mit der Aktivierung einer parietalen Region assoziiert, die in ihrer Lokalisation gut mit PIPS übereinstimmt (Vandenberghe et al., 1996; Martinez et al., 1999; Hopfinger et al., 2000;).

Ein aktiver Prozess könnte auch die Größe des Aufmerksamkeitsfensters der Aufgabenschwierigkeit anpassen; insbesondere sollte die Aufmerksamkeit während einer Verknüpfungssuche fokussierter sein als während einer (einfachen) Merkmalsuche (Treisman, 1993; Luck et al., 1997). Folglich wurde während der Wechsel zwischen beiden Bedingungen (oder während der ersten Durchgänge eines Blocks) in Experiment 1 der Aufmerksamkeitsfokus neu skaliert. Die neuronale Kontrolle dieses Prozesses ist nach dem Wissen des Autors bisher nicht untersucht. Sollte er aber derselben Kontrolle unterliegen wie die Aufmerksamkeitsverschiebung zwischen Hierarchieebenen der perzeptuellen Gruppierung („global“ versus „lokal“), dann ist der PPC wiederum ein wahrscheinlicher Kandidat. Dieser Typ von

Aufmerksamkeitsverschiebung involviert im PPC aber insbesondere die temporoparietale Verbindung (Rafal & Robertson, 1995; Fink et al., 1996). Die neuronalen Korrelate der Aufmerksamkeitsskalierung während der Suche waren Gegenstand von Folgestudien dieser Arbeit (Müller, Bartelt, Donner et al., 2002; Müller, Donner et al., im Druck).

Nicht-räumliche Selektion

Auch die von parallelen und Hybridmodellen postulierten nicht-räumlichen Selektionsmechanismen wie die Voraktivierung von Merkmalsdetektoren (Wolfe, 1994) und die Aufmerksamkeitsverschiebung zwischen Merkmalsdimensionen (Grossberg et al., 1994) könnten durch das frontoparietale Aufmerksamkeitssystem kontrolliert werden. Entgegen der strikten Gliederung des visuellen Systems in einen „Was-“ und einen „Wo-Pfad“ (Ungerleider & Mishkin, 1982; Ungerleider & Haxby, 1994) verarbeiten auch die klassischerweise dem „Wo-Pfad“ zugeordneten Areale des PPC nicht-räumliche Objektmerkmale und nutzen diese für die Handlungskontrolle (Goodale & Milner, 1992) beziehungsweise für die Kontrolle der visuellen Selektion. Sowohl Einzelzelleableitungen (Serenio & Maunsell, 1998; Anderson, et al., 1999) als auch Bildgebungsstudien (Wojciulik & Kanwisher, 1999) lieferten Ergebnisse, die für diese Hypothese sprechen. Ähnliche Mechanismen könnten auch im FEF implementiert sein (Bichot et al., 1996). Auch die phasische Komponente nicht-räumlicher Selektion wie Verschiebungen der Aufmerksamkeit zwischen nicht-räumlichen Merkmalsdimensionen (Le et al., 1998) oder Transitionen zwischen unterschiedlichen perzeptuellen Interpretationen des gleichen Reizes sind mit einer PPC-Aktivierung assoziiert (Kleinschmidt et al., 1998; Lumer et al., 1998).

Multiple Modi visueller Selektion im PPC und FEF?

Reflektieren frontoparietale Aktivierungen während der visuellen Suche demnach verschiedene Typen der visuellen Selektion? Ein einzelnes Areal im PPC (und/oder FEF) könnte einen hypothetischen übergeordneten Aufmerksamkeitsprozess kontrollieren (zum Beispiel die Inhibition von Distraktorinformation; s. Wojciulik & Kanwisher, 1999), der allen genannten speziellen Selektionsprozessen zugrunde liegt. Die Existenz multipler Subregionen mit unterschiedlichen funktionellen Eigenschaften im PPC des Makaken (Andersen & Gnadt, 1989; Colby, 1998; Colby & Goldberg, 1999) spricht gegen diese Hypothese. Alternativ könnten anatomisch separate Areale

auf die Kontrolle unterschiedlicher Selektionsprozesse spezialisiert sein. Dagegen spricht die Beteiligung von Neuronen innerhalb gleicher Areale des PPC an räumlichen und identitätsbasierten Selektionsmechanismen (Gottlieb et al., 1998; Sereno & Maunsell, 1998); einige Studien demonstrierten sogar die Beteiligung gleicher Neuronen im PPC und PFC an beiden Typen von Mechanismen (Rao et al., 1998; Anderson et al., 1999). Am wahrscheinlichsten ist folglich die *Koexistenz* unterschiedlicher Neuronenpopulationen für unterschiedliche Selektionsmechanismen innerhalb jedes der frontoparietalen Areale. Diese Areale könnten sich vielmehr durch die *Proportion* der jeweiligen Neuronenpopulation und damit durch die Gewichtung ihres Beitrags zu den verschiedenen Selektionsmechanismen unterscheiden. Die Hypothese einer graduellen funktionellen Spezialisierung wird zur Zeit in verschiedenen Studien untersucht. Erste Ergebnisse sprechen dafür, dass das FEF und PIPS vorwiegend die räumliche Aufmerksamkeit kontrollieren, während AIPS und IPTO stärker auch an den nichträumlichen Selektionsprozessen beteiligt sind (Donner et al., eingereicht). Derzeit wird angestrebt, die beiden Selektionsmodi für jedes der vier Areale (und den PFC) quantitativ zu vergleichen (Olma, Donner, et al., 2002).

6.2 Implikationen für funktionale Modelle der visuellen Suche

Die Ergebnisse dieser Arbeit sind mit verschiedenen funktionalen Modellen der visuellen Suche unterschiedlich gut vereinbar. Die Implikationen für die einzelnen Modelltypen sollen genauer betrachtet werden.

6.2.1 Implikationen für serielle Modelle

Wenn in einem seriellen Prozess Positionen für die Merkmalsintegration selektiert werden, wie es klassisch-serielle Modelle, insbesondere die FIT, postulieren, müssen dieselben corticalen Areale an den Selektionsprozessen der Verknüpfungssuche partizipieren, die auch die visuell-räumliche Selektion kontrollieren: der PPC und das FEF (s. 3.4). Diese Modelle sind demnach mit den Ergebnissen des Experiments 1 sowie mit den diskutierten PET-, TMS- und Läsionsstudien kompatibel.

Allerdings ist nach klassisch-seriellen Modellen, insbesondere der klassischen Variante der FIT, die Merkmalsintegration eine *notwendige* Bedingung für den Einsatz des FEFs und des PPC während der Suche. Die FIT sagt auch für den Fall eines wenig salienten Zieles keine Aktivierung dieser Areale während einer Merkmalssuche voraus. Die

Ergebnisse der Studie 2 falsifizieren diese Vorhersage eindeutig. Es ist wichtig zu betonen, dass diese Tatsache *nicht* die kritische Rolle des PPC bei der Merkmalsintegration ausschließt: Die Merkmalsintegration könnte ein Resultat der räumlichen Selektion durch den PPC (und das FEF) sein. Die Ergebnisse der Studie 2 implizieren jedoch, dass das Gehirn diesen Mechanismus bei allen schwierigen Suchen einsetzt, also auch dann, wenn die Identifikation des Zieles keine Verknüpfung der Merkmale erfordert.

Die Gültigkeit dieser Schlussfolgerung lässt sich dadurch testen, dass man Probanden nach der korrekten Zielidentifikation (und dem Verschwinden des Reizmusters) in einer *schwierigen* Suche in der einen Dimension *unvorbereitet* bittet, die Merkmalsausprägung zu berichten, die das Ziel in einer anderen Dimension aufwies¹⁸. Die Genauigkeit in dieser unerwarteten Aufgabe sollte

- nicht wesentlich geringer sein als die Genauigkeit der gleichen, aber von den Probanden *erwarteten* Aufgabe,
- vermutlich höher sein als in der gleichen Aufgabe im Anschluss an eine *einfache* Merkmalsuche,
- auf jeden Fall signifikant vom Zufallsniveau verschieden sein.

6.2.2 Implikationen für parallele Modelle

In parallelen Modellen (Duncan & Humphreys, 1989; Desimone & Duncan, 1995; Desimone, 1998) interagiert die im Arbeitsgedächtnis gespeicherte Zielrepräsentation simultan mit den Repräsentationen aller Objekte im visuellen Feld. Da das Ziel durch diese Interaktion selektiert wird, ist der Einsatz visuell-räumlicher Selektion nicht notwendig. Die die räumliche Aufmerksamkeit kontrollierenden neuronalen Mechanismen sollten folglich den Suchprozess nicht beeinflussen. Unter der klassischen Annahme der Parallelverarbeitung nicht-räumlicher Information im okzipito-temporalen Strom des visuellen Systems und räumlicher Information im okzipito-parietalen Strom (Ungerleider & Mishkin, 1982; Ungerleider & Haxby, 1994) sagen diese Modelle *keine* Beteiligung des PPC (und FEF) an den Selektionsmechanismen der Suche voraus. Sie sind folglich nicht mit den Ergebnissen von Experiment 1 und 2 sowie von verwandten

¹⁸ Eine ähnliche Prozedur ist bereits erfolgreich angewendet worden, um die Beziehung von Aufmerksamkeit und Bewusstsein zu untersuchen (Mack & Rock, 1998). Der Nachteil dieses Vorgehens ist praktischer Art: Jeder Proband darf nur jeweils einen kritischen Durchgang absolvieren. Folglich muss eine große Anzahl von Probanden herangezogen werden.

Studien, die einen Beitrag des PPC zur Verknüpfungssuche zeigen, kompatibel (s. Chelazzi, 1998, für eine Ausarbeitung dieses Arguments).

Zwei Bereiche neuerer Evidenz könnten jedoch zur Unterstützung paralleler Modelle herangezogen werden. Die erste Gruppe von Studien besteht aus den im vorigen Abschnitt diskutierten, die eine Beteiligung des PPC auch an räumlich parallelen Selektionsmechanismen nachwiesen. Eine zweite Gruppe wird von Untersuchungen der neuronalen Korrelate von Entscheidungsprozessen gebildet. Diese Studien wiesen im PFC/FEF (Kim & Shadlen, 1999) und LIP (Shadlen & Newsome, 1996) des Makaken eine Abnahme der Akkumulationsgeschwindigkeit sensorischer Evidenz mit zunehmender Schwierigkeit einer Diskriminationsaufgabe nach. Ein solcher Entscheidungsmechanismus (Akkumulation der Evidenz für die An- und Abwesenheit des Ziels) könnte auch während der Suche das frontoparietale Netzwerk beschäftigen. Im Fall einer schwierigen Suche erreicht die Evidenz später den Schwellenwert als bei einer effizienten Suche. Dieser Latenzunterschied könnte eine differentielle Aktivierung im PPC und FEF bedingen. Allerdings waren die Verhaltensantworten in den zitierten Studien Sakkaden, die bekanntermaßen im FEF präpariert werden. Perzeptuellen Entscheidungsprozessen könnte eine dynamische Kopplung der aufgabenrelevanten sensorischen und motorischen Module zugrunde liegen (Leon & Shadlen, 1998). Dies würde implizieren, dass im Fall der hier verwendeten Suchaufgaben mit manuellen Antworten nicht das FEF, sondern das der Handmotorik dienende prämotorische Areal in den Entscheidungsprozess involviert sein sollte.

6.2.3 Implikationen für Hybridmodelle

Wie in den klassisch-seriellen Modellen werden in Hybridmodellen die Objektpositionen nacheinander selektiert. Allerdings findet diese Selektion bei *jeder* visuellen Suche statt. Ist das Ziel wenig salient, müssen bis zum Auffinden des Zieles im Mittel mehr Positionen selektiert werden als bei einer einfachen Suche. Folglich sollten FEF und PPC bei schwierigen Suchen länger oder stärker aktiviert sein als bei einfachen Suchen. Dies sollte unabhängig davon gelten, ob die Identifikation des Zieles eine Merkmalsintegration voraussetzt oder nicht. Damit bieten Hybridmodelle die beste Erklärung für die Ergebnisse der Experimente 1 und 2 der vorliegenden Arbeit. Bei Gültigkeit der in Abschnitt 5.1 entwickelten Hypothese über die Rolle des PPC und FEF in der Suche lassen sich Hybridmodelle auch mit dem in anderen Studien gezeigten Fehlen eines PPC-Beitrags zur einfachen Merkmalssuche in Einklang bringen.

