MAX PLANCK INSTITUTE FOR HUMAN COGNITIVE AND BRAIN SCIENCES LEIPZIG

Claudia Danielmeier: Neuronale Grundlagen der Interferenz zwischen Handlung und visueller Wahrnehmung. Leipzig: Max Planck Institute for Human Cognitive and Brain Sciences, 2005 (MPI Series in Human Cognitive and Brain Sciences; 56)

Neuronale Grundlagen der Interferenz zwischen Handlung und visueller Wahrnehmung

Die Deutsche Bibliothek – CIP-Einheitsaufnahme

Danielmeier, Claudia
Neuronale Grundlagen der Interferenz zwischen Handlung und visueller Wahrnehmung / Claudia Danielmeier.
Leipzig: Max-Planck-Institut für Kognitions- und Neurowissenschaften, 2005
(MPI Series in Human Cognitive and Brain Sciences, 56)
ISBN 3-936816-29-8

Titelbild: © 2005, Tobias Danielmeier
Druck: Sächsisches Digitaldruckzentrum, Dresden
© 2005, Claudia Danielmeier

Neuronale Grundlagen der Interferenz zwischen Handlung und visueller Wahrnehmung

Von der Fakultät für Biowissenschaften, Pharmazie und Psychologie
der Universität Leipzig
genehmigte

DISSERTATION

zur Erlangung des akademischen Grades
doctor rerum naturalium,
Dr. rer. nat.,

vorgelegt von
Diplom-Psychologin Claudia Danielmeier
geboren am 19. September 1974 in Unna

Dekan: Prof. Dr. Kurt Eger

Gutachter: Prof. Dr. D. Yves von Cramon
Prof. Dr. Matthias M. Müller
Prof. Dr. Onur Güntürkün

Tag der Verteidigung: 10. Februar 2005

Danksagung

Viele Personen haben mich auf unterschiedliche Weise bei der Erstellung dieser Arbeit unterstützt. Ihnen möchte ich meinen großen Dank aussprechen.

Zunächst möchte ich mich bei Dr. Stefan Zysset, Prof. Dr. D. Yves von Cramon und Prof. Dr. Jochen Müsseler dafür bedanken, dass sie die Betreuung dieser Arbeit übernommen haben. Sie alle haben mir gezeigt, wie spannend Forschung sein kann. Von ihrem Wissen und ihren zahlreichen Anregungen habe ich sehr profitiert. Prof. Dr. von Cramon danke ich vor allem für seine neuroanatomischen Beiträge und Diskussionen zur Dateninterpretation. Jochen Müsseler danke ich für konzeptuelle Diskussionen und seine Beiträge zum experimentellen Design.

Stefan Zysset danke ich dafür, daß er mir die Grundlagen und Analysetechniken der fMRT und wichtige „handwerkliche“ Fertigkeiten nähergebracht hat, die meine Forschung sehr erleichtert haben. Ein ganz besonderer Dank gebührt ihm zudem für seine kontinuierliche fachliche und freundschaftliche Unterstützung und dafür, daß er mir immer genug Freiraum zum Entwickeln eigener Ideen gegeben hat.

Weiterhin gebührt mein Dank meinen Kollegen und Kolleginnen aus der „Exec-“ und der „Exec-Doc“-Gruppe. Sie alle standen mir bei Fragen immer mit fachkundigem Rat zur Seite. Besonders möchte ich dabei Marcel Braß, Hannes Ruge und André Szameitat für ihre Unterstützung danken. Birte Forstmann danke ich zudem für ihre freundschaftlichen Worte in schwierigen Situationen.

Vielen Dank auch an die Mathematiker und Informatiker der LIPSIA-Gruppe und die Physiker und technischen Assistenten der MRT-Gruppe, die durch ihre Arbeit die Grundlagen für die Datenerhebung und -auswertung geschaffen haben. Anke Mempel, Ramona Menger, Mandy Nauman, Annett Wiedemann und Simone Wipper danke ich für ihre Hilfe bei der Datenerhebung, Bettina Johst für die Unterstützung bei Problemen mit der Presentation-Software und Heike Schmidt-Duderstedt und Stefan Liebig für die Erstellung von Grafiken und Präsentationen.

Ein besonderer Dank gebührt auch allen Probandinnen und Probanden, die durch ihre Teilnahme an den Experimenten diese Arbeit erst ermöglicht haben.

Außerdem danke ich meiner Familie für ihre großartige Unterstützung in jeglicher Hinsicht. Besonders danke ich meinem Bruder Tobias, dessen Humor mich in bestimmten Phasen dieser Arbeit sehr inspiriert hat.

Besonders herzlich danke ich Jan Derrfuß, für die zahlreichen angeregten inhaltlichen Diskussionen, die konstruktive Kritik an früheren Entwürfen dieser Arbeit und andere schöne Dinge, die außerhalb der Forschung noch wichtig sind.

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung **1**

2 Der handlungsinduzierte Blindness-Effekt **5**

2.1 Blindness-Effekte 5

2.2 Das Paradigma der Psychologischen Refraktärperiode 7

2.3 Handlung und Wahrnehmung 9

2.4 Zusammenfassung 11

3 Aufbau und Funktionen visueller Areale **13**

3.1 Der striäre visuelle Cortex 14

3.2 Der extrastriäre visuelle Cortex 16

3.2.1 V2 18

3.2.2 V3 18

3.2.3 V3A 19

3.2.4 V4-Komplex 20

3.3 Zusammenfassung 21

4 Top-down-Modulation der visuellen Verarbeitung **23**

4.1 Visuelle backprojections 24

4.1.1 Backprojections ins visuelle System 25

4.1.2 Backprojections innerhalb des visuellen Systems 26

4.2 Integriertes Modell der visuellen Verarbeitung von Bullier 26

4.3 Evidenzen für top-down-Modulationen 27

4.4 Zusammenfassung 29

5 Funktionelle Magnetresonanztomographie **31**

5.1 Magnetresonanztomographie 31

5.1.1 Das Gradientenecho 32

5.1.2 Ortscodierung 33

5.2 Funktionelle MRT 33
5.3 Erhebung der fMRT-Daten 34
5.4 Auswertung der fMRT-Daten 35
5.4.1 Vorverarbeitung 35
5.4.2 Registrierung 35
5.4.3 Statistische Auswertung 35
5.4.4 Analyse der Signalverläufe 36
5.4.5 Visualisierung 36

6 Fragestellung der fMRT-Experimente 37

7 Experiment 1 41
7.1 Einleitung 41
7.2 Methode 42
7.2.1 Probanden 42
7.2.2 Design 42
7.2.3 Stimulusmaterial und Aufgabe 43
7.2.4 Versuchsdurchführung 45
7.2.5 FMRT-Datenaufzeichnung 46
7.2.6 Datenauswertung 46
7.3 Ergebnisse 47
7.3.1 Behaviorale Ergebnisse 47
7.3.2 FMRT-Ergebnisse 48
7.4 Diskussion 56

8 Experiment 2 59
8.1 Einleitung 59
8.2 Methode 60
8.2.1 Probanden 60
8.2.2 Design 60
8.2.3 Stimulusmaterial und Aufgabe 60
8.2.4 Versuchsdurchführung 61
8.2.5 FMRT-Datenaufzeichnung 62
8.2.6 Datenauswertung 62
8.3 Ergebnisse 62
8.3.1 Behaviorale Ergebnisse 62
8.3.2 FMRT-Ergebnisse 63

8.4 Diskussion 67

9 Diskussion **71**

9.1 Wo wirkt sich die Interferenz aus? 71

9.2 Neuroanatomische Einordnung 73

9.2.1 Mögliche Hirnregionen, in denen visuelle und motorische Prozesse interferieren 73

9.2.2 Top-down-Einflüsse in der visuellen Verarbeitung 76

9.3 Relation zu anderen Doppelaufgaben-Experimenten 78

9.4 Warum könnte eine Wahrnehmungsinhibition sinnvoll sein? 79

9.5 Ausblick 80

Bibliographie **81**

Liste der Abbildungen **89**

Liste der Tabellen **91**

Abkürzungen **93**

Curriculum Vitae **93**

Bibliographische Daten **96**

Kapitel 1

Einleitung

> *"Traditionally, perception and action have been considered as two separate, serially organized domains. Individuals perceive and then act. To this functional separation corresponds, according to this view, an anatomical segregation. Some cortical areas mediate perception, others action."* (Rizzolatti & Matelli, 2003)

Lange Zeit wurden die Funktionen des Gehirns in die drei Hauptbereiche Wahrnehmung, Kognition und Motorik unterteilt. Durch diese Unterteilung sind künstliche Grenzen zwischen den Funktionen (und den Forschungsbereichen) geschaffen worden, und Interaktionen zwischen perzeptuellen, kognitiven und motorischen Systemen fanden kaum Beachtung. Auch Rizzolatti und Matelli (2003) weisen darauf hin, dass das motorische und das visuelle System lange Zeit zu Unrecht als relativ unabhängig voneinander betrachtet wurden. Da sich verschiedene Funktionen aber oft gegenseitig beeinflussen, wird eine strenge Trennung von Perzeption, Kognition und Motorik neuerdings in Frage gestellt (z.B. Hommel et al., 2001; Johnson-Frey, 2003).