In diesem Zusammenhang ist von Bedeutung, dass auch elektrophysiologische Befunde zur *Expression* der Aufmerksamkeit im okzipito-temporalen Strom am besten mit Hybridmodellen kompatibel sind: In unabhängigen, selektiven Untersuchungen nicht-räumlicher (merkmalsbasierter) und raumbasierter Aufmerksamkeit konnten eindeutige Effekte beider Aufmerksamkeitsstypen in den Arealen dieses Stroms nachgewiesen werden (Maunsell et al., 1995). Das Zusammenwirken beider Typen bildet den theoretischen Kern aller Hybridmodelle. Warum sollten beide Typen im Gehirn implementiert sein, wenn sie bei der natürlichen Anforderung der visuellen Suche nicht zusammenwirken? Tatsächlich konnten bereits zwei Studien der visuellen Suche direkte Evidenz für die Effekte nicht-räumlicher und räumlich serieller Selektionsmechanismen im okzipito-temporalen Strom liefern:

- Einzelzellableitungen enthüllten in den Arealen V4, TE und TEO des Makaken während eines Intervalls *vor* der Darbietung der Suchanordnung eine tonisch über die Grundlinie erhöhte Aktivität jener Neuronen, die für die Merkmale des Zieles kodierten (Chelazzi et al., 1993; 2001). Dies spricht dafür, dass die für das Auffinden des Zieles relevanten Merkmalsdetektoren parallel voraktiviert werden.
- Eine EEG-Studie zeigte erstmals serielle Selektionseffekte im menschlichen Gehirn: Die „N2pc Komponente“ des visuell evozierten Potentials wurde während der Suche schnell zwischen den Hemisphären verschoben, wenn zwei potentielle Ziele in verschiedenen Halbfeldern präsentiert werden (Woodman & Luck, 1999). Die N2pc ist ein Marker für die momentane Ausrichtung der fokalen Aufmerksamkeit; sie wird vermutlich in V4 und dem LO-Komplex generiert (Luck et al., 1997).

Ihr Zusammenwirken ist damit sehr wahrscheinlich, wurde aber bisher in diesen Arealen nicht in einer einzelnen Studie nachgewiesen (s. aber Bichot & Schall, 1999b für eine klare Demonstration eines solchen Zusammenwirkens im FEF).

6.2.4 Fazit

Die klassische FIT kann die Beteiligung beider Regionen an der Suche nach einem elementaren Merkmal in Experiment 2 prinzipiell nicht erklären. Parallele Modelle haben Schwierigkeiten, die Beteiligung des FEF und PPC an der Suche (in Experiment 1 und 2) im Kontext klassischer Vorstellungen über die Funktion beider Regionen zu erklären. Dies ist mit Hilfe neuer Annahmen über ihre Funktion möglich, von denen einige bereits empirisch gestützt sind. Hybridmodelle liefern hingegen auch ohne

jegliche weitere Annahmen eine natürliche Erklärung für die Ergebnisse beider Experimente und zahlreicher anderer physiologischer Studien der Suche.

6.3 Ein gemeinsamer Selektionsmechanismus für Sakkaden und Objekterkennung

Der Ausgangspunkt dieser Arbeit betraf den Zusammenhang zwischen den Selektionsmechanismen für Handlung und Objekterkennung. Nach einer von vielen Autoren vertretenen Sichtweise ist die bewusste Wahrnehmung nicht isoliert, sondern nur als ein in die Handlungsplanung integrierter Prozess zu verstehen (Churchland et al., 1994; Dretske, 1997; Ramachandran & Hirstein, 1997; Crick & Koch, 1998; Engel et al., 1999). Diese Sichtweise impliziert, dass die neuronalen Mechanismen der „Selektion für Handlung“ und „Selektion für Wahrnehmung“ eng gekoppelt sind (Leopold & Logothetis, 1999; Rees et al., 2002).

6.3.1 Die Premotor Theory der Aufmerksamkeit

Die *Premotor Theory* der Aufmerksamkeit (Rizzolatti et al., 1994) sagt, daß jeder Verschiebung der Aufmerksamkeit im Raum die Programmierung einer Sakkade vorausgeht. Wird die *Ausführung* der Sakkade unterdrückt, resultiert daraus eine *verdeckte* Aufmerksamkeitsverschiebung. Die Konsequenzen der Aufmerksamkeitsverschiebung für die Objekterkennung werden in dieser Theorie nicht spezifiziert. Unter der Annahme, daß die bewusste Wahrnehmung tatsächlich vom Einsatz der Aufmerksamkeit abhängt, impliziert die Theorie jedoch, dass die Objektwahrnehmung die Folge der Programmierung einer Sakkade zur Position des Objektes ist.

Die Hypothese der Kopplung von Sakkadenvorbereitung und räumlicher Aufmerksamkeitsverschiebung wird durch Evidenz aus unterschiedlichen Quellen gestützt:

- Die räumliche Dissoziation von Sakkadenzielen und Diskriminationsreizen mindert die Diskriminationsleistung (s. Hoffmann, 1998, für einen Überblick).
- Die Aktivität von „Sakkadenkontroll-Neuronen“ im superioren Colliculus (SC) des Makaken wird durch die Verschiebung der Aufmerksamkeit moduliert¹⁹ (Kustov & Robinson, 1996).

¹⁹ Dies ist auch dann der Fall, wenn das Versuchstier statt einer Sakkade eine manuelle Antwort abgibt.

- Die corticalen Regionen für die Kontrolle visuell gesteuerter Sakkaden und räumlicher Aufmerksamkeitsverschiebungen überlappen in einem hohen Ausmaß (Corbetta, 1998; Corbetta et al., 1998; s. 3.4.3).

6.3.2 Modifikation der Premotor Theory

Die *Premotor Theory* vernachlässigt jedoch die Tatsache, daß auch *vor* der Sakkadenprogrammierung ein Selektionsprozess ablaufen muss, in dem das Sakkadenziel bestimmt wird, also die „Selektion für die Handlung“. Deubel und Schneider (1996) bestimmten die Identifikationsleistung von Probanden nach der *Vorbereitung*, aber kurz vor der *Auslösung* einer Sakkade. Sie zeigten, dass die Leistung an der Zielposition nahezu perfekt war, aber nur wenige Grade davon entfernt fast auf Zufallsniveau sank. Dies impliziert, dass während der visuellen Exploration die Objekterkennung derselben räumlichen Selektivität unterliegt, die auch die Zielsteuerung von Sakkaden kennzeichnet. Die einfachste Erklärung des Ergebnisses ist die *Identität* der Selektionsmechanismen für Sakkaden und Objekterkennung (Deubel & Schneider, 1996).

Diese Annahme wird indirekt durch folgende Entdeckung gestützt: Während der visuellen Suche werden solche Distraktoren, die dem Ziel ähneln, häufiger von Sakkaden angesteuert als solche, die dem Ziel weniger ähnlich sind (Findlay, 1997; Bichot & Schall, 1999a). Da die Selektion für die Identifikation von der Ähnlichkeit der gezeigten Objekte zu dem gesuchten Ziel beeinflusst wird (Duncan & Humphreys, 1989), impliziert auch dieser Befund einen gemeinsamen Selektionsmechanismus für Sakkaden und Objektidentifikation. Die Hypothese der *Identität* der Selektionsmechanismen für Sakkaden und Objekterkennung ist auch mit den Aktivierungsmustern der vorliegenden Arbeit konsistent: Der Selektionsmechanismus der Suche wurde in genau jenen Arealen lokalisiert, die der Kontrolle visuell gesteuerter Sakkaden dienen.

6.4 Skizze eines neurobiologischen Modells

Auf der Grundlage der bisherigen Überlegungen soll ein Hybridmodell skizziert werden, das die neuronalen Korrelate der kognitiven Prozesse von *Guided Search* (Wolfe, 1994) in einfacher Form beschreibt und dabei auch eine Erklärung der im Rahmen dieser Arbeit gemessenen Aktivierungsmuster liefert (s. Abbildung 6.1).

Erklärungsbereich des Modells

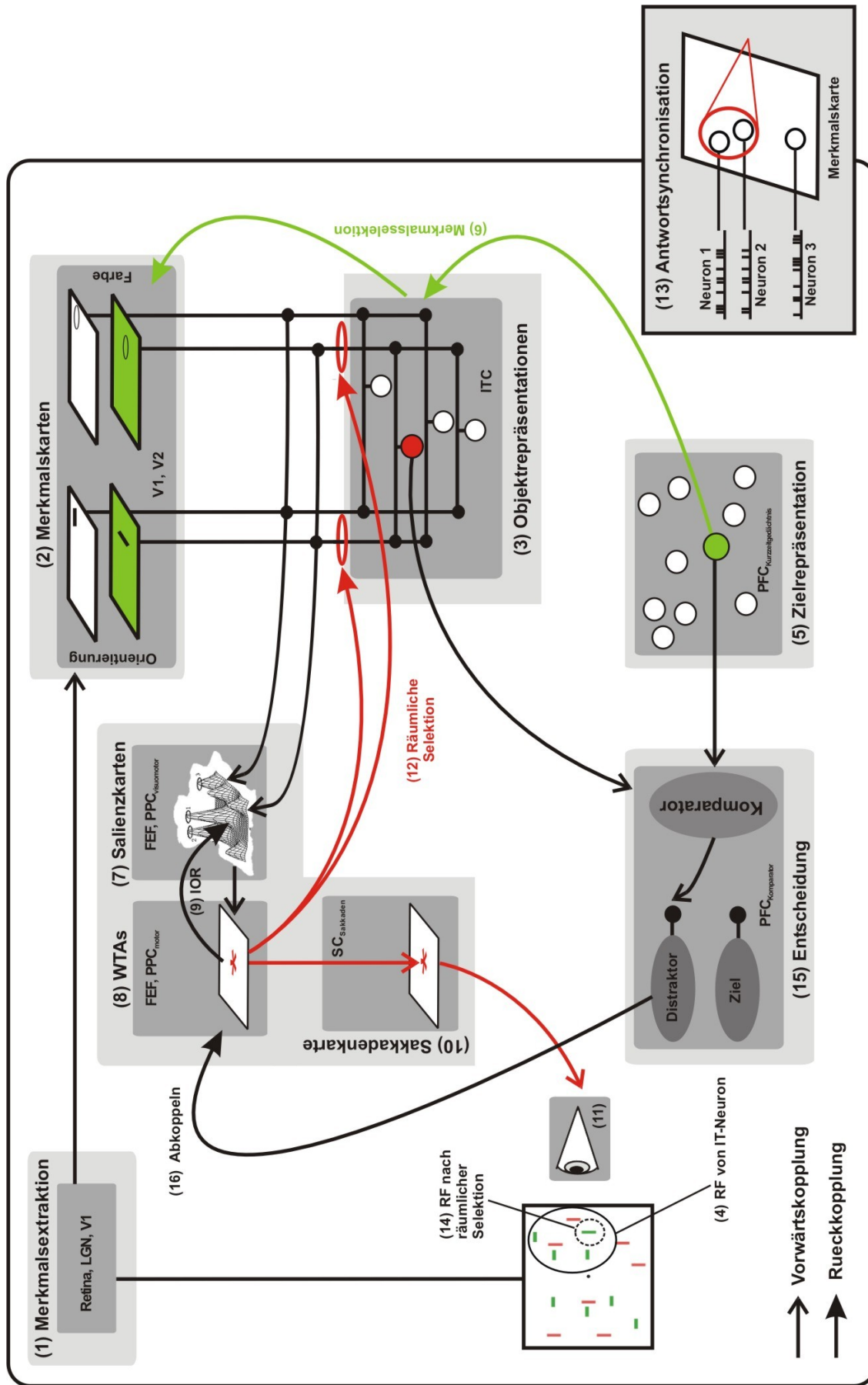
Im Zentrum dieser Modellskizze steht der Mechanismus der räumlichen Selektion. Ein geschlossenes neurobiologisches Modell der visuellen Suche muss neben einer Spezifizierung der *Kontrolle* der visuellen Selektion durch das frontoparietale Netzwerk auch eine explizite Beschreibung ihrer *Expression* im okzipito-temporalen Strom und ihrer Rolle für die Objekterkennung liefern. In der vorgeschlagenen Modellskizze ist die räumliche Selektion eine notwendige Bedingung für die Aktivierung von Mechanismen der bewussten Objekterkennung (Mack & Rock, 1998). Die Erkennung natürlicher Objekte besteht aus einer Reihe von Teilproblemen (Logothetis, 1998; Treisman & Kanwisher, 1998; Riesenhuber & Poggio, 2000), die jenseits des Fokus dieser Arbeit liegen. Hier wird von diesen nur das Problem der Merkmalsverknüpfung behandelt.