Eine Hauptaufgabe des cerebralen Cortex ist einerseits die flexible Anpassung der Art und Weise wie sensorische Informationen mit Handlungen und (bewussten) perzeptiven Erfahrungen verknüpft werden (Mesulam, 1998). Andererseits ist es aber auch wichtig, eine gewisse Stabilität im Verhalten zu zeigen (Überblick bei Gruber & Goschke, 2004). Dieselben sensorischen Informationen dürfen nicht immer automatisch zu denselben Reaktionen führen, da diese Reaktionen in bestimmten Situationen unangemessen sein können. Z.B. kann es durchaus angemessen sein, wenn der Anblick von Schokolade im eigenen Kühlschrank dazu führt, diese zu essen. Dagegen wäre es unangemessen, wenn man die Schokolade aus Einkaufskörben fremder Leute isst. Eine gewisse Flexibilität in der Kopplung von Perzeption und Motorik ist also wichtig. Bei neurologischen Patienten mit Frontalhirnläsionen ist manchmal eine Beeinträchtigung in der flexiblen Anpassung von Handlungen an den Kontext zu beobachten. Diese Patienten zeigen Utilisationsverhalten oder ein *environmental dependency syndrome* (EDS, Ar-

chibald et al., 2001). Beim Utilisationsverhalten neigen die Patienten dazu, Objekte aus ihrer Umgebung zu benutzen (z.B. ein Messer, eine Zahnbürste, ein Bett), unabhängig davon, ob diese Handlung gerade zur Situation passt (Archibald et al., 2001; Lhermitte, 1983). Das EDS ist dem Utilisationsverhalten ähnlich, umfasst aber komplexere Handlungen und soziale Situationen.

Ein anderer Aspekt im Zusammenspiel von Perzeption, Kognition und Motorik ist die gegenseitige Inhibition der funktionellen Systeme. Kontinuierlich strömt eine Vielzahl von sensorischen Stimuli auf ein Individuum ein. Um die Menge an Informationen aus der Umgebung zu kanalisieren, werden einige verhaltensrelevante Informationen selektiert (z.B. Mesulam, 1998). Es wäre wenig effektiv, wenn alle sensorischen Stimuli unmittelbar eine Handlung auslösen würden, da man dann nicht in der Lage wäre, eine einmal begonnene Handlung zu Ende zu führen. Während man noch auf den ersten Stimulus reagierte, würde schon der nächste Stimulus eine neue Reaktion auslösen. In vielen Fällen kann es also sinnvoll sein, neue Handlungsimpulse zu unterdrücken, oder auch die Verarbeitung sensorischer Stimuli zu inhibieren, die neue Handlungsimpulse auslösen könnten. Somit besteht einerseits die Anforderung, Verhalten flexibel an den Kontext anzupassen, und andererseits die Anforderung, Verhaltensmuster nicht zu oft zu wechseln, also eine gewisse Stabilität im Verhalten zu zeigen (Gruber & Goschke, 2004). Um Stabilität im Verhalten zu gewährleisten, müssen irrelevante Informationen inhibiert und verhaltensrelevante Informationen selektiert werden. Aufgrund dieser unterschiedlichen Anforderungen ist es nötig, dass Perzeption, Kognition und Motorik sich gegenseitig beeinflussen.

Diese Arbeit fokussiert sich inhaltlich auf den Aspekt, dass sich Wahrnehmung und Handlung gegenseitig beeinflussen. Dass die visuelle Wahrnehmung die Motorik beeinflusst, ist relativ offensichtlich: man zeigt verschiedene Reaktionen auf verschiedene visuelle Stimuli. In einigen psychophysischen Experimenten konnte aber auch umgekehrt gezeigt werden, dass die Motorik auch die visuelle Wahrnehmung beeinflussen kann (Überblick bei Müsseler & Wühr, 2002). Eine beeinträchtigte visuelle Wahrnehmungsleistung aufgrund einer gleichzeitig stattfindenden Handlungsvorbereitung oder -ausführung wird als *handlungsinduzierter blindness-Effekt* bezeichnet (*action induced blindness*, AIB). Man kann sich diesen Effekt anhand folgender Situation vorstellen: als begeisterter Fußball-Fan sieht man ein Fußballspiel im Fernsehen, während man nebenbei Popcorn ißt. Wenn es zu einer spannenden Szene im Spiel kommt, hört man sofort auf, nach dem Popcorn zu greifen und es zu essen, weil man den Eindruck hat, dass man während des Greifens und Essens nicht „genügend“ wahrnehmen kann (Müsseler et al., 2001). Ein anderes Beispiel wäre ein Autofahrer, der während des Fahrens telefoniert und dabei ein Stopp-Zeichen übersieht.

Eine ähnliche Situation wie in diesem Autofahrer-Beispiel läßt sich experimentell mit Doppelaufgaben-Paradigmen erzeugen. In Doppelaufgaben-Paradigmen werden zwei an sich

unabhängige Aufgaben zeitlich so kurz nacheinander präsentiert, dass die Prozesse, die zu ihrer Verarbeitung nötig sind, interferieren. So kann man innerhalb einer Doppelaufgabe eine motorische Aufgabe und eine visuelle Wahrnehmungsaufgabe präsentieren, und den Einfluss der Motorik auf die Perzeption untersuchen. Dieser Aspekt unterscheidet die hier vorgestellten Experimente von anderen Doppelaufgaben-Studien mit bildgebenden Verfahren: bisher wurde nur die Interferenz zwischen verschiedenen *sensorischen* Modalitäten oder innerhalb eines perzeptiven oder motorischen Systems betrachtet.

Verschiedene behaviorale Experimente konnten zwar bereits zeigen, *dass* ein Einfluss vom motorischen System auf visuelle Prozesse existiert (De Jong & Sweet, 1994; Jolicoeur, 1999; Müsseler & Wühr, 2002), und auch, dass sich verschiedene motorische Reaktionen spezifisch auf die visuelle Wahrnehmung auswirken (z.B. Unterschiede zwischen kompatiblen und inkompatiblen motorisch-visuellen Aufgaben). Eine offene Frage blieb jedoch, an welcher Stelle der visuellen Verarbeitung das motorische System Einfluss nimmt, also *wo* sich die Interferenz negativ (im Sinne einer Leistungsbeeinträchtigung) auf visuelle Prozesse auswirkt. Diese Frage soll in der vorliegenden Arbeit mittels funktioneller Magnetresonanztomographie untersucht werden. Da auf behavioraler Seite eine *visuelle* Leistungsbeeinträchtigung zu beobachten ist, ist es wahrscheinlich, dass die Interferenz sich in Hirnarealen auswirkt, die an der visuellen Encodierung beteiligt sind. Es ist möglich, dass sich die Interferenz bereits in frühen visuellen Arealen, in höheren funktionell spezialisierten Arealen oder in integrierenden multimodalen Arealen auswirkt.

Gliederung der Arbeit In Kapitel 2 wird dargestellt, was bisher aus psychophysischen Experimenten über *blindness*-Effekte bekannt ist. Es wird besonders auf den AIB-Effekt eingegangen, der Gegenstand dieser Arbeit ist. Der AIB-Effekt wird mit dem Paradigma der Psychologischen Refraktärperiode (PRP-Paradigma), einer speziellen Form von Doppelaufgaben, untersucht. In Kapitel 2 wird deshalb dieses Paradigma vorgestellt. Da der AIB-Effekt eine Beeinträchtigung der visuellen Wahrnehmungsleistungen darstellt, wird in den Kapiteln 3 und 4 ein kurzer anatomischer und funktioneller Überblick über visuelle Cortexareale und deren Verbindungen gegeben. Anschließend (Kapitel 5) wird die Methode der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT) vorgestellt, die in den Experimenten dieser Arbeit verwendet wurde. Die Kapitel 7 und 8 beschreiben zwei fMRT-Experimente zur Untersuchung des handlungsinduzierten *blindness*-Effekts. Die Ergebnisse dieser Experimente werden in Kapitel 9 zusammengeführt und diskutiert.

Kapitel 2

Der handlungsinduzierte Blindness-Effekt

> *"In today's fast-paced society, people often find themselves wishing that there were 48 hours in a day, or that they could do two things at a time. Yet carrying out two tasks concurrently is almost as difficult as finding 48 hours in a day."* (Jiang, Saxe & Kanwisher, 2004)

Gegenstand dieser Arbeit ist der handlungsinduzierte *blindness*-Effekt (*action induced blindness*, AIB). Hier werden zunächst verschiedene *blindness*-Effekte beschrieben, um diese vom AIB-Effekt abzugrenzen. Da der AIB-Effekt mit dem Paradigma der Psychologischen Refraktärperiode (PRP-Paradigma) untersucht wird, geht der Abschnitt 2.2 genauer auf das Paradigma und die zu erwartenden behavioralen Effekte ein. Anschließend werden die in psychophysischen Experimenten (Müsseler & Wühr, 2002) beschriebenen Interferenzen zwischen motorischen Reaktionen und visuellen Identifikationsleistungen dargestellt, die die Grundlage der Experimente dieser Arbeit sind.

2.1 Blindness-Effekte

In der Literatur werden verschiedene *blindness*-Effekte unterschieden. Diese *blindness*-Effekte stellen nicht einen kompletten Ausfall der visuellen Wahrnehmungsfunktionen dar, sondern beschreiben Bedingungen, unter denen die Wahrnehmungsleistung relativ zu Kontrollbedingungen reduziert ist. Man kann dabei zwischen perzeptuell-perzeptuellen Interferenzen und perzeptuell-motorischen Interferenzen unterscheiden.

Perzeptutell-perzeptuelle Interferenzen gibt es z.B. bei der *inattentional blindness*, der *change blindness* und der *repetition blindness*. *Inattentional blindness* beschreibt, dass Proban-

den häu£g nicht in der Lage sind zu berichten, ob ein visueller Distraktor-Stimulus präsentiert wurde oder nicht, obwohl dieser direkt neben dem Zielreiz dargeboten wurde[1]. *Change blindness* ist dadurch charakterisiert, dass die Probanden eine mehr oder weniger offensichtliche Veränderung in einer visuellen Szene nicht bemerken, obwohl es sich dabei teilweise um grobe Veränderungen handelt[2]. Werden visuelle Stimuli schnell innerhalb von Sequenzen (z.B. Buchstabenfolgen) präsentiert, so kann man, im Vergleich zu nicht-wiederholten Zielreizen, eine Reduktion der Sensitivität in der Wahrnehmung wiederholter Zielreize beobachten. Dieser Effekt wird als *repetition blindness* bezeichnet (Kanwisher et al., 1996).

Perzeptuell-motorische Interferenzen £nden sich z.B. während sakkadischer Augenbewegungen, aber auch während anderer motorischer Prozesse. Eine Wahrnehmungsbeeinträchtigung während der Ausführung von Sakkaden, die ja auch eine motorische Aktion darstellen, wurde von Burr et al. (1994) berichtet. Sie beobachteten eine Reduktion der Kontrastsensitivität um den Faktor 10 während sakkadischer Augenbewegungen. Bremmer und Krekelberg (2003) vermuten, dass die Reduktion der visuellen Wahrnehmungsleistung während sakkadischer Augenbewegungen von extraretinalen Faktoren beein¤usst wird. In einigen Experimenten konnte auch gezeigt werden, dass die Vorbereitung oder Planung einer Handlung die visuelle Wahrnehmungsleistung reduzieren kann (Überblick bei Müsseler & Wühr, 2002). Wenn ein visueller Stimulus präsentiert wird, während eine motorische Aufgabe bearbeitet wird, nehmen Probanden diesen schlechter war als wenn sie keine zusätzliche motorische Aufgabe bearbeiten müssen. Dieser Effekt wird als handlungsinduzierter *blindness*-Effekt (*action induced blindness*, AIB) bezeichnet. Die Experimente zum AIB-Effekt werden in Abschnitt 2.3 genauer beschrieben.

So zeigt sich, dass die visuelle Wahrnehmungsleistung unter verschiedensten Bedingungen deutlich reduziert sein kann. Der Wahrnehmende ist sich dieser Tatsache meistens nicht bewußt.

Abgrenzung des handlungsinduzierten *blindness*-Effekts vom *attentional blink* und von der *inattentional blindness*. Im Unterschied zum Phänomen des *attentional blink* kann die Wahrnehmungsbeeinträchtigung im Experiment von Müsseler und Wühr (2002) auf die Vorbereitung einer Handlung zurückgeführt werden. Im Allgemeinen wird davon ausgegangen, dass die Wahrnehmungsbeeinträchtigung beim *attentional blink* dadurch hervorgerufen wird, dass zwei sensorische Stimuli kurz nacheinander präsentiert werden. Die korrekte Wahrnehmung des zweiten Stimulus ist dann gegenüber der Kontrollbedingung, in der nur ein Stimulus

[1] Eine Variante der *inattentional blindness* wird unter *http://www.cs.bris.ac.uk/∼cater/PhD/Magic/card-trick.html* demonstriert

[2] Eine Demonstration zur *change blindness* £ndet sich z.B. unter *http://www.cs.bris.ac.uk/∼cater/PhD/Change-BlindInfo/Examples.html*

präsentiert wird, beeinträchtigt. Ebenso werden in Paradigmen zur Untersuchung der *inattentional blindness* zwei visuelle Stimuli präsentiert, von denen einer der definierte Zielreiz ist. In einigen Trials wird der zweite Stimulus, für den Probanden unerwartet, in der Nähe des Zielreizes präsentiert. Dieser zweite Stimulus wird von den Probanden oft nicht wahrgenommen.

In den Experimenten zum handlungsinduzierten *blindness*-Effekt ist aber die visuelle Identifikationsleistung nicht generell reduziert (was der Fall sein müsste, wenn die Präsentation des ersten Stimulus (S1) für das Defizit in in der Wahrnehmungsleistung verantwortlich sein sollte), sondern die Wahrnehmungsleistung ist speziell dann stärker beeinträchtigt, wenn eine Handlung vorbereitet werden muss. Handelte es sich um ein Defizit wie beim *attentional blink*, dann würde man keinen Unterschied zwischen GO- und NOGO-Trials finden, da S1 – unabhängig von GO- oder NOGO-Bedinungen – immer präsentiert wird.

Das Paradigma zum handlungsinduzierten *blindness*-Effekt unterscheidet sich auch von dem zur *inattentional blindness*, da die visuellen Stimuli nicht gleichzeitig präsentiert werden. Ausserdem wissen die Probanden, dass in jedem Trial ein visueller Stimulus präsentiert wird, und werden nicht instruiert, die Aufmerksamkeit nur auf die motorische oder nur auf die visuelle Aufgabe zu richten, sondern beide Aufgaben sind gleich bedeutsam. Somit ist S1 oder die Vorbereitung einer Handlung nicht mit einem „Distraktor“-Stimulus in einem *inattentional-blindness*-Paradigma zu vergleichen.

2.2 Das Paradigma der Psychologischen Refraktärperiode

Um die Effekte zu untersuchen, die die Verarbeitung einer Aufgabe auf die Verarbeitungsprozesse einer anderen Aufgabe ausübt, eignen sich Doppelaufgaben-Paradigmen. In diesen Paradigmen werden zwei an sich unabhängige Aufgaben kurz nacheinander präsentiert. Mit Hilfe solcher Doppelaufgaben kann man eine zeitliche Überlappung der verschiedenen aufgabenspezifischen Prozesse erzielen. Eine besondere Form von Doppelaufgaben stellt das Paradigma der Psychologischen Refraktärperiode (PRP-Paradigma) dar. Dabei wird die Zeitspanne zwischen beiden Aufgaben variiert, und die Aufgaben werden unter Zeitdruck ausgeführt. Im PRP-Paradigma werden zwei voneinander unabhängige Stimuli (S1 und S2) mit variierbarem zeitlichen Abstand (*stimulus onset asynchrony*, SOA) präsentiert. Normalerweise müssen Probanden in einer PRP-Aufgabe auf beide Stimuli so schnell wie möglich reagieren, so dass innerhalb sehr kurzer Zeit zwei Reaktionen (R1 und R2) ausgewählt werden müssen. Der klassische PRP-Effekt besteht darin, dass sich die Reaktionszeiten in der zweiten Aufgabe (R2) verlängern, je kürzer die SOAs sind. Das bedeutet, dass sich die Interferenz zwischen beiden Aufgaben umso stärker auswirkt, je mehr die Auswahl und Vorbereitung beider Reaktionen zeitlich überlappt.