Bezug zu verwandten Modellen

Die Skizze baut auf den Ideen von Crick und Koch (1990) auf. Sie stellt dabei einen Versuch dar, diese auf der Grundlage neuerer Erkenntnisse über die Mechanismen visueller Selektion weiterzuentwickeln. Ein wesentlicher Unterschied zu dem reinen *Bottom-Up-Modell* von Crick und Koch (1990; s. auch Itti & Koch, 2000) besteht insbesondere in der Lenkung der räumlich-seriellen Selektion durch einen parallelen *Top-Down-Mechanismus*. In dem vorgeschlagenen Modell ist, wie in einer Weiterentwicklung von *Guided Search* (Wolfe & Gancarz, 1996), ferner die Kontrolle von Augenbewegungen mit einbezogen. Objekterkennung und Sakkaden sind dabei durch einen gemeinsamen Selektionsmechanismus im frontoparietalen Netzwerk gekoppelt. Im folgenden werden die in Abbildung 6.1 illustrierten Mechanismen in der Reihenfolge ihrer Nummerierung beschrieben.

Abbildung 6.1

(Nächste Seite.) Skizze eines neurobiologischen Modells der visuellen Suche. Funktionale Module sind hellgrau, deren potentielle neuronale Substrate dunkelgrau unterlegt. Erklärungen im Text.



6.4.1 Parallele Prozesse

Merkmalsextraktion und –repräsentation

Über den retino-genikulo-striären Pfad werden die Merkmale einer Objektanordnung parallel aus dem retinalen Bild extrahiert (1) und in den frühen visuellen Arealen (V1, V2) in topographischer Ordnung repräsentiert (2). Innerhalb jeder dieser Merkmalskarten wird für jedes Neuron (jede Position) über intrinsische laterale Wechselwirkungen der lokale Merkmalsgradient berechnet, welcher der *Bottom-up-Aktivierung* des Neurons entspricht²⁰.

Das Bindungsproblem im occipito-temporalen Strom

Einzelne Neuronen im ITC sind selektiv für Merkmalsverknüpfungen²¹ (Tanaka, 1997; Luck et al., 1997; Logothetis, 1998; Reynolds & Desimone, 1999). Diese Antworteigenschaft wird in dem Modell durch die Konvergenz von Detektorneuronen in den Merkmalskarten unterschiedlicher Dimensionen auf Neuronen im ITC realisiert. Der *Output* von ITC-Neuronen liegt der Objekterkennung zugrunde (3) (Chelazzi et al., 1993; Logothetis, 1998; Treisman & Kanwisher, 1998; Leopold & Logothetis, 1999). Die Konvergenz aus retinotopen Arealen ist im ITC mit einem *Verlust der räumlichen Selektivität* bei *Erhalt der Merkmalsselektivität* verbunden: Die RFs der Neuronen im ITC sind so groß, dass stets mehrere Objekte einer komplexen Szene von einer Zelle „gesehen“ werden (4). Weil die Antwort einer Zelle damit nicht eindeutig für die *Verknüpfung* der Merkmale der Objekte in ihrem RF kodiert, manifestiert sich das Bindungsproblem auch auf dieser Stufe der visuellen Hierarchie (Luck et al., 1997; Reynolds & Desimone, 1999): Im Beispiel von Abbildung 6.1 (4) signalisiert ein für „grün“ und „vertikal“ selektives IT-Neuron zwar die Anwesenheit von grünen und von vertikalen Balken in seinem RF, nicht aber die Anwesenheit eines grünen *und* vertikalen Balkens. Bei dem Versuch, die Objekte der Außenwelt aus dem Signal dieser Zelle zu rekonstruieren, würde ein externer Beobachter also falsche Verknüpfungen zwischen den Merkmalen der im RF liegenden Balken herstellen.

²⁰ Die Mechanismen der Merkmalsextraktion und der Gradientenberechnung werden von Itti und Koch (2000; 2001) behandelt.

²¹ Dies gilt auch für einige Neuronen in V4 (Luck et al., 1997; Reynolds & Desimone, 1999). Die Rolle dieser Hierarchieebene wird hier zugunsten der Einfachheit vernachlässigt.

Merkmalsbasierte Selektion (grün)

Durch eine im PFC aufrechterhaltene Kurzzeitgedächtnisrepräsentation des Zieles (Ungeleider et al., 1998; Miller & Cohen, 2001) (5) werden entsprechende verknüpfungsselektive Neuronen in V4 und im ITC, von diesen wiederum die für die entsprechenden Einzelmerkmale selektiven Neuronen in V1 und V2 voraktiviert (6). Diese tonische Erregung ist unabhängig von der Anwesenheit eines Reizes und erfolgt innerhalb der relevanten Merkmalskarten *parallel* für alle Positionen. Dies ist in der Abbildung durch die homogene Grünfärbung der entsprechenden Karten symbolisiert. Diese Voraktivierung entspricht der *Top-Down-Aktivierung* der Merkmalsdetektoren. Bei Erscheinen einer Suchanordnung wird die *Top-Down-Aktivierung* mit der *Bottom-Up-Aktivierung* zu einer Gesamtaktivierung kombiniert.

6.4.2 Kontrolle der räumlichen Selektion

Corticale Salienzkarten

Die Neuronen der Merkmalskarten konvergieren auch auf Neuronen im FEF und PPC (Felleman & Van Essen; 1991; Schall et al., 1995). In dem Modell wird angenommen, dass diese Verbindungen die topographische Ordnung weitgehend erhalten und dass darüber die Gesamtaktivierungswerte der Merkmalsdetektoren auf entsprechende Positionen im FEF und PPC übertragen werden. Dabei werden *für jede Position* die Aktivierungswerte der Detektoren über *alle* Merkmalsausprägungen innerhalb einer Dimension und danach über *alle* Dimensionen aufsummiert. Deswegen ist die Konvergenz in diesem Fall bei weitgehendem *Erhalt der räumlichen Selektivität* mit einem *Verlust der Merkmalsselektivität* verbunden. Dadurch entstehen im FEF und im PPC topographische Karten des visuellen Feldes, deren Elemente nicht die *Identität* des Objektes an einer Position, sondern seine *Salienz* repräsentieren (7). Die Salienz ist dabei ein kombiniertes Maß für die Auffälligkeit (Summe der *Bottom-Up-Werte*) und die Zielähnlichkeit (Summe der *Top-Down-Werte*) dieser Neuronen. Einzelzelleableitungen an Makaken zeigten, dass die visuomotorischen Neuronen im FEF und PPC (genauer: in LIP) während einer visuellen Suche tatsächlich für die so definierte Salienz des Objektes in ihrem RF kodieren (Gottlieb et al., 1998; Bichot & Schall, 1999b). Das wirft die Frage auf, ob und wie sich die Salienzkarten in beiden Regionen funktionell unterscheiden (Itti & Koch, 2001).

Berechnung des Salienzmaximums

Die maximal aktivierte Position der Salienzkarten wird in einem ihr nachgeschalteten topographisch organisierten *winner take all network* (WTA) über wechselseitige Inhibition bestimmt (8) (Koch & Ullman, 1985; Itti & Koch, 2000). Die motorischen Neuronenpopulationen des FEF und PPC sind potentielle Kandidaten für dieses WTAs. Dabei wird hier angenommen, dass beide WTAs durch ihre wechselseitige Kopplung auf eine gemeinsame Gewinnerposition konvergieren. Über Rückkopplung der WTAs in die Salienzkarten wird dort ein inhibitorischer Mechanismus in Gang gesetzt, welcher die selektierte Position in der Salienzkarte für einige Zeit unterdrückt. Dieser Kontrollmechanismus, *inhibition of return* (IOR) (Posner & Cohen, 1984; Koch & Ullman, 1985; Itti & Koch, 2000), verhindert, dass diese Position mehrmals hintereinander selektiert wird (9).

Räumliche Selektion (rot)

Die Gewinnerposition wird in einer von der sakkadischen Neuronenpopulation des SC gebildeten Sakkadenkarte übertragen (10). Diese löst über den Sakkadengenerator des Hirnstamms eine auf diese Position gerichtete Sakkade aus (11). Soll in einer experimentellen Suchaufgabe die Aufmerksamkeit *verdeckt* verschoben werden, unterdrücken Neuronen des PFC, die diese Instruktion repräsentieren (Miller & Cohen, 2001), tonisch die Aktivität der Sakkadenkarte, und die Sakkade wird zurückgehalten²². Die Aufmerksamkeitsverschiebung erfolgt dagegen über Rückkopplung auf jene Neuronen in den retinotopen Karten, die für die selektierte Position kodieren (12).

Bezug zu den gemessenen Aktivierungsmustern

Aus diesen Spekulationen ergibt sich folgender zugrunde liegender Mechanismus für die Differenzaktivität im FEF und im PPC (insbesondere PIPS als dem potentiellen humanen Analogon von LIP) in den Experimenten 1 und 2: Beide Regionen wurden in den schwierigen Suchbedingungen für eine *längere Dauer* aktiviert, weil entweder mehr Positionen selektiert werden mussten oder die Bestimmung der Gewinnerposition in den WTAs mehr Zeit benötigte als in der Kontrollbedingung.

Unter der Annahme, dass die Ausführung von Sakkaden nicht im SC, sondern bereits auf corticaler Ebene gehemmt wird, könnte die Differenzaktivität im FEF und im PPC alternativ *die Hemmung von Sakkaden* reflektiert haben: Während der schwierigen

²² Dieser Prozess ist zugunsten der Übersichtlichkeit in Abb. 6.1 nicht illustriert.

Suchen wurden in den WTAs mehr Positionen selektiert und damit automatisch mehr Sakkaden präpariert als während der einfachen Suche. Aufgrund der Instruktion, die zentrale Fixation aufrecht zu erhalten, wurde somit auch die Ausführung einer größeren Anzahl von Sakkaden gehemmt.

6.4.3 Expression der räumlichen Selektion und Objekterkennung

Räumliche Selektion und neuronale Antwortsynchronisation

Zahlreiche fMRT-Studien zeigten eine räumlich selektive Modulation der Aktivität aller retinotopen Areale, einschließlich V1, durch räumliche Aufmerksamkeit (Tootell et al., 1998b; Brefcinski & DeYoe, 1999; Martinez et al., 1999; Kastner et al., 1999; Somers et al. 1999; Müller et al., 2001). Bei Mikroelektrodenableitungen in den frühen visuellen Arealen konnten dagegen häufig keine (oder nur sehr geringe) Modulationen der neuronalen Feuerrate durch Aufmerksamkeit nachgewiesen werden (s. Maunsell, 1995; Reynolds & Desimone, 1999; Gilbert & Posner, 1999, für Zusammenfassungen). Einem Vorschlag von Crick und Koch (1990) folgend wird in dem Modell angenommen, dass die räumlich selektive Rückkopplung aus FEF und PPC in den retinotopen Arealen primär nicht die Feuerrate der Neuronen moduliert, sondern vielmehr ihre oszillatorische Aktivität im „Gamma-Frequenzband“ von ca. 35 bis 90 Hz synchronisiert (13). Im Areal V4 des Makaken wurde tatsächlich eine räumlich selektive Zunahme im Gamma-Band des LFP durch räumliche Aufmerksamkeit *ohne* wesentliche Änderungen der Feuerrate nachgewiesen (Fries et al., 2001)²³.