In der behavioralen Literatur sind mögliche Mechanismen, die dem PRP-Effekt zugrunde liegen könnten, bereits umfangreich diskutiert worden (siehe z.B. Schuch & Koch, 2004). Von den meisten Autoren wird angenommen, dass die Beeinträchtigung in der zweiten Aufgabe während der Vorbereitung und Ausführung der ersten Aufgabe auf einen „Flaschenhals“ in der kognitiven Verarbeitung zurückzuführen ist. Das bedeutet, dass die Verarbeitung der zweiten Aufgabe – wenn sie dieselben kognitiven Operationen oder Ressourcen erfordert wie die erste Aufgabe – solange aufgeschoben werden muss, bis die Prozesse zur Verarbeitung der ersten Aufgabe abgeschlossen sind (Kahneman, 1973; Pashler, 1994; Welford, 1980; Wickens, 1980). Diese Annahme wird von Jiang et al. (2004) als *passive-queuing*-Annahme bezeichnet, die sie von einer *active-monitoring*-Annahme zur Erklärung des PRP-Effekts abgrenzen. Die *active-monitoring*-Annahme geht davon aus, dass – zumindest bei kurzen SOAs – ein Monitoring-Prozess stattfinden muss, um die Reihenfolge der Aufgaben-Bearbeitung festzulegen, um zu Überwachen, wie weit die Verarbeitung der ersten Aufgabe fortgeschritten ist und um die Verarbeitung der zweiten Aufgabe zu unterdrücken, aber diese gleichzeitig auch im Arbeitsgedächtnis zu behalten. Der Monitoring-Prozess ist aufwendiger, wenn die zeitliche Überlappung beider Aufgaben größer ist. Deshalb sollte der aktive Monitoring-Prozess bei größerer zeitlicher Überlappung mehr kognitive Ressourcen in Anspruch nehmen. Im Falle eines passiven *queuing* sollte das Ausmaß der zeitlichen Überlappung dagegen keinen Einfluss haben.

Jiang et al. (2004) testeten diese Hypothesen zum PRP-Effekt mittels funktioneller Magnetresonanztomographie (fMRT) und kamen zu dem Schluss, dass die *passive-queuing*-Hypothese den PRP-Effekt besser erklärt, da die Autoren kaum SOA-abhängige Aktivierungen gefunden haben, die zeitliche Überlappung also keine entscheidende Rolle gespielt hat.

Es ist auch bereits gezeigt worden, dass sich der PRP-Effekt nicht nur auf die *Reaktionszeiten* der zweiten Aufgabe bezieht, sondern auch einen Einfluss auf die visuelle Verarbeitung oder andere kognitive Prozesse haben kann. Das bedeutet, dass der PRP-Effekt nicht auf die Reaktionsebene beschränkt ist, also nicht nur dadurch erklärt werden kann, dass zwei verschiedene Handlungen miteinander konkurrieren, sondern, dass die Handlungsvorbereitung auch mit anderen Prozessen, wie z.B. der visuellen Encodierung, interferieren kann (z.B. Wühr & Müsseler, 2002). Ruthruff et al. (1995) zeigten, dass eine Zweifach-Wahlreaktion in der ersten Aufgabe die Fähigkeit beeinträchtigen kann, Objekte mental zu rotieren (zweite Aufgabe). Jolicoeur (1999) verwendete eine auditive Diskriminationsaufgabe als erste Aufgabe und eine visuelle Buchstaben- oder Polygon-Identifikationsaufgabe als zweite Aufgabe. Er fand eine zunehmende Beeinträchtigung der visuellen Identifikationsleistung mit abnehmendem SOA. Dieser Effekt zeigte sich vor allem unter schwierigen visuellen Bedingungen, d.h. wenn die visuellen Stimuli maskiert waren im Gegensatz zu nicht-maskierten Stimuli. Auch De Jong und

Sweet (1994) zeigten, dass eine erste auditive Aufgabe, die Fähigkeit beeinträchtigen kann, eine nachfolgende visuell präsentierte Zahl zu identifizieren. In Abschnitt 2.3 werden Experimente dargestellt, die in PRP-Paradigmen insbesondere den Einfluss von Handlungen auf die visuelle Wahrnehmung untersucht haben.

2.3 Interferenzen zwischen Handlungen und visueller Wahrnehmung

Der handlungsinduzierte *blindness*-Effekt zeigt, dass die visuelle Identifikationsleistung durch die Vorbereitung einer Handlung beeinträchtigt wird (Danielmeier et al., 2004; Müsseler & Wühr, 2002; Müsseler et al., in press). Müsseler und Wühr verwendeten in ihren Experimenten eine Variante des PRP-Paradigmas, bestehend aus einer motorischen GO-NOGO-Aufgabe (erste Aufgabe) und einer visuellen Identifikationsaufgabe (zweite Aufgabe; der Ablauf der Aufgaben ist in Abb. 2.1 dargestellt). In der GO-NOGO-Aufgabe signalisierte ein visuell präsentierter Buchstabe (m, b, x oder o), ob die Probanden unmittelbar anschließend eine motorische Reaktion ausführen sollten oder nicht (erster Stimulus, S1). Außerdem konnten die Probanden – im Falle eines GO-signalisierenden Buchstaben – erkennen, welche von zwei möglichen Reaktionen gefordert war (m = mittlere von drei Tasten drücken, b = die beiden äußeren der drei Tasten drücken; erste Reaktion, R1). In der visuellen Wahrnehmungsaufgabe wurde ein maskierter Pfeil präsentiert (S2). Unabhängig von GO- oder NOGO-Durchgängen sollten die Probanden in der visuellen Identifikationsaufgabe immmer die Richtung angeben, in die der Pfeil zeigte (R2). Die Variation zur üblicherweise verwendeten Form des PRP-Paradigmas bestand darin, dass die Probanden in der visuellen Aufgabe nicht unter Zeitdruck reagieren mussten, sondern sich für ihr Wahrnehmungsurteil Zeit lassen sollten (sie mussten mit der Antwort warten bis ca. 1,5 s nach der Pfeilpräsentation ein Antwortsignal erschien). Das Antwortsignal bestand darin, dass auf dem Bildschirm die Antwortalternativen an zufälligen Positionen dargenboten wurden. Die richtige Antwort musste von den Probanden per Mausklick ausgewählt werden. So konnten die Probanden in der Wahrnehmungsaufgabe keine Reaktion vorher auswählen, und eine Interferenz auf der Reaktionsebene konnte dadurch ausgeschlossen werden. Das SOA zwischen beiden Aufgaben betrug 200, 400 oder 1000 ms. Bei einem SOA von 200 ms wurde der Pfeil immer präsentiert bevor die Reaktion auf die erste Aufgabe erfolgt war. Aufgrund der zeitlichen Überlappung beider Aufgaben konnte der visuelle Identifikationsprozess entweder mit der Encodierung des Buchstabens aus der GO-NOGO-Aufgabe, mit der Reaktionsauswahl oder mit der Reaktionsinitiierung bzw. -ausführung interferieren.

Die beiden Hauptbefunde dieses Experiments waren, erstens, ein SOA-Effekt, d.h. mit abnehmendem SOA war die Identifikationsleistung stärker beeinträchtigt, und zweitens, ein

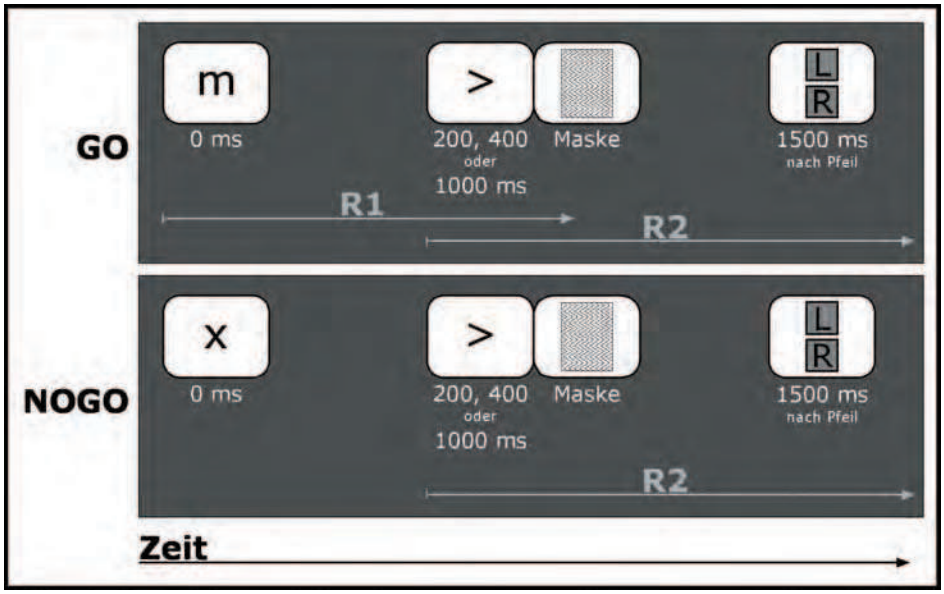

Abbildung 2.1: *Die von Müsseler und Wühr (2002) verwendete PRP-Aufgabe zur Untersuchung des handlungsinduzierten* blindness-*Effekts. Ein Buchstabe zeigt an, ob eine motorische Reaktion ausgeführt werden soll oder nicht (GO-NOGO) und – im Falle von GO-Trials – welche von zwei möglichen Reaktionen gefordert ist. In der visuellen Identifikationsaufgabe sollten die Probanden die Richtung eines Pfeils identifizieren, der mittels* backward masking *maskiert wurde. Drei verschiedene SOAs sorgten für ein unterschiedliches Ausmaß an zeitlicher Überlappung zwischen motorischer und visueller Aufgabe.*

GO-NOGO-Effekt, der zeigte, dass die visuelle Wahrnehmung in GO-Trials stärker beeinträchtigt war als in NOGO-Trials. Der SOA-Effekt repliziert die Ergebnisse aus anderen PRP-Experimenten (z.B. Jolicoeur, 1999; Wühr & Müsseler, 2002) und bestätigt, dass sich die Aufgabeninterferenzen in PRP-Paradigmen nicht auf die Reaktionsebene beschränken, sondern auch visuelle Wahrnehmungsprozesse beeinträchtigen können. Der GO-NOGO-Effekt zeigt, dass eine zusätzliche Beeinträchtigung der visuellen Identifikationsleistung tatsächlich von der motorischen Vorbereitung einer Handlung ausgeht (handlungsinduzierter *blindness*-Effekt oder AIB), und nicht nur von der vorhergehenden Präsentation eines Buchstaben. Da die größte GO-NOGO-Diskrepanz bei sehr kurzen SOAs (200 ms) zu finden war, wenn also – aufgrund der R1-Reaktionszeiten von ca. 540 ms – der visuelle Stimulus ca. 340 ms vor der Ausführung der R1-Reaktion präsentiert wurde, kann man davon ausgehen, dass eher die Handlungs*vorbereitung* als die Handlungs*ausführung* zur Interferenz mit visuellen Prozessen führt (Müsseler & Wühr, 2002).

Auch Dell'Acqua und Jolicoeur (2000) konnten in ihren Experimenten eine handlungsinduzierte Wahrnehmungsbeeinträchtigung beobachten. Der Effekt wird von den Autoren allerdings anders interpretiert. Ihre Probanden bekamen eine Tondiskriminationsaufgabe in Kombination mit einer visuellen Identifikationsaufgabe. Wenn die Probanden auf den Ton reagieren mussten, zeigte sich – bei kurzen SOAs – eine Beeinträchtigung in der visuellen Wahrnehmungsleistung. Dieser Effekt zeigte sich nicht, wenn die Probanden instruiert wurden, den Ton zu ignorieren, wenn sie also nach dem Ton keine Reaktion abgeben mussten. Dieses Ergebniss wird von Dell'Acqua und Jolicoeur als *crossmodale* Kapazitätsbegrenzung interpretiert, sie führen die visuelle Beeinträchtigung auf das Beachten oder Nicht-Beachten des auditiven Stimulus zurück (Dell'Acqua & Jolicoeur, 2000), aber der Effekt könnte ebenso auf die Reaktion bzw. Nicht-Reaktion auf den Ton zurückgeführt werden. Ein weiteres Ergebnis, das gegen die Interpretation einer crossmodalen Kapazitätsbegrenzung spricht, wurde von McDonald et al. (2000) berichtet: sie fanden sogar eine verbesserte visuelle Wahrnehmungsleistung, wenn zusätzlich ein Ton am selben Ort wie der visuelle Stimulus präsentiert wurde.

Anpassung des Paradigmas für fMRT-Experimente Aus methodischen Gründen konnte das von Müsseler und Wühr (Müsseler & Wühr, 2002) verwendete AIB-Paradigma nicht genauso für die funktionellen Magnetresonanztomographie-Experimente (fMRT) übernommen werden. Auf der Stimulationsseite war ein Hauptziel der Anpassung, zu viele visuelle Stimulationen zu vermeiden, damit die durch S2 (visueller Stimulus) ausgelöste hämodynamische Reaktion, die für die Auswertung der Daten am wichtigsten ist, möglichst wenig durch weitere visuelle Stimuli beeinflusst wird (eine detaillierte Beschreibung der Änderungen folgt in Kap. 7.2.2). Aus technischen und praktischen Gründen wurde auf der Reaktionsseite der Mausklick als R2 durch einen Tastendruck ersetzt. Desweiteren wurden die zeitlichen Abstände der Stimuluspräsentation geändert, um die hämodynamische Reaktion erheben zu können. In ereigniskorrelierten fMRT-Experimenten werden zwischen die Experimentaltrials sogenannte Nullevents[3] eingestreut, um die hämodynamische Antwort besser modelieren zu können (Überblick z.B. bei Ruge, 2004). Aus demselben Grund werden die Experimentaltrials nur alle fünf bis sechs Sekunden präsentiert, was zu längeren Intertrial-Intervallen führt als es in behavioralen Experimenten üblich ist.

2.4 Zusammenfassung

Das PRP-Paradigma ist eine spezielle Form eines Doppelaufgaben-Paradigmas. Durch eine Variation der SOAs können die Auswirkungen der zeitlichen Überlappung beider Aufgaben

[3] Nullevents sind Trials, in denen die Probanden keine Aufgabe bearbeiten müssen.

untersucht werden. Ein typischer Befund in PRP-Aufgaben ist, dass sich eine Leistungsbeeinträchtigung in der zweiten Aufgabe zeigt, die umso größer wird, je kürzer das SOA ist. Der PRP-Effekt wurde zunächst meist mit Kapazitätsbegrenzungen auf der Reaktionsebene erklärt, aber inzwischen ist gezeigt worden, dass sich der PRP-Effekt auch in einer reduzierten visuellen Wahrnehmungsleistung widerspiegeln kann.

Psychophysische Experimente haben gezeigt, dass die visuelle Wahrnehmungsleistung beeinträchtigt sein kann, wenn während der Phase der visuellen Encodierung noch eine andere Aufgabe ausgeführt wird. Insbesondere konnte gezeigt werden, dass die Prozesse der Handlungsvorbereitung mit visuellen Prozessen interferieren.

Kapitel 3

Aufbau und Funktionen visueller Areale

Der handlungsinduzierte *Blindness*-Effekt äußert sich in einer Reduktion der visuellen Identifikationsleistung (Danielmeier et al., 2004; Müsseler & Wühr, 2002; Müsseler et al., in press). Deshalb soll in diesem Kapiel ein kurzer funktioneller und neuroanatomischer Überblick über striäre und extrastriäre visuellen Areale des occipitalen Cortex gegeben werden, die an der Encodierung des verwendeten Stimulusmaterials beteiligt sein könnten. Das extrastriäre Areal V5 wird dabei ausgeklammert, da in den Experimenten dieser Arbeit keine bewegten Stimuli verwendet wurden (siehe Kap. 7.2.3 und 8.2.3). Die corticalen Verbindungen dieser Areale sind in Abbildung 3.3 dargestellt. Striäre und extrastriäre Areale sind über die hier aufgeführten neuronalen Verbindungen hinaus noch mit vielen weiteren nicht-visuellen Arealen reziprok verbunden. Ihre detaillierte Auflistung würde aber den Rahmen dieses Kapitels übersteigen. Genauere Angaben finden sich z.B. bei Felleman und Van Essen (1991).

Felleman und Van Essen (1991) haben 32 verschiedene Areale im Neocortex benannt, die an der visuellen Verarbeitung direkt beteiligt sind oder zumindest ihre Hauptafferenzen aus visuellen Arealen erhalten. Diese Areale sind aufgrund ihrer cortico-corticalen Verbindungen in eine hierarchische Ordnung gebracht worden, so dass man anhand dieser konnektiven Hierarchie frühere visuelle Areale von höheren visuellen Arealen unterscheidet. Je höher ein Areal in dieser Hierarchie steht, umso größer sind die rezeptiven Felder (RF) der Neurone und umso komplexer sind die Stimuli, auf die die Neurone in diesem Areal reagieren.