Funktionale Rolle der Antwortsynchronisation

Synchrone Aktivität übt im Cortex einen stärkeren Effekt auf nachgeschaltete Neuronen aus als asynchrone Aktivität (König et al., 1996; Singer, 1999; Salinas & Sejnowski, 2001; s. aber auch Shadlen & Movshon, 1999). Die Erhöhung der Synchronisation in retinotopen Arealen durch Aufmerksamkeit könnte folglich der Aktivierung nachgeschalteter Neuronen dienen. In dem Modell vermag *nur* stark synchronisierte Aktivität, Neuronen in V4 und dem ITC zu aktivieren. Dies ist in Abbildung durch die Rotfärbung des einen IT-Neurons symbolisiert. Die Synchronisation „öffnet somit das Tor“ zur Stufe der Objekterkennung. Sehr auffällige Objekte induzieren auch ohne die

²³ Ließe sich dieser Befund auf die früheren Areale V1 und V2 übertragen und reflektierte das fMRT-Signal tatsächlich primär das LFP (Logothetis et al., 2001) könnte damit auch die scheinbare Diskrepanz zwischen fMRT-Studien und früheren Einzelzellanalysen Aufmerksamkeitsmodulation erklärt werden (Heeger & Ress, 2002).

modulatorische Signale aus dem frontoparietalen Netzwerk ausreichend synchrone Aktivität in den Merkmalskarten. Die Suche ist dann vom FEF und dem PPC unabhängig. In diesem Kontext implizieren die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit, dass während der visuellen Suche die Synchronisation durch das frontoparietale Netzwerk immer dann notwendig wird, wenn das Ziel schwer zu finden ist, unabhängig davon, ob die Aufgabe eine Lösung des Verknüpfungsproblems erfordert oder nicht.

„Schrumpfung“ rezeptiver Felder als Lösung des Bindungsproblems

Der *Output* von ITC-Neuronen, gemessen an ihrer Feuerrate, reflektiert infolge der räumlichen Selektivität der *Input*-Synchronisation vorzugsweise die Objektmerkmale an der selektierten Position (14). Eine solche „Schrumpfung“ von RFs im ITC wurde bei Fokussierung der Aufmerksamkeit auf eine Objektposition tatsächlich beobachtet (Moran & Desimone, 1985). Das Verknüpfungsproblem ist auf diese Weise gelöst, weil das Signal der Zellen nun *eindeutig* die Merkmalskombination an der selektierten Position repräsentiert (Luck et al., 1997; Reynolds & Desimone, 1999). Diese Lösung ist, wie von Hybridmodellen der visuellen Suche (Wolfe, 1994) impliziert, ein *Begleitprodukt* der für die Objekterkennung notwendigen räumlichen Selektion.

Entscheidung

In einem eigenen „Komparator-Netzwerk“ des PFC wird durch den Vergleich der selektierten Objektrepräsentation mit der von einer anderen Neuronenpopulation des PFC gespeicherten Zielrepräsentation entschieden, ob das selektierte Objekt dem Ziel entspricht oder nicht (15).

Abkopplung der Aufmerksamkeit

Handelt es sich um einen Distraktor, wird über Rückkopplung zum FEF und PPC die Aktivität der gesamten WTAs auf null gesetzt. Diese Operation entspricht einer Abkopplung der Aufmerksamkeit (16) (Posner & Petersen, 1990). Nun kann die Position mit der nächst höheren Aktivierung in der Salienzkarte selektiert werden, und der Aufmerksamkeitsfokus wandert zum nächsten Objekt.

6.5 Ausblick: Prüfung des Modells

Diese Modellskizze stellt eine grobe Vereinfachung²⁴ dar. Sie enthält auch noch keine vollständige und insbesondere keine *quantitative* Beschreibung der neuronalen Mechanismen der visuellen Suche. Dennoch lassen sich aus ihr bereits zahlreiche *qualitative* Hypothesen ableiten, die der Überprüfung in physiologischen Experimenten zugänglich sind. Abschließend soll ein exemplarisches Experiment beschrieben werden.

Die Rolle der Gamma-Aktivität in der visuellen Suche

Darin soll die in dem Modell enthaltene Hypothese der Interaktion zwischen dem frontoparietalen Netzwerk und dem ITC über räumlich selektive oszillatorische Gamma-Aktivität in retinotopen Arealen während der Suche getestet werden. Die nicht-invasive Untersuchung der neuronalen Dynamik erfordert den Einsatz der EEG oder MEG. Die Bestimmung der räumlichen Selektivität von Synchronisationsprozessen mit diesen Verfahren ist aufgrund der begrenzten Quellenlokalisierung zum gegenwärtigen Zeitpunkt weitgehend auf die Unterscheidung von Quellen in beiden Hemisphären begrenzt. Das klassische Suchparadigma müsste nun derart modifiziert werden, dass nach seriellen und Hybridmodellen, nicht aber nach parallelen Modellen, die Aufmerksamkeit in vorhersagbarer Weise zunächst in das das Ziel *nicht* enthaltende Halbfeld und danach ins andere verschoben wird. Eine solche Modifikation wurde in der VEP-Studie von Woodman und Luck (1999) eingesetzt. Zusätzlich könnte Hybridmodellen zufolge die *Latenz* der Aufmerksamkeitsverschiebung von einem Halbfeld ins andere durch eine graduelle Abstufung der Zielähnlichkeit der Distraktoren im zuerst abgesuchten Halbfeld parametrisch moduliert werden. Komplementär zu der Studie von Woodman und Luck (1999) könnte anstelle des Zeitverlaufs des VEPs der Zeitverlauf der Gamma-Aktivität im okzipitalen Cortex beider Hemisphären analysiert werden. Dies wird durch neuere Verfahren zur Frequenzanalyse von EEG-Signalen ermöglicht (Tallon-Baudry & Bertrand, 1999).

Vorhersagen

Aus dem vorgeschlagenen Modell lassen sich für das skizzierte Experiment folgende Vorhersagen ableiten:

²⁴ Z.B. ist hier die Rolle des Thalamus und der Basalganglien, die sowohl tierexperimentellen und Läsionsstudien als auch theoretischen Argumenten zufolge eine wichtige Rolle in der visuellen Selektion spielen, nicht spezifiziert (Mesulam, 1981; Rafal & Robinson, 1995; Crick & Koch, 1990; LaBerge, 1995).

- Die Gamma-Aktivität sollte in beiden Hemisphären *nacheinander* (seriell) erhöht werden. Die *Richtung* der interhemisphärischen Verschiebung dieser Modulation dabei sollte wegen der am vertikalen Meridian gespiegelten Abbildung der Außenwelt im Gehirn der Richtung der vorhergesagten Aufmerksamkeitsverschiebung entgegengesetzt sein.
- Die *Latenz* der Verschiebung der Gamma-Modulation sollte mit der Zielähnlichkeit der Distraktoren im zuerst abgesuchten (und das Ziel nicht enthaltenden) Halbfeld und von Durchgang zu Durchgang mit der RT kovariieren.
- Da die serielle Modulation von Gamma-Oszillationen ein *Effekt* von räumlich-selektiven *Feedback-Signalen* aus dem FEF und PIPS ist, sollte sie durch fokale Läsionen von (oder TMS über) beiden Arealen bei intaktem okzipitalem Cortex reduziert werden. Dies sollte mit einer Abnahme der psychophysischen Leistung einhergehen²⁵.

6.6 Schluss

In dieser Arbeit wurde mit Hilfe der fMRT im menschlichen Gehirn die Beteiligung des FEF und multipler Subregionen des PPC an der Kontrolle der Selektionsprozesse der zielgerichteten visuellen Suche demonstriert. Ferner wurde gezeigt, dass die Beteiligung dieses frontoparietalen Netzwerkes unabhängig von der Notwendigkeit der Verknüpfung visueller Elementarmerkmale ist. Diese Ergebnisse sind am besten mit funktionalen Hybridmodellen der visuellen Suche vereinbar, in denen parallele, gedächtnisgesteuerte Prozesse einen räumlich-seriellen Selektionsprozess lenken. Wegen der Überlappung der während der visuellen Suche aktivierten Areale mit jenen, die die Exekution visuell gesteuerter Sakkaden kontrollieren, sprechen die Ergebnisse dieser Arbeit ferner für einen engen Zusammenhang von Sakkadenkontrolle und Objekterkennung im menschlichen Gehirn. Ein neurobiologisches Hybridmodell der visuellen Suche, in dem Sakkaden und Objekterkennung durch einen gemeinsamen Selektionsmechanismus im frontoparietalen Netzwerk gekoppelt sind, wurde skizziert. Zukünftige Untersuchungen werden die Interaktion des frontoparietalen Netzwerkes mit dem Objekterkennungspfad des visuellen Systems zum Gegenstand haben.

²⁵ Durch einen Vergleich mit dem Effekt selektiver Läsionen eines der beiden Areale könnten darüber hinaus potentielle feinere Unterschiede in ihrer Rolle bei der räumlichen Selektion untersucht werden.

Zusammenfassung

Natürliche visuelle Szenen konfrontieren uns in jedem Augenblick mit einer Vielzahl von Objekten, von denen nur wenige für unsere aktuellen Handlungen wie z.B. Augen- oder Greifbewegungen von Bedeutung sind. Deswegen spielt die Selektion relevanter Objekte („selektive visuelle Aufmerksamkeit“) eine zentrale Rolle in der Handlungskontrolle. Ferner scheint die bewusste Objekterkennung eine limitierte Verarbeitungskapazität aufzuweisen und somit ebenfalls die Selektion relevanter Objekte vorauszusetzen. Die visuelle Suche nach definierten Zielobjekten in einer Anordnung multipler Objekte ist ein etabliertes Verhaltensparadigma für die Charakterisierung visueller Selektionsprozesse. In der vorliegenden Arbeit wurde die neuronale Kontrolle der zielgerichteten visuellen Suche mit Hilfe der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT) an gesunden Probanden untersucht.

Drei Typen von Modellen beschreiben die visuellen Selektionsprozesse der Suche auf unterschiedliche Weise. Nach klassisch-seriellen Modellen zerlegt unser Sehsystem zunächst die gesamte Szene in ihre elementaren Merkmale (z.B. Farbe oder Orientierung von Konturen). Danach werden diese durch die Fokussierung der Aufmerksamkeit auf eine Position zu Objektrepräsentationen verknüpft. Folglich kann ein Zielobjekt mit einem einzigartigen Merkmal ohne Aufmerksamkeit entdeckt werden. Dagegen müssen einzelne Positionen der Szene nacheinander (seriell) vom Aufmerksamkeitsfokus selektiert werden, um ein Zielobjekt zu finden, das sich nur in der Verknüpfung seiner Merkmale von den irrelevanten Objekten (Distraktoren) unterscheidet. Nach parallelen Modellen werden die Repräsentationen aller Objekte in der Szene simultan (parallel) gewichtet. Die Gewichtung eines Objektes ist dabei eine Funktion seiner Ähnlichkeit mit dem im Kurzzeitgedächtnis gespeicherten Zielobjekt. Dieser Selektionsprozess hängt somit von der Unterscheidbarkeit von Zielobjekt und Distraktoren und nicht von der Notwendigkeit der Merkmalsverknüpfung ab. In parallel-seriellen Hybridmodellen nutzt das Sehsystem das Ergebnis einer ähnlichen parallelen Selektionsstufe, um den räumlichen Aufmerksamkeitsfokus zum Zielobjekt zu lenken. Diese Lenkung ist um so schwieriger, je weniger gut das Zielobjekt von den Distraktoren unterscheidbar ist.