Der visuelle Cortex wird unterteilt in das Areal V1, das auch als primärer oder striärer visueller Cortex bezeichnet wird, und extrastriäre (oder sekundäre) visuelle Areale, die als V2, V3, V3A, V4, etc. bezeichnet werden. Dabei ist noch nicht eindeutig geklärt, in wie viele funktionelle Areale der extrastriäre Cortex unterteilt werden kann (eine Diskussion findet sich z.B.

bei Zeki, 2003a,b). Eine Übersicht über die Anordnung der visuellen Areale im menschlichen Gehirn findet sich in den Abbildungen 3.1 und 3.2.

Bestimmte visuelle Areale werden sehr schnell nach der Stimuluspräsentation aktiv, andere erst relativ spät. Die Reihenfolge, in der die Areale aktiviert werden, entspricht nicht der Reihenfolge, die sich aus konnektiven Hierarchie ableiten lässt. Das bedeutet, dass Hirnregionen, die zu den frühen visuellen Arealen zählen – wie z.B. V2 –, im Mittel erst später aktiviert werden als Areale, die in der Hierarchie weit oben stehen – wie z.B. die frontalen Augenfelder (Lamme & Roelfsema, 2000). Bullier (2003a) zeigte in einer Metaanalyse, dass unter anderem die Areale V1, V3, V5 und die frontalen Augenfelder sehr schnell nach Stimuluspräsentation aktiviert werden, während V2 und V4 erst viel später (ca. 20 bis 40 ms nach V1) aktiviert sind.

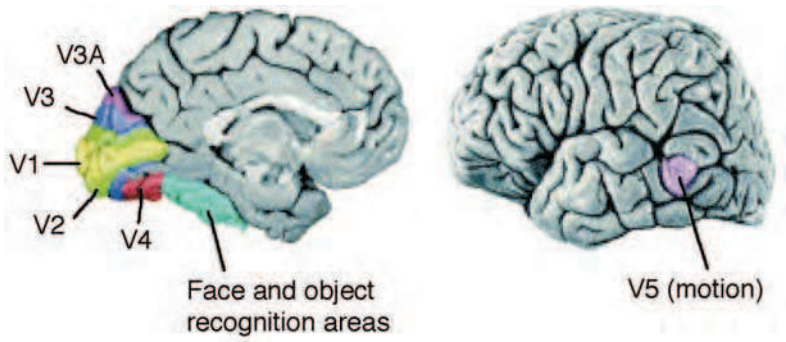

Abbildung 3.1: *Mediale Ansicht der visuellen Areale im menschlichen Gehirn. Aus: Zeki, 2003.*

3.1 Der striäre visuelle Cortex

Der striäre visuelle Cortex (V1) verläuft bei den meisten Menschen entlang des Sulcus calcarinus und ist modular organisiert. Jedes Modul erstreckt sich über alle sechs Cortexschichten und besteht aus Cytochrom-Oxydase-Blobs (CO-Blobs) und Interblob-Regionen. Die Module haben eine Größe von ca. 0,5 x 0,7 mm und enthalten ca 150.000 Neurone. Jede Hälfte eines Moduls erhält direkte Informationen nur aus einem Auge, aber die Neurone innerhalb eines Moduls sind stark verknüpft, weshalb die meisten Neurone Input aus beiden Augen verarbeiten.

Verschiedene visuelle Attribute wie z.B. Informationen über Farben und Helligkeit (hell/dunkel) werden bereits auf retinaler Ebene getrennt codiert. Im Corpus geniculatum laterale (CGL) des Thalamus werden die Informationen umgeschaltet, und von dort werden sie in

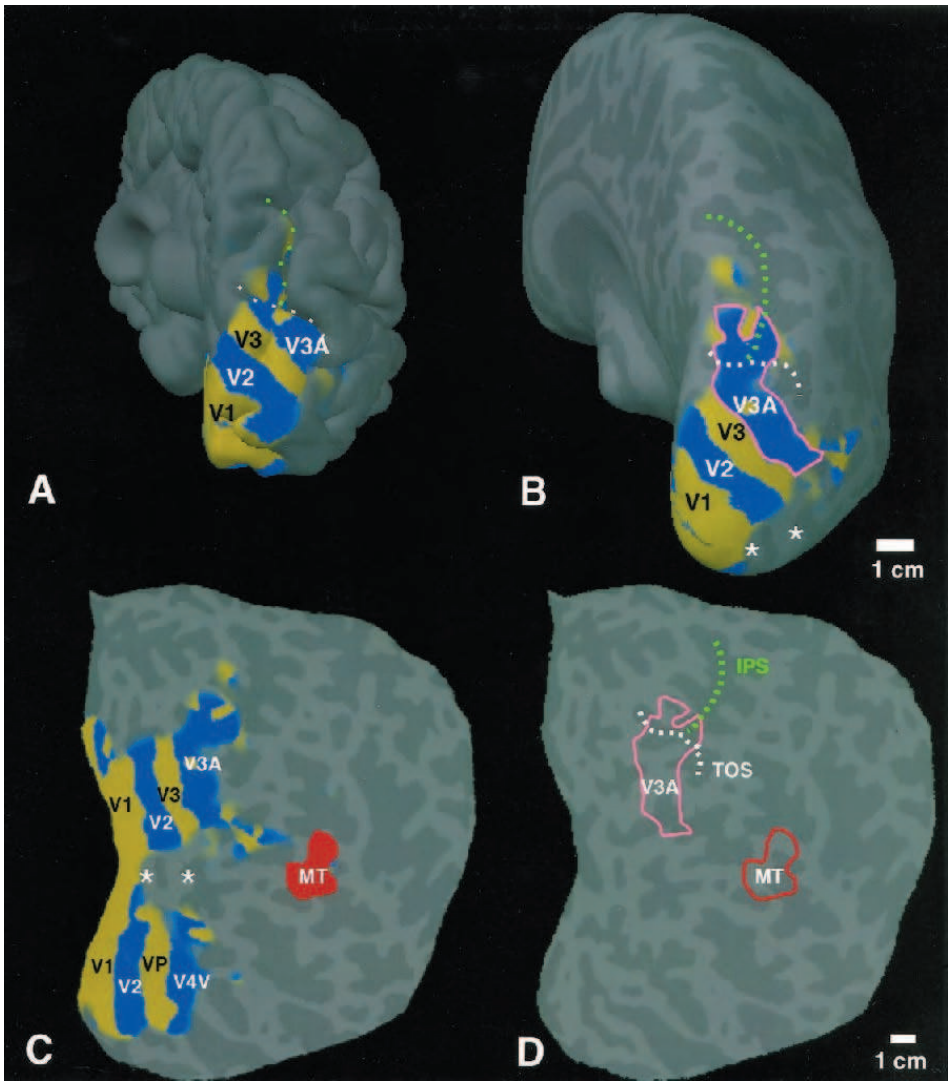

Abbildung 3.2: *Anordnung der visuellen Areale auf einem normalen Gehirn (A), einem* inflated brain *(B) und* flatmaps *(C und D). Der Sulcus occipitalis transversus (*transverse occipital sulcus*, TOS) ist als weiß-gepunktete Linie dargestellt, der Sulcus intraparietalis (*intraparietal sulcus*, IPS) als grün-gepunktete Linie. Aus: Tootell et al., 1997.*

drei getrennten Systemen (magno-, parvo- und koniocellulär) zu V1 weitergeleitet. Jede Hemisphäre erhält visuelle Informationen lediglich aus einem Auge. Eine Ausnahme bildet der foveale Bereich, der in beiden Hemisphären gleichermaßen repräsentiert ist.

Die magno-, parvo- und koniocellulären Pfade aus dem CGL enden jeweils in unterschiedlichen Schichten von V1. Koniocelluläre Projektionen enden in den Schichten 2, 3 und 4A und enthalten Informationen aus den Blau-Gelb-Ganglienzellen, magnocelluläre Projektionen kommen in Schicht 4Cα an und enthalten achromatische Informationen und parvocellulärer Input gelangt in Schicht 4Cβ und enthält Informationen der Rot-Grün-Ganglienzellen (Chatterjee & Callaway, 2003).