Aus früheren Studien ist bekannt, dass das frontale Augenfeld (FEF) und multiple Subregionen (AIPS, PIPS und IPTO) des posterioren parietalen Cortex (PPC) ein corticales Netzwerk für die Kontrolle von Verschiebungen des Aufmerksamkeitsfokus

im Raum bilden, die „verdeckt“, d.h. ohne sakkadische Augenbewegungen, durchgeführt werden. Darauf aufbauend wurden aus diesen Modellen unterschiedliche Hypothesen über die neuronalen Korrelate der Kontrolle der visuellen Suche abgeleitet und geprüft. Nach klassisch-seriellen Modellen werden in der Suche nach einer Merkmalsverknüpfung, nicht aber nach einem einzelnen Merkmal, jene Hirnregionen aktiviert, die räumliche Aufmerksamkeitsverschiebungen kontrollieren: FEF, AIPS, PIPS und IPTO. Nach parallelen Modellen spielen diese Areale dagegen wegen des fehlenden Einsatzes räumlich-serieller Aufmerksamkeit keine Rolle in der visuellen Suche. Nach Hybridmodellen werden die vier Areale sowohl in einer Verknüpfungs- als auch in einer Merkmalssuche aktiviert, wenn die Unterscheidung des Zielobjektes von den Distraktoren schwierig ist.

In zwei fMRT-Experimenten wurde die Hirnaktivität jeweils zwischen einer schwierigen (Experimentalbedingung) und einer einfachen (Kontrollbedingung) visuellen Suche verglichen. Die motorischen Anforderungen (manuelle Antworten) aller Bedingungen waren identisch und die dargebotenen Reizmuster annähernd identisch. In den Experimenten sollten die neuronalen Korrelate der *verdeckten* visuellen Selektion und nicht die der Sakkadenkontrolle untersucht werden. Deswegen wurden die Probanden instruiert, die Suche ohne Augenbewegungen durchzuführen, und der Einsatz von Sakkaden wurde durch eine deutlich unter der sakkadischen Latenz liegende Darbietungsdauer der Objektanordnungen minimiert. In Experiment 1 war die Experimentalbedingung eine Verknüpfungssuche, in Experiment 2 eine in ihrer Schwierigkeit der Verknüpfungssuche angeglichene Merkmalssuche. Als Kontrollbedingung diente in beiden Experimenten eine einfache Merkmalssuche.

In einem psychophysischen Kontrollexperiment wurde zunächst mit Hilfe eines etablierten Verhaltensmaßes sichergestellt, dass die Verknüpfungs- und die schwierige Merkmalssuche schwieriger waren als die einfache Merkmalssuche und dass die Verknüpfungs- und die schwierige Merkmalssuche sich *nicht* in ihrer Schwierigkeit unterschieden. In Experiment 1 stieg während der Verknüpfungssuche das fMRT-Signal relativ zur Kontrollbedingung in einer Region im dorsalen präcentralen Sulcus sowie im AIPS, PIPS und IPTO an. Die Lokalisation der Region im dorsalen präcentralen Sulcus stimmte mit der in der Literatur beschriebenen Lokalisation des FEF überein und wurde in einem Kontrollexperiment während visuell gesteuerter Sakkaden aktiviert. Damit war sie nach gängigen Kriterien als das FEF identifiziert. Die Lokalisation der parietalen

Aktivierungen stimmte mit der Lokalisation der parietalen Kontrollregionen für verdeckte räumliche Aufmerksamkeitsverschiebungen überein. Auch sie wurden während visuell gesteuerter Sakkaden aktiviert. Auch in Experiment 2 stieg während der schwierigen Merkmalsuche das fMRT-Signal relativ zur Kontrollbedingung im FEF, AIPS, PIPS und IPTO an. Die Überlappung zwischen den Aktivierungen aus den Experimenten 1 und 2 war im FEF, AIPS und PIPS besonders gut reproduzierbar. Allerdings war die Aktivierungsstärke während der Verknüpfungs- und der schwierigen Merkmalsuche nur im PIPS gleich. Die Antwort dieses Areals reflektierte somit am deutlichsten die gleiche Schwierigkeit beider Aufgaben auf der Verhaltensebene. Mit Hilfe weiterer Kontrollexperimente wurde ausgeschlossen, dass die in den Experimenten 1 und 2 festgestellten differentiellen Aktivierungen einen Unterschied des Einsatzes von Augenbewegungen oder die minimalen Reizunterschiede zwischen Experimental- und Kontrollbedingung reflektierten.

Insgesamt zeigen die Ergebnisse, dass die in den Experimenten 1 und 2 gemessenen differentiellen Aktivierungen weder sensorische noch motorische Prozesse, sondern am ehesten die visuellen Selektionsprozesse der Suche reflektieren. Damit suggerieren die Ergebnisse dieser Arbeit, i) dass das menschliche FEF an den Selektionsprozessen der zielgerichteten visuellen Suche teilnimmt, ii) dass die drei parietalen Subregionen AIPS, PIPS und IPTO involviert sind und iii) dass die Beteiligung dieses „frontoparietalen Aufmerksamkeitsnetzwerkes“ nicht die Notwendigkeit der Merkmalsverknüpfung voraussetzt, sondern allgemeiner von der Schwierigkeit der Suche abhängt. Dies ist mit der Dichotomie der Suchmodi bei Merkmals- und Verknüpfungssuche in klassisch-seriellen Modellen nicht zu vereinbaren. Auch parallele Modelle können die Befunde nur unter experimentell wenig gestützten Annahmen über die Funktionsweise des FEF und PPC erklären. Die Ergebnisse sind dagegen gut mit parallel-seriellen Hybridmodellen vereinbar. Weil das FEF und die intraparietalen Subregionen außerdem auch Sakkaden kontrollieren, implizieren die Resultate ferner einen engen Zusammenhang zwischen den Selektionsprozessen für Sakkaden und Objekterkennung. Die Resultate werden mit den Befunden anderer physiologischer Studien in der Skizze eines neurobiologischen Modells der visuellen Suche zusammengeführt, in dem Sakkaden und Objekterkennung durch einen gemeinsamen Selektionsmechanismus im frontoparietalen Netzwerk gekoppelt sind.

Literaturverzeichnis

- Andreasen, N.C. 1994. The mechanisms of schizophrenia. *Curr. Opin. Neurobiol.*, **4**: 245-251.
- Allport, A. 1993. Attention and control: Have we been asking the wrong questions? A critical review of twenty five years. In Meyer, D.E. & Kornblum, S. (Hrsg.), *Attention and Performance XIV*. Hillsdale: Erlbaum, 182-217.
- Andersen, R.A. & Gnadt, J.W. 1989. Posterior parietal cortex. In Wurtz, R.H. & Goldberg, M.E. (Hrsg.), *Neurobiology of Saccadic Eye Movements*. Amsterdam: Elsevier, 315-335.
- Andersen, R.A. 1995. Coordinate transformations and motor planning in posterior parietal cortex. In Gazzaniga, M.S. (Hrsg.), *The Cognitive Neurosciences*. Cambridge: MIT Press, 519-532.
- Anderson, K.C., Assad, W.F., Wallis, J.D. & Miller, E.K. 1999. Simultaneous recordings from monkey prefrontal (PF) and posterior parietal (PP) cortices during visual search. *Soc. Neurosci. Abstr.*, **25**: 669.
- Arguin, M., Joanette, Y. & Cavanagh, P. 1993. Visual search for features and conjunction targets with an attention deficit. *J. Cogn. Neurosci.*, **5**: 436-452.
- Ashbridge, E., Walsh, V. & Cowey, A. 1997. Temporal aspects of visual search studied by transcranial magnetic stimulation. *Neuropsychologia*, **35**: 1121-1131.
- Balint, R. 1909. Seelenlähmung des Schauens. *Monatsschr. Psychiat. Neurol.*, **25**: 51-81.
- Becker, W. 1989. Metrics. In Wurtz, R.H. & Goldberg, M.E. (Hrsg.), *Neurobiology of Saccadic Eye Movements*. Amsterdam: Elsevier. 13-61.
- Bichot, N.P. Schall, J.D. & Thompson, K.G. 1996. Visual feature selectivity in frontal eye fields induced by experience in mature macaques. *Nature*, **381**: 697-699.
- Bichot, N.P. & Schall, J.D. 1999a. Saccade target selection in macaque during feature and conjunction visual search. *Vis. Neurosci.*, **16**: 81-89.
- Bichot, N.P. & Schall, J.D. 1999b. Effects of similarity and history on neural mechanisms of visual selection. *Nat. Neurosci.*, **2**: 549-554.
- Boynton, G.M., Engel, S.A., Glover, G.H. & Heeger, D.J. 1996. Linear systems analysis of functional magnetic resonance imaging in human V1. *J. Neurosci.*, **16**: 4207-4221.

- Brandt, S.A., Takahashi, T., Reppas, J.B., Wenzel, R., Villringer, A., Dale, A.M. & Tootell, R.B.H. 1999. Sensory and motor components of smooth pursuit eye movements in extrastriate cortex. In Becker, W., Deubel, H. & Mergner, T. (Hrsg.), *Current oculomotor research*. New York: Plenum, 213-222.
- Brandt, S.A., Brocke, J., Rörich, S., Ploner, C.J., Villringer, A. & Meyer, B.U. 2001. *In vivo* assesment of human visual system connectivity with transcranial electrical stimulation during functional magnetic resonance imaging. *Neuroimage*, **14**: 366-375.
- Braun, J. & Julesz, B. 1998. Withdrawing attention at little or no cost. *Percept. & Psychophys.*, **60**: 1-23.
- Brefczynski, J.A. & DeYoe, E. 1999. A physiological correlate of the 'spotlight' of visual attention. *Nat. Neurosci.*, **2**: 370-374.
- Beauchamp, M.S., Petit, L., Ellmore, T.M., Ingelholm, J. & Haxby, J.V. 2001. A parametric study of overt and covert shifts of visuospatial attention. *Neuroimage*, **14**: 310-321.
- Carter, C.S., Braver, T.S., Barch, D.M., Botvinik, M.M., Noll, D. & Cohen, J.D. 1998. Anterior cingulate cortex, error detection, and the online monitoring of performance. *Science*, **280**: 747-749.
- Cave, K. & Wolfe, J.M. 1999. The psychophysical evidence for a binding problem in human vision. *Neuron*, **24**: 11-17.
- Chelazzi, L., Miller E.K., Duncan J. & Desimone R. 1993. A neural basis for visual search in inferior temporal cortex. *Nature*, **363**: 345-347.
- Chelazzi, L. 1999. Serial attention mechanisms in visual search: A critical look at the evidence. *Psychol. Res.*, **62**: 195-219.
- Chelazzi, L. Miller, E.K., Duncan, J. & Desimone, R. 2001. Responses of neurons in macaque area V4 during memory-guided visual search. *Cereb. Cortex*, **11**: 761-772.
- Churchland, P.S., Ramachandran, V.S. & Sejnowski, R.J. 1994. A critique of pure vision. In Koch, C. & Davis, J.L. (Hrsg.), *Large-scale Neural Theories of the Brain*. Cambridge: MIT Press.
- Cohen, M.S. 1996. Rapid MRI and functional applications. In Toga, A.W. & Mazziotta, J.C. (Hrsg.), *Brain Mapping. The Methods*. San Diego: Academic Press, 223-255.

- Cohen, M.S. 1997. Parametric analysis of fMRI data using linear systems methods. *Neuroimage*, **6**: 93-103.
- Colby, C.L. 1998. Action-oriented reference frames in cortex. *Neuron*, **20**: 15-24.
- Colby, C.L. & Goldberg, M.E. 1999. Space and attention in parietal cortex. *Annu. Rev. Neurosci.*, **22**: 319-349.
- Coltheart, V. 1997. Introduction: perceiving and remembering brief visual stimuli. In Coltheart, V. (Hrsg.), *Fleeting Memories*. Cambridge: MIT Press, 1-12.
- 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.
- Corbetta, M. 1998. Frontoparietal cortical networks for directing attention and the eye to visual locations: identical, independent, or overlapping neural systems? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **95**: 831-838.
- Corbetta, M., Akbudak, E., Conturo, T.E., Snyder, A.Z., Ollinger, J.M., Drury, A.Z., Linenweber, M.R., Petersen, S.E., Raichle, M.E., Van Essen, D.C. & Shulman, G.L. 1998. A common network of functional areas for attention and eye movements. *Neuron*, **21**: 761-773.
- Courtney, S.M. & Ungerleider, L. 1997. What fMRI has taught us about human vision. *Curr. Opin. Neurobiol.*, **7**: 554-561.
- Courtney, S.M., Petit, L., Maisog, J.M., Ungerleider, L.G. & Haxby, J.V. 1998. An area specialized for spatial working memory in human frontal cortex. *Science*, **279**: 1347-1351.
- Crick, F. & Koch, C. 1990. Towards a neurobiological theory of consciousness. *Sem. Neurosci.*, **2**: 273-304.
- Crick, F. & Koch, C. 1998. Consciousness and neuroscience. *Cerebral Cortex*, **8**: 97-107.
- Critchley, M. 1953. *The Parietal Lobes*. London: Arnold.
- Damasio, H. 1995. *Human Brain Anatomy in Computerized Images*. New York: Oxford University Press.
- Dale, A.M., Fischl, B. & Sereno, M.I. 1999. Cortical surface-based analysis I: segmentation and surface reconstruction. *Neuroimage*, **9**: 179-194.
- Dehaene, S., Posner, M.I. & Tucker, D.M. 1994. Localization of a neural system for error detection and compensation. *Psychol. Sci.*, **5**: 303-305.

- Desimone, R. 1998. Visual attention mediated by biased competition in extrastriate visual cortex. *Phil. Trans. R. Soc. Lond., B*, **353**: 1245-1255.
- Desimone, R. & Duncan, J. 1995. Neural mechanisms of selective visual attention. *Annu. Rev. Neurosci.*, **18**: 193-222.
- Deubel, H. & Schneider, W.X. 1996. Saccade target selection and object recognition: evidence for a common attentional mechanism. *Vision Res.*, **12**: 1827-1837.
- Diesch, E. 1994. A high resolution color graphic display four channel software tachistoscope. *Behav. Res. Meth., Instr., & Comp.*, **26**: 331-335.
- Donner, T.H., Brandt, S.A., Wenzel, R., Dale, A.M., Tootell, R.B.H. & Villringer, A. 1998. Eye movement induced modulation in early visual areas. *Eur. J. Neurosci.*, **10 (10)**: 240.
- Donner, T.H., Kettermann, A. Diesch, E., Villringer, A. & Brandt, S.A. Beyond spatial shifts: parietal contributions to non-spatial attention mechanisms of visual search. Eingereicht.
- Downing, P.E. 2000. Interactions between visual working memory and selective attention. *Psychol. Sci.*, **6**: 467-473.
- Draper, N.R. & Smith, H. 1998. *Applied regression analysis*. New York: Wiley-Interscience.
- Dretske, F. 1998. Wozu ist Bewußtsein gut? In Esken, F. & Heckmann, D. (Hrsg.) *Bewußtsein und Repräsentation*. Paderborn: Schöningh, 73-90.
- Driver, J. & Baylis, G. 1998. Attention and visual object segmentation. In Parasuraman, R. (Hrsg.), *The Attentive Brain*. Cambridge: MIT Press, 299-325.
- Duncan, J. & Humphreys, G.W. 1989. Visual search and stimulus similarity. *Psychol. Rev.*, **96**: 433-458.
- Egeth, H.E. & Yantis, S. 1997. Visual Attention: Control, representation, and time course. *Annu. Rev. Psychol.*, **48**: 269-297.
- Eglin, M., Robertson, L.C. & Knight, R.T. 1991. Cortical substrates supporting visual search in humans. *Cereb. Cortex*, **1**: 262-272.
- Engel, A.K., Fries, P., König, P., Brecht, M. & Singer, W. 1999. Temporal binding, binocular rivalry, and consciousness. *Cons. & Cognit.*, **8**: 128-151.
- Feinberg, T.E. & Farah, M.J. (Hrsg.) 1997. *Behavioral Neurology and Neuropsychology*. New York: McGraw-Hill.

- Felleman, D.J. & Van Essen, D.C. 1991. Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb. Cortex*, **1**: 1-47.
- Findlay, J.M. 1997. Saccade target selection during visual search. *Vis. Res.*, **37**: 617-631.
- Fink, G.R., Halligan, P.W., Marschall, J.C., Frith, C.D., Frackowiack, R.S.J. & Dolan, R.J. 1996. Where in the brain does visual attention select the forest and the trees? *Nature*, **382**: 626-628.
- Fox, P.T. & Raichle, M.E. 1986. Focal physiological uncoupling of cerebral blood flow and oxidative metabolism during somatosensory stimulation in human subjects. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **83**: 1140-1144.
- Friedman-Hill, S.R., Robertson, L.C. & Treisman, A. 1995. Parietal contributions to visual feature binding: evidence from a patient with bilateral lesions. *Science*, **269**: 853-855.
- Fries, P., Reynolds, J.H., Rorie, A.E. & Desimone, R. 2001. Modulation of oscillatory activity by selective visual attention. *Science*, **291**: 1560-1563.
- Friston, K.J. 1996. Statistical parametric mapping and other analyses of functional imaging data. In Toga, A.W. & Mazziotta, J.C. (Hrsg.), *Brain Mapping. The Methods*. San Diego: Academic Press, 363-388.
- Friston, K.J., Holmes, A.P. & Worsley, K.J. 1999. How many subjects constitute a study? *Neuroimage*, **10**: 1-5.
- Gazzaniga, M.S. (Hrsg.) 1995. *The Cognitive Neurosciences*. Cambridge: MIT Press.
- Gitelman, D.R., Nobre, A.C., Parrish, T.B., LaBar, K.S., Kim, Y.H., Meyer, J.R. & Mesulam, M.M. 1999. A large-scale distributed network for covert spatial attention. *Brain*, **122**: 1093-1106.
- Goldberg, M.E. & Segraves, M.A. 1999. The visual and frontal cortices. In Wurtz, R.H. & Goldberg, M.E. (Hrsg.), *Neurobiology of Saccadic Eye Movements*. Amsterdam: Elsevier, 283-313.
- Goldman-Rakic, P.S. 1994. In Theiry, A.M., Glowinski, J., Goldman-Rakic, P.S. & Christen, Y. (Hrsg.), *Motor and Cognitive Function of the Prefrontal Cortex*. Berlin: Springer, 112-122.
- Goodale, M.A. & Milner, A.D. 1992. Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci.*, **15**: 20-25.

- Gottlieb, J.P., Kusunoki, M. & Golberg, M.E. 1998. The representation of visual salience in monkey parietal cortex. *Nature* **391**: 481-484.
- Grosbras, M.-H., Lobel, E., Van de Moortele, P.-F., LeBihan, D. & Bethoz, A. 1999. An anatomic landmark for the supplementary eye fields in human revealed with functional magnetic resonance imaging. *Cereb. Cortex*, **9**: 705-711.
- Grossberg, S., Mingolla, E. & Ross, W.D. 1994. A neural theory of attentive visual search: interactions of boundary, surface, spatial, and object representations. *Psychol. Rev.*, **101**: 470-489.
- Heeger, D.J., Huk, A., Geisler, W.S. & Albrecht, D. 2000. Spikes versus BOLD: What does neuroimaging tell us about neuronal activity? *Nat. Neurosci.*, **3**: 631-633.
- Heeger D.J. & Ress, D. 2002. What does fMRI tell us about neuronal activity? *Nature Rev. Neurosci.*, **3**: 142-151.
- Heilman, K.M., Watson, R.T. & Valenstein, E. 1997. Neglect: clinical and anatomic aspects. In Feinberg, T.E. & Farah, M.J. (Hrsg.), *Behavioral Neurology and Neuropsychology*. New York: McGraw-Hill, 309-317.
- Hinton, G.E., McClelland, J.L. & Rumelhart, D.E. 1986. Distributed representations. In Rumelhart, D.E., McClelland, J.L. & the PDP Research Group (Hrsg.), *Parallel Distributed Processing, Vol. 1*. Cambridge: MIT Press, 77-109.
- Hoffman, J.E. 1998. Visual attention and eye movements. In Pashler, H. (Hrsg.), *Attention*. London: Psychology Press, 119-153.
- Holmes, G. & Horax, G. 1919. Disturbances of spatial orientation and visual attention with loss of stereoscopic vision. *Arch. Neurol. Psychiat.*, **1**: 385-407.
- Itti, L. & Koch, C. 2000. A saliency-based search mechanism for overt and covert shifts of visual attention. *Vision Res.*, **40**: 1489-1506.
- Itti, L. & Koch, C. 2001. Computational modelling of visual attention. *Nature Rev. Neurosci.*, **2**: 194-203.
- James, W. 1890/1981. *The Principles of Psychology*. Cambridge: Harvard University Press.
- Joseph, J.S., Chun, M.M. & Nakayama, K. 1997. Attentional requirements in a "preattentive" feature search task. *Nature*, **387**: 805-807.
- Kastner, S., Pinsk, M.A., De Weerd, P., Desimone, R. & Ungerleider, L.G. 1999. Increased activity in human visual cortex during directed attention in the absence of visual stimulation. *Neuron*, **22**: 751-761.

- Katz, B., Müller, K. & Helmle, H. 1987. Binocular eye movement recording with CCD arrays. *Neuro-ophthalm.*, **7**: 81-89.
- Kim, C. & Shadlen, S. 1999. Neural correlates of a decision in the dorsolateral prefrontal cortex of the macaque. *Nature Rev. Neurosci.*, **2**: 176-185.
- Kleinschmidt, A., Büchel, C., Zeki, S. & Frackowiak, R.S. 1998. Human brain activity during spontaneously reversing perception of ambiguous figures. *Proc. R. Soc. Lond., B*, **265**: 2427-2433.
- Koch, C. & Ullman, S. 1985. Shifts in selective visual attention: towards the underlying neural circuitry. *Hum. Neurobiol.*, **4**: 219-227.
- Koch, C. 1999. *Biophysics of Computation. Information Processing in Single Neurons*. New York: Oxford University Press.
- König, P., Engel, A.K. & Singer, W. 1996. Integrator or coincidence detector? The role of the cortical neuron revisited. *Trends Neurosci.*, **19**: 130-137.
- Kustov, A.A. & Robinson, D.L. 1996. Shared neural control of attentional shifts and eye movements. *Nature*, **384**: 74-77.
- Kwong, K., Belliveau, J.W., Chesler, D.A., Goldberg, I.E., Weisskoff, R.M., Poncelet, B.P., Kennedy, D.N., Hoppel, B.E., Cohen, M.S., Turner, R., Cheng, H.-M., Brady, T.J. & Rosen, B.R. 1992. Dynamic magnetic resonance imaging of human brain activity during primary sensory stimulation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **89**: 5675-5679.
- LaBerge, D. 1995. Computational and anatomical models of selective attention in object identification. In Gazzaniga, M.S. (Hrsg.), *The Cognitive Neurosciences*. Cambridge: MIT Press, 649-664.
- Lamme, V.A.F. & Roelfsema, P.R. 2000. The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing. *Trends Neurosci.*, **11**: 571-579.
- Le, T.H., Pardo, J.V. & Hu, X. 1998. 4T-fMRI study of nonspatial shifting of selective attention: cerebellar and parietal contributions. *J. Neurophysiol.*, **79**: 1535-1548.
- Leigh, J.R. & Zee, D.S. 1999. *The Neurology of Eye Movements*, Oxford: Oxford University Press.
- Leonards, U., Sunaert, S., Van Hecke, P. & Orban, G.A. 2000. Attention mechanisms in visual search – an fMRI study. *J. Cogn. Neurosci.*, **12 (S 2)**: 61-75.
- Leopold, D.A. & Logothetis, N.K. 1999. Multistable phenomena: changing views in perception. *Trends Cogn. Sci.*, **3**: 254-264.