Der primäre visuelle Cortex erhält aber auch Input aus anderen corticalen Arealen. Untersuchungen an Affen haben gezeigt, dass V1 neuronale Eingänge von V2, V3, V3A, V4, V4t (zwischen V5 und dorsalem Teil von V4 gelegen), V5 (oder MT), V6 (oder PO) und PIP bekommt (Abkürzungen sind in Tabelle 3.1 erläutert). Der Output von V1 geht an die Areale V2, V3, V3A, V4, V5, V6 und PIP (Burkhalter & Bernardo, 1989; Felleman & Van Essen, 1991; Galletti et al., 2001, siehe auch Abbildung 3.3).

V1-Neurone sind sensitiv gegenüber allen visuellen Attributen, wie z.B. verschiedenen Orientierungen, Ortsfrequenzen, Textur, retinaler Disparität, Bewegung und Farbe.

Neuere Arbeiten zeigen, dass V1 funktionell für mehr Prozesse verantwortlich ist als nur die erste Verarbeitung des visuellen Roh-Signals (Ress & Heeger, 2003). Elektrophysiologische Studien liefern zunehmend Hinweise, dass es nach der Präsentation eines visuellen Stimulus mindestens *zwei* Aktivierungsphasen in frühen visuellen Arealen gibt. Dabei scheint die erste Aktivierungsphase (ca. 40-90 ms nach Stimuluspräsentation, z.B. Super et al., 2001; Thorpe & Fabre-Thorpe, 2001) die direkte Reaktion auf die physikalischen Parameter des visuellen Inputs zu sein. Die zweite Aktivierungsphase (ca. 100-240 ms nach Stimuluspräsentation) unterliegt einer *top-down*-Modulation und reflektiert eher das tatsächlich Wahrgenommene (das Perzept) als die physikalischen Reizeigenschaften (Ress & Heeger, 2003).

3.2 Der extrastriäre visuelle Cortex

Bei der Beschreibung der Funktionen verschiedenener extrastriärer Cortexareale muss betont werden, dass es sich nicht um absolute Spezialisierungen handelt, sondern eher um Präferenzen in der Verarbeitung spezifischer Stimuluseigenschaften. V4 verarbeitet z.B. vor allem Farbinformationen, kann aber auch an der Formverabeitung und an räumlichen Aufmerksamkeitsleistungen beteiligt sein (z.B. Mesulam, 1998).

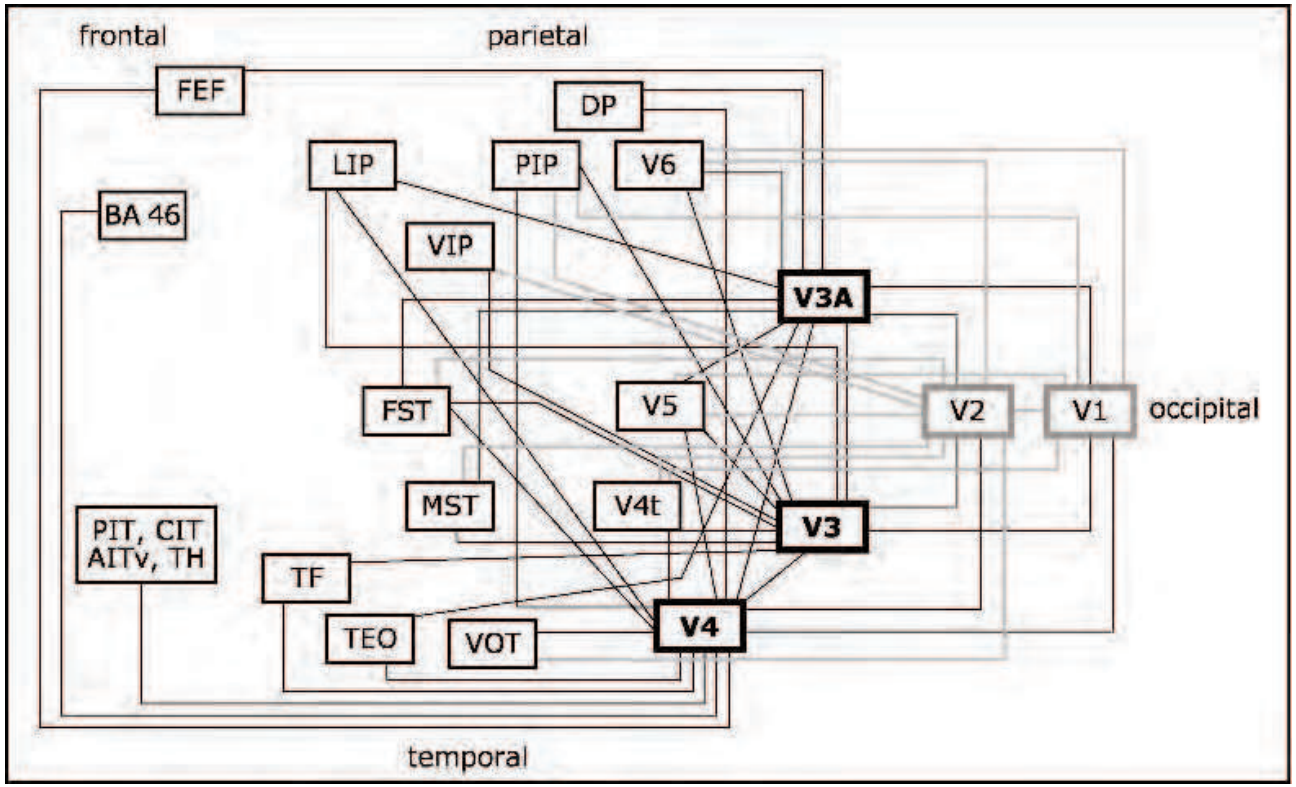

Abbildung 3.3: *Corticale Verbindungen der visuellen Areale V1 bis V4 bei Makaken. Die Verbindungen von V1 und V2 sind als graue Linien dargestellt. Die Abbildung beschränkt sich auf die Afferenzen und Efferenzen der occipitalen visuellen Areale. Die corticalen Verbindungen frontaler, temporaler oder parietaler Areale sind nicht vollständig dargestellt.*

Tabelle 3.1: *Abkürzungen der visuellen Areale*

occipital	MT	mittleres temporales Areal
	V4t	V4 *transitional*
	VOT	ventrales occipito-temporales Areal
	VP	ventrales posteriores Areal
temporal	AITv	anteriores inferior-temporales Areal, ventraler Teil
	CIT	*central infero-temporal area*
	FST	Fundus des Sulcus temporalis superior
	PIT	posterior inferior-temporales Areal
	TF	im Gyrus parahippocampalis
	TH	im Gyrus parahippocampalis
parietal	DP	*dorsal prelunate area*
	LIP	*lateral intraparietal area*; in der Wand des Sulcus intraparietalis
	MST	mediales superior-temporales Areal
	PIP	*posterior intraparietal area* in BA7
	PO	parieto-occipitales Areal
	VIP	*ventral intraparietal area*
frontal	FEF	*frontal eye fields*

3.2.1 V2

V2 bildet einen konzentrischen Ring um V1 (in der Medianansicht befindet sich V2 superior und inferior vom Sulcus calcarinus). Die Neurone in V2 bilden dicke und dünne Streifen (*stripes*) und *interstripe*-Regionen. Diese Streifen sind stark untereinander verbunden. Die dicken Streifen von V2 sind reziprok mit V3 uns V5 verbunden. Außerdem bekommt V2 Input von V1, V3A, V4, VOT, V6, MST. Der Output von V2 geht an V1, V3A, V4, VOT, V4t, V6, FST, MST, PIP und VIP (Burkhalter & Bernardo, 1989; Felleman & Van Essen, 1991; Galletti et al., 2001, siehe auch Abbildung 3.3).

Ebenso wie V1-Neurone reagiert auch V2 auf viele verschiedene visuelle Attribute wie Farbe, Form, Textur und retinale Disparität. Im Gegensatz zu V1 kann man in V2 auch Reaktionen auf Scheinkonturen, wie z.B. in einem Kanizsa-Dreieck (vgl. z.B. Kanizsa, 1979), beobachten.

3.2.2 V3

V3 bildet einen konzentrischen Ring um V2. V3-Neurone reagieren sensitiv auf verschiedene Orientierungen, Kontraste, Textur und sind an der Analyse von Formen beteiligt. Einige V3-Neurone reagieren auch auf verschiedene Farben (Gegenfurtner & Kiper, 2003).