- Livingstone, M.S. & Hubel, D.H. 1988. Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science*, **240**: 740-749.
- Logothetis, N. 1998. Object vision and visual awareness. *Curr. Opin. Neurobiol.*, **8**: 536-544.
- Logothetis, N.K., Pauls, J., Augath, M., Trinath, T. & Oettermann, A. 2001. Neurophysiological investigation of the basis of the fMRI signal. *Nature*, **412**: 150-157.
- Luck, S.J., Hillyard, S.A., Marguin G.R. & Gazzaniga, M.S. 1994. Independent attentional scanning in the separated hemispheres of split-brain patients. *J. Cogn. Neurosci.*, **6**: 84-91.
- Luck, S.J., Girelli, M., McDermott, M.T. & Ford, M.A. 1997. Bridging the gap between monkey neurophysiology and human perception: an ambiguity resolution theory of visual selective attention. *Cognit. Psychol.*, **33**: 64-87.
- Luck, S.J. & Vogel, E.V. 1997. The capacity of visual working memory for features and conjunctions. *Nature*, **390**: 279-281.
- Lumer, E.D., Friston, K.J. & Rees, G. 1998. Neural correlates of perceptual rivalry in the human brain. *Science*, **280**: 1930-1934.
- Machielsen, W.C., Rombouts, S.A., Barkhof, F., Scheltens, P. & Witter, M.P. 2000. FMRI of visual encoding: reproducibility of activation. *Hum. Brain Mapp.*, **9**: 156-164.
- Mack, A. & Rock, I. 1998. *Inattentional Blindness*. Cambridge: MIT Press.
- Malach, R., Reppas, J.B., Benson, R.R., Kwong, K.K., Jiang, H., Kennedy, W.A., Ledden, P.J., Brady, T.J., Rosen, B.R. & Tootell, R.B.H. 1995. Object-related activity revealed by functional magnetic resonance imaging in human occipital cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **92**: 8135-8139.
- Mansfield, P. 1977. Multi-planar image formation using NMR spin echoes. *J. Phys. C* **10**: L55-L58.
- Martinez, A., Anillo-Vento, L., Sereno, M.I., Frank, L.R., Buxton, R.B., Dubowitz, D.J., Wong, E.C., Hinrichs, H., Heinze, H.J. & Hillyard, S.A. 1999. Involvement of striate and extrastriate visual cortical areas in spatial attention. *Nat. Neurosci.*, **2**: 364-369.
- Maunsell, J.H.R. 1995. The brain's visual world – representation of visual targets in cerebral cortex. *Science*, **270**: 764-769.

- Mausfeld, R. 1996. Psychophysik. In Strube, G. (Hrsg.), *Wörterbuch der Kognitionswissenschaft*. Stuttgart: Klett-Cotta, 830.
- Mesulam, M.M. 1981. A cortical network for directed attention and unilateral neglect. *Ann. Neurol.*, **10**: 364-369.
- Mesulam, M.M. 1999. Spatial attention and neglect: parietal, frontal, and cingulate contributions to the mental representation and attentional targeting of salient extrapersonal events. *Phil. Trans. R. Soc. Lond., B.*, **354**: 1325-1346.
- Miller, E.K. & Cohen, J.D. 2001. An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annu. Rev. Neurosci.*, **24**: 167-202.
- Moran, J. & Desimone, R. 1985. Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science*, **229**: 782-784.
- Moser, E., Teichmeister, C. & Diemling, M. 1996. Reproducibility and postprocessing of gradient-echo functional MRI to improve localization of brain activity in the human visual cortex. *Magn. Res. Imaging*, **14**: 567-579.
- Müller N.G., Bartelt, O.A., Donner, T.H., Obrig, H., Villringer, A. & Brandt, S.A. 2001. Size of Attentional Focus Correlates with Level of BOLD Response in Visual Areas in Humans. *Soc. Neurosci. Abstr.* **27**: 416.6.
- Nebes, R.D. 1997. Alzheimer's disease: cognitive neuropsychological aspects. In Feinberg, T.E. & Farah, M.J. (Hrsg.), *Behavioral Neurology and Neuropsychology*. New York: McGraw-Hill, 545-550.
- Nestor, P.G. & O'Donnell, B.F. 1998. The mind adrift: Attentional dysregulation in schizophrenia. In Parasuraman, R. (Hrsg.), *The Attentive Brain*. Cambridge: MIT Press, 527-546.
- Neisser, U. 1967. *Cognitive Psychology*. New York: Appleton.
- Noll, D.C., Genovese, C.R., Nytröm, L.E., Vazquez, A.L., Forman, S.D., Eddy, W.F. & Cohen, J.D. 1997. Estimating test-retest reliability in functional MR imaging II: application to motor and cognitive activation studies. *Magn. Res. Med.*, **38**: 508-517.
- Nothdurft, H.C. 1993. Saliency effects across dimensions in visual search. *Vision Res.*, **33**: 2305-2310.
- Nothdurft, H.C. 1999. Focal attention in visual search. *Vision Res.*, **39**: 839-844.
- Nothdurft, H.C. 2000. Saliency from feature contrast: temporal properties of saliency mechanisms. *Vision Res.*, **40**: 2421-2435.

- Ogawa, S., Tank, D., Menon, R., Ellermann, J.M., Kim, S.-G., Merkle, H. & Ugurbil, K. 1992. Intrinsic signal changes accompanying sensory stimulation: functional brain mapping with magnetic resonance imaging. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **89**: 5951-5955.
- Olma, M.C., Donner T.H., Kettermann, A., Hagedorf, H., Villringer, A. & Brandt S.A. 2002. Varieties of cortical attention mechanisms during visual search. Available on CD-ROM in *Neuroimage*, **16 (2)**: 20148.
- Opwis, K. 1996. Ziel. In Strube, G. (Hrsg.), *Wörterbuch der Kognitionswissenschaft*. Stuttgart: Klett-Cotta, 830.
- Pachella, R.G. 1974. The interpretation of reaction time in information processing research. In Kantonitz, B. (Hrsg.), *Human Information: Tutorials in Performance and Cognition*. 41-82.
- Parasuraman, R. & Greenwood, P.M. 1998. Selective attention in aging and dementia. In Parasuraman, R. (Hrsg.), *The Attentive Brain*. Cambridge: MIT Press, 319-335.
- Parker, A.J. & Newsome, W.T. 1998 Sense and the single neuron: probing the physiology of perception. *Annu. Rev. Neurosci.*, **21**: 227-277.
- Pascual-Leone, A. Walsh, V. & Rothwell, J. 2000. Transcranial magnetic stimulation in cognitive neuroscience - Virtual lesion, chronometry, and functional connectivity. *Curr. Opin. Neurobiol.*, **10**: 232-237.
- Paus, T. 1996. Location and function of the human frontal eye field: a selective review. *Neuropsychologia*, **34**: 475-483.
- Perry, R.J. & Zeki, S. 2000. Integrating motion and colour within the visual brain: an fMRI approach to the binding problem. *Soc. for Neurosci. Abstr.*, **26**: 250.1.
- Posner, M.I. & Cohen, Y. 1984. Components of performance. In Bourna, H. & Bouwhuis, D. (Hrsg.), *Attention and Performance X*. Hillsdale: Erlbaum, 531-556.
- Posner, M.I. & Petersen, S.E. 1990. The attention system of the human brain. *Annu. Rev. Neurosci.*, **13**: 25-42.
- Posner, M.I. & Raichle, M.E. 1994. *Images of Mind*. New York: Freeman.
- Posner, M.I. & Abdullaev, Y.G. 1996. What to image? Anatomy, circuitry, and plasticity of human brain function. In Toga, A.W. & Mazziotta, J.C. (Hrsg.) *Brain Mapping. The Methods*. San Diego: Academic Press, 407-421.

- Posner, M.I. & Gilbert, C.D. 1999. Attention and primary visual cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **96**: 2585-2587.
- Rafal, R. & Robertson, L. 1995. The neurology of visual attention. In Gazzaniga, M.S. (Hrsg.), *The Cognitive Neurosciences*. Cambridge: MIT Press, 625-648.
- Rafal, R.D. 1997a. Hemispatial neglect: cognitive neuropsychological aspects. In Feinberg, T.E. & Farah, M.J. (Hrsg.), *Behavioral Neurology and Neuropsychology*. New York: McGraw-Hill, 319-335.
- Rafal, R.D. 1997b. Balint Syndrome. In Feinberg, T.E. & Farah, M.J. (Hrsg.), *Behavioral Neurology and Neuropsychology*. New York: McGraw-Hill, 337-356.
- Ramachandran, V.S. & Hirstein, W. 1997. Three laws of qualia: What neurology tells us about the biological functions of consciousness. *J. Cons. Studies*, **4**: 429-457.
- Rao, S.C., Rainer, G. & Miller, E.K. 1997. Integration of what and where in the primate prefrontal cortex. *Science*, **276**: 821-824.
- Rees, G., Friston, K. & Koch, C. 2000. A direct quantitative relationship between the functional properties of human and macaque V5. *Nature Neurosci.*, **3**: 716-723.
- Rees, G., Kreimann, G. & Koch, C. 2002. Neural correlates of consciousness in humans. *Nature Rev. Neurosci.*, **3**: 261-270.
- Reynolds, J.H. & Desimone, R. 1999. The role of neural mechanisms of attention in solving the binding problem. *Neuron*, **19**: 19-29.
- Riesenhuber, M. & Poggio, T. 2000. Models of object recognition. *Nature Neurosci.*, **S3** 1199-1204.
- Rizzolatti, G., Riggio, L., & Sheliga, B.M. 1994. Space and selective attention. In Moscovitch, E.M. & Umiltà, C. (Hrsg.), *Attention and Performance XV*. Cambridge: MIT Press, 231-265.
- Robertson, L., Treisman, A., Friedman-Hill, S. & Grabowecky, M. 1997. The interaction of spatial and object pathways: evidence from Balint's syndrome. *J. Cogn. Neurosci.*, **3**: 295-317.
- Robertson, L.C. 1998. Visuospatial attention and parietal function: their role in object perception. In Parasuraman, R. (Hrsg.), *The Attentive Brain*. Cambridge: MIT Press, 257-278.
- Rock, I. & Palmer, S.E. 1990. The legacy of Gestalt psychology. *Sci. Am.*, **243**: 48-61.

- Rombouts, S.A.R.B., Barkhoff, F., Hoogenraad, F.G.C., Sprenger, A. & Scheltens, P. 1998. Within-subject reproducibility of visual activation patterns with functional magnetic resonance imaging using multislice echo planar imaging. *Magn. Res. Imag.*, **25**: 105-113.
- Sagi, D. & Julesz, B. 1985. "Where" and "what" in vision. *Science*, **228**: 1217-1219.
- Salinas, E. & Sejnowski, T.J. 2001. Correlated neuronal activity and the flow of neural information. *Nature Rev. Neurosci.*, **2**: MIT Press 539-550.
- Schall, J.D., Morel, A., King, D.J. & Bullier, J. 1995. Topography of cortical afferents to frontal eye field in macaque: functional convergence and segregation of processing streams. *J. Neurosci.*, **15**: 4464-4487.
- Schall, J.D. & Thompson, K.G. 1999. Neural selection and control of visually guided eye movements. *Annu. Rev. Neurosci.*, **22**: 241-259.
- Sereno, A.B. & Maunsell, J.H.R. 1998. Shape selectivity in primate lateral intraparietal cortex. *Nature*, **395**: 500-503.
- Shadlen, M.N. & Newsome, W.T. 1996. Motion perception: seeing and deciding. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **93**: 628-633.
- Shadlen, M.N. & Movshon, J.A. 1999. Synchrony unbound: a critical evaluation of the temporal binding hypothesis. *Neuron*, **24**: 67-77.
- Singer, W. & Gray, C.M. 1995. Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis. *Annu. Rev. Neurosci.*, **18**: 555-586.
- Singer, W. 1999. Neuronal synchrony: a versatile code for the definition of relations? *Neuron*, **24**: 49-65.
- Talairach, J. & Tournoux, P. 1988. *Co-planar Stereotactic Atlas of the Human Brain*. New York: Thieme.
- Tallon-Baudry, C. & Bertrand, O. 1999. Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. *Trends Cogn. Sci.*, **4**: 151-162.
- Tanaka, K. 1997. Mechanisms of visual object recognition: monkey and human studies. *Curr. Opin. Neurobiol.*, **7**: 523-529.
- Tessier-Lavigne, M. 1991. Phototransduction and information processing in the retina. In Kandel, E.R., Schwartz, J.H. & Jessel, T.M. (Hrsg.), *Principles of Neural Science*. New York: Elsevier, 400-418.

- Thulborn, K.R., Waterton, J.C., Mathews, P.M. & Radda, G.K. 1982. Oxygen dependence of the transverse relaxation time of water protons in whole blood at high field. *Biochim. Biophys. Acta*, **714**: 265-270.
- Tootell, R.B.H., Mendola, J.D., Hadjikhani, N.K., Ledden, P.J., Liu, A.K., Reppas, J.B., Sereno, M.I. & Dale, A.M. 1997. Functional analysis of V3A and related areas in human visual cortex. *J. Neurosci.*, **17**: 7060-7078.
- Tootell, R.B.H., Hadjikhani, N., Mendola, J.D., Marrett, S. & Dale, A.M. 1998a. From retinotopy to recognition: fMRI in human visual cortex. *Trends Cogn. Sci.*, **2**: 174-183.
- Tootell, R.B.H., Hadjikhani, N., Hall, E.K., Marrett, S., Vanduffel, W., Vaughan, J.T. & Dale, A.M. 1998b. The retinotopy of visual spatial attention. *Neuron*, **21**: 1409-1422.
- Treisman, A.M. & Gelade, G. 1980. A feature-integration theory of attention. *Cognit. Psychol.*, **12**: 97-136.
- Treisman, A.M. 1988. Features and objects: the fourteenth bartlett memorial lecture. *Q. J. Exp. Psychol.*, **40 A**: 201-237.
- Treisman, A.M. 1993. The perception of features and objects. In Baddeley A. & Weiskrantz L. (Hrsg.), *Attention: Selection, Awareness, and Control*. Oxford: Clarendon Press, 5-35.
- Treisman, A.M. & Kanwisher, N.G. 1998. Perceiving visually presented objects: recognition, awareness, and modularity. *Curr. Opin. Neurobiol.*, **8**: 218-226.
- Treisman, A.M. 1996. The binding problem. *Curr. Opin. Neurobiol.*, **6**: 171-178.
- Ungerleider, L.G. & Mishkin, M. 1982. Two cortical visual systems. In Ingle, J., Goodale, M.A. & Mansfield, R.J.W. (Hrsg.), *Analysis of Visual Behavior*. Cambridge: MIT Press, 549-580.
- Ungerleider, L.G. & Haxby, J.V. 1994. 'What' and 'where' in the human brain. *Curr. Opin. Neurobiol.*, **4**: 157-165.
- Ungerleider, L.G. 1995. Functional brain imaging studies of cortical mechanisms for memory. *Science*, **270**: 769-775.
- Ungerleider, L., Courtney, S.M. & Haxby, J.V. 1998. A neural system for human visual working memory. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **95**: 838-890.

- Van Essen, D.C., Drury, H.A., Joshi, S. & Miller, M.I. 1998. Functional and structural mapping of human cerebral cortex: solutions are in the surfaces. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **95**: 788-795.
- Villringer, A. & Dirnagl, U. 1995. Coupling of brain activity and cerebral blood flow: basis of functional neuroimaging. *Cerebrovasc. Brain Metab. Rev.*, **7**: 240-275.
- Wandell, B.A. 1999. Computational neuroimaging of human visual cortex. *Annu. Rev. Neurosci.*, **22**: 143-173.
- Welford, A.T. 1980. Choice reaction time: basic concepts. In Welford, A.T. (Hrsg.), *Reaction Times*. London: Academic Press, 73-128.
- Wojciulik E. & Kanwisher N. 1999. The generality of parietal involvement in visual attention. *Neuron*, **23**: 747-764.
- Wolfe, J. M. 1994. Guided search 2.0. A revised model of visual search. *Psychonomic Bull. Rev.*, **1**: 202-228.
- Wolfe, J.M. & Gancarz, G. 1996. Guided search 3.0: a model of visual search catches up with Jay Enoch 40 years later. In Lakshminarayanan, V. (Hrsg.), *Basic and Clinical Applications of Vision Science*. Dordrecht: Kluwer Academic, 189-192.
- Wolfe, J.M. 1998. Visual search. In Pashler, H. (Hrsg.), *Attention*. London: Psychology Press, 13-73.
- Wolfe, J. M. 1999. How do you pay attention? *Nature*, **240**: 813-814.
- Woodman, G.F. & Luck, S.J. 1999. Electrophysiological measurement of rapid shifts of attention during visual search. *Nature*, **240**: 867-869.
- Woods, R.P. 1996. Correlation of brain structure and function. In Toga, A.W. & Mazziotta, J.C. (Hrsg.), *Brain Mapping. The Methods*. San Diego: Academic Press, 313-342.
- Yarbus, A.L. 1967. *Eye Movements and Vision*. New York: Plenum.

Glossar

AIPS	anteriorer Anteil des intraparietalen Sulcus
ANOVA	analysis of variance
BA	Brodman Areal
BOLD	blood oxygenation level dependend
EEG	Elektroenzephalographie
EMS	einfache Merkmalsuchbedingung
FA	flip angle
FEF	frontal eye field
FIT	Feature Integration Theory
FIX	Fixationsbedingung
FWHM	full width at half maximum
GLM	general linear model
fMRT	funktionelle Magnetresonanztomographie
Hb, HbO ₂	deoxygeniertes, oxygeniertes Hämoglobin
IOR	inhibition of return
IPS	intraparietaler Sulcus
IPTO	Verbindung von intraparietalen und transversen occipitalen Sulcus
ITC	inferiorer temporaler Cortex
LCD	liquid crystal display
LFP	lokales Feldpotential
LGN	lateral geniculate nucleus
LIP	Areal in der lateralen Wand des intraparietalen Sulcus des Makaken
LO	Arealkomplex im lateralen occipitalen Cortex und fusiformen Gyrus
MEG	Magnetoenzephalographie
MRT	Magnetresonanztomographie
MT	Areal im medialen temporalen Cortex (entspricht V5)
N2pc	posteriore kontralaterale EEG-Negativierung 200-300 <i>ms</i> post-stimulus
PET	Positronen-Emissions-Tomographie
PFC	präfrontaler Cortex
PIPS	posteriore Anteil des intraparietalen Sulcus
PPC	posteriore parietaler Cortex

RF	rezeptives Feld
ROI	region of interest
RT	reaction time
SAK	Sakkadenbedingung
SC	superiorer Colliculus
SD	standard deviation
SMS	schwierige Merkmalssuchbedingung
SOA	stimulus onset asynchrony
TE (Anatomie)	Areal im temporalen Cortex
TE (MRT)	echo time
TEO	Areal im occipito-temporalen Übergang
TI	inversion time
Vn	Areal mit Index n für die Hierarchieebene (V1, V2, V4 etc.)
VS	Verknüpfungssuchbedingung
WTA	winner take all (-network)

Danksagung

Diese Arbeit würde in der vorliegenden Form nicht existieren, hätte ich nicht das Glück gehabt, mit zahlreichen Wissenschaftlern zusammenarbeiten zu können, die mich nachhaltig beeinflussten. Mein besonderer Dank gilt dabei Andreas Kettermann und Stephan Brandt. Andreas, Diplomand der Psychologie an der Technischen Universität Berlin und mein Kooperationspartner während dieses Projekts, forderte mich immer wieder heraus, die Ergebnisse in Frage zu stellen und vorschnelle Interpretationen zu überdenken. Ihm gebührt außerdem mein Dank für die Programmierung der Reizmuster und für die Auswertung eines Teils der Verhaltensdaten, worauf an den entsprechenden Stellen im Text hingewiesen ist. Stephan, Leiter der Arbeitsgruppe zur Erforschung des visuellen und motorischen Systems an der neurologischen Klinik der Charité, brachte mir bei, hypothesengeleitete Forschung zu betreiben und abstrakte Zusammenhänge in klarer und einfacher Form darzustellen. Er half mir auch, Kontakte herzustellen, die für mein Fortkommen bei dieser Arbeit und weiterer Studien sehr hilfreich waren. Außerdem danke ich zahlreichen weiteren Personen dafür, dass sie meine Vorstellungen über Wahrnehmung und das Gehirn sowie meine konkreten Experimente immer wieder kritisch mit mir diskutierten und mich mit ihren Ideen zum Weiterdenken anregten: Markus Bauer, Jody Culham, Eugen Diesch, Herbert Hagendorf, Notger Müller, Manuel Olma, Florian Ostendorf, Christoph Ploner, Sein Schmidt, Markus Siegel, Patrik Vuilleumier, Arno Villringer, Markus Werning und Bartosz Zurowski. Hauke Heekeren gebührt ein besonderer Dank für seine außerordentlich hilfreiche Kritik an einer vorherigen Version dieser Arbeit. Dem Graduiertenkolleg 423 (*Klinische und kognitive Neurowissenschaft*) und der Studienstiftung des deutschen Volkes danke ich für die finanzielle Unterstützung und dafür, dass sie mir in zahlreichen Veranstaltungen die Möglichkeit boten, mich ausgiebig mit den Grundlagen der kognitiven Neurowissenschaft zu beschäftigen. Schließlich möchte ich meinen Eltern, Ingrid und Wolfgang Donner, von ganzem Herzen für die große Freiheit und die vielfältige Unterstützung danken, die sie mir in allen Phasen meines Lebens zuteil werden ließen.

Eidesstattliche Erklärung

Hiermit erkläre ich an Eides Statt, dass die Dissertationsschrift von mir selbst und ohne die Hilfe Dritter verfasst wurde, auch in Teilen keine Kopie anderer Arbeiten darstellt und die benutzten Hilfsmittel sowie die Literatur vollständig angegeben sind.

Tobias H. Donner

Lebenslauf

Name Tobias Hinrich Donner

Geboren 7. November 1974

Geburtsort Leverkusen

Schulbildung

1981-1985 Grundschule, Köln-Stammheim

1985-1994 Rhein-Gymnasium, Köln-Mülheim

Studium

1994-1997 Humanmedizin, Vorklinischer und 1. klinischer Abschnitt, Universität zu Köln

1997-1999 Kognitive Neurowissenschaft, Graduiertenkolleg „Klinische und kognitive Neurowissenschaft“, Berlin

1999-2002 Humanmedizin, 2. klinischer Abschnitt, Charité, Berlin

2002-2003 Humanmedizin, Praktisches Jahr:
Innere Medizin, St.-Hedwig-Krankenhaus, Berlin
Neurologie, Institute of Neurology, London
Chirurgie, Royal London Hospital und King's College, London

April 2003 Ärztliche Prüfung, Charité, Berlin

Forschung

1997-2002 Dissertationsprojekt und weitere Studien visueller Aufmerksamkeit, Psychophysik und fMRT, Neurologische Klinik, Charité

2002-2003 Rolle visueller Synchronizität bei der Gestaltwahrnehmung, Psychophysik, Department of Psychology, Birkbeck College, London

seit 2003 Mechanismen visueller Selektion, Psychophysik und MEG/EEG, Institut für Neurophysiologie und Pathophysiologie, Universität Hamburg und F.C. Donders Centre for Cognitive Neuroimaging, Nijmegen

Stipendien

1997-1998 Deutsche Forschungsgemeinschaft, Graduiertenkolleg 423

1998-2002 Studienstiftung des deutschen Volkes

2002-2003 Deutscher Akademischer Auslandsdienst