Der ventrale Teile von V3 wurde teilweise auch als VP bezeichnet, weil dort – im Gegensatz zum dorsalen Teil von V3 – farbsensitive Neurone gefunden wurden und man zunächst keine direkte Verbindung zu V1 gefunden hat. Aus diesem Grund wurde es nicht als Teil von V3 betrachtet. Inzwischen sind aber Verbindungen zwischen diesem ventralen Areal und V1 gefunden worden und Zeki zeigt auf, warum es sinnvoll ist, dieses visuelle Areal als V3, und nicht als VP, zu bezeichnen (Zeki, 2003a).

V3 erhält Informationen von V1, V2, V3A, V4, V4t, V5, V6, FST, MST, PIP, LIP und VIP (Felleman & Van Essen, 1991; Galletti et al., 2001). Efferenzen von V3 existieren zu V1, V2, V3A, V4, V4t, V5, V6, FST, TF, MST, PIP, LIP und VIP (Felleman & Van Essen, 1991; Galletti et al., 2001, siehe auch Abbildung 3.3).

Charakteristisch für V3-Neurone, zumindest bei Affen, sind sehr kurze Reaktionslatenzen relativ zum Stimulationsbeginn. Neurone in V3 sind im Mittel nur 5 ms nach denen aus V1 aktiv (Bullier, 2003a). Dagegen haben Neurone aus V2 oder V4 deutlich längere Latenzen. Möglicherweise ist diese Aussage über die kurzen V3-Latenzen aber nur bedingt auf das menschliche Gehirn übertragbar, da V3 beim Affen eine wichtige Rolle in der Bewegungswahrnehmung spielt – und somit kurze Latenzen sehr relevant wären –, beim Menschen spielt V3 aber keine wichtige Rolle in der Bewegungswahrnehmung. Diese Aufgabe wird beim Menschen wahrscheinlich von V3A übernommen (Tootell et al., 1997).

3.2.3 V3A

V3A ist reziprok mit V2 und V3 verbunden, wenige direkte Verbindungen kommen von V1 (eine Übersicht findet sich bei Nakamura & Colby, 2000; Felleman & Van Essen, 1991). Reziproke Verbindungen bestehen auch zum lateralen intraparietalen Areal (LIP) und zu Arealen des dorsalen visuellen Pfades (DP, MT, MST, FST und V6). Ausserdem bestehen reziproke Verbindungen zu Arealen des ventralen visuellen Pfades (V4 und TEO) und den frontalen Augenfeldern (FEF). Die corticalen Verbindungen von V3A sind in Abbildung 3.3 dargestellt.

Bei den meisten Personen kreuzt der Sulcus occipitalis transversus (SOT) das Areal V3A, wobei die eher peripheren Repräsentationen des Gesichtsfeldes im Sulcus zu finden sind, während die zentralen Repräsentationen inferior im lateralen Teil des Occipitallappens repräsentiert sind (Tootell et al., 1997).

V3A-Neurone reagieren sensitiv auf Kontrast, Orientierung, Bewegung (aber weniger als V5-Neurone; Tootell et al., 1997), Richtung (weniger als V3 Neurone) und binoculare Disparität (Nakamura & Colby, 2000). Ebenso wie V3 ist auch V3A vermutlich an der Analyse von Formen beteiligt (Zeki, 1993). Nakamura und Colby (2000) haben gezeigt, dass die neuronale Aktivität in V3A von der behavioralen Relevanz der Stimuli beeinflusst wird. Während einer Gedächtnisaufgabe sank die neuronale Aktivität von V3A-Neuronen bei Affen unter

ihr *Baseline*-Aktivitätsniveau. Daher nahmen Nakamura und Colby an, dass es einen aktiven Suppressionsmechanismus für dieses Areal gibt, der von *top-down*-gesteuerten Prozessen und Funktionen, wie z.B. Aufmerksamkeit, Antizipation, Gedächtnis und sakkadischen Augenbewegungen, beeinflusst werden kann. V3A scheint eine wichtige Verbindung zwischen frühen visuellen Arealen und sensomotorischen Integrationsarealen des parietalen und frontalen Cortex darzustellen (Nakamura & Colby, 2000).

3.2.4 V4-Komplex

Der V4-Komplex befindet sich in einer Hirnregion um den Gyrus fusiformis. Bis vor kurzem ging man davon aus, dass V4 ein homogenes Areal ist. Bartels und Zeki (2000) konnten jedoch zeigen, dass man V4 in zwei Subregionen, V4 und V4α, unterteilen kann. Sie nennen dieses visuelle Areal deshalb V4-Komplex (siehe unten). In vielen Arbeiten wird aber immer noch V4 als Begriff für den gesamten V4-Komplex verwendet.

V4 erhält Informationen aus den CO-Blobs und Interblobs der Schichten 2 und 3 von V1 (Zeki, 1993). Aus der Arbeit von Chatterjee und Callaway (2003) kann abgeleitet werden, dass V4 vermutlich auch Input aus der Schicht 4Cβ von V1 bekommt, da hier die Informationen aus den Rot-Grün-Ganglienzellen ankommen. Zusätzlich gelangt visueller Input des primären visuellen Cortex über V2 nach V4. Diese Informationen werden in den dicken Streifen und *interstripes* von V2 verarbeitet. V4 erhält Afferenzen aus V1, V2, V3, V3A, VOT, V4t, V5, FST, PIT, TEO, CIT, AITv, TF, TH, PIP, LIP, DP und FEF, ist also vielfach mit parietalen, temporalen und frontalen Regionen verbunden, aber auch mit anderen extrastriären Arealen und dem primären visuellen Cortex. Efferenzen gehen von V4 zu V1, V2, V3, V3A, V4t, V5, FST, PIT, TEO, AITv, TF, TH, PIP, LIP, DP, FEF und Brodmann-Areal 46 (Felleman & Van Essen, 1991, siehe auch Abbildung 3.3).

V4 wird allgemein als das Farbzentrum des menschlichen Gehirns bezeichnet, es sind aber auch orientierungs-und formsensitive Neurone in V4 gefunden worden (Zeki, 1993), die allerdings oft Farbpräferenzen haben (Bartels & Zeki, 2000). Demnach spielt V4 auch eine wichtige Rolle in der Wahrnehmung von Farbkonstanz unter verschiedenen Lichtbedingungen. Bartels und Zeki (2000) differenzierten zwei Untereinheiten des Farbzentrums: einen posterioren Teil, den sie V4 nennen und der retinotop organisiert ist, und einen anterioren Teil, den sie als V4α bezeichnen, der vermutlich nicht retinotop organisiert ist. Zusammen bilden diese beiden Teile den V4-Komplex. Eine Stimulation des unteren Gesichtsfeldes scheint V4α stärker zu aktivieren als eine Stimulation im oberen Gesichtsfeld. In fMRT-Studien konnte gezeigt werden, dass natürlich gefärbte Szenen V4α mehr aktivieren als V4, dagegen aktivieren unnatürlich gefärbte Szenen V4 und V4α gleichermaßen. Die Aktivität im V4-Komplex kann durch Aufmerksamkeitssteuerung auf Farben moduliert werden (Bartels & Zeki, 2000). Kastner et al.

(1998) fanden eine aufmerksamkeitsabhängige BOLD-Modulation in V4 beim Menschen, und Fries et al. (2001) berichteten einen Einfluss selektiver visueller Aufmerksamkeit auf die oszillatorische neuronale Synchronisation in V4 bei Affen.

3.3 Zusammenfassung

Insgesamt lassen sich den verschiedenen visuellen Arealen funktionelle Schwerpunkte zuordnen. So bildet V1 die Eingangsstation zum visuellen Cortex, in der alle visuellen Eigenschaften verarbeitet und weitergeleitet werden, V2 ist funktionell etwas mehr spezialisiert als V1, aber noch nicht so sehr wie andere extrastriäre Areale. V3 und V3A sind hauptsächlich für die Orientierungs-, Form- und Kontrastanalyse zuständig, V3A ausserdem für Bewegungserkennung, V4 bildet das Farbzentrum und V5 ist hauptsächlich für die Bewegungsanalyse zuständig. Es muss aber berücksichtigt werden, dass es sich bei diesen funktionellen Spezialisierungen lediglich um Schwerpunkte handelt, aber immer auch andere visuelle Eigenschaften in den einzelnen Arealen verarbeitet werden. Für die Funktionalität der visuellen Areale ist relevant, dass vielfältige reziproke Verbindungen zu Hirnarealen bestehen, die nicht nur visuelle Aufgaben erfüllen. Es gibt zunehmend Hinweise darauf, dass visuelle Informationen zwischen occipitalen Arealen und Regionen des frontalen, temporalen und parietalen Cortex in reziproken Schleifen verarbeitet werden. Diese Punkte werden auch in Kap. 4 wieder aufgegriffen und dort ausführlicher diskutiert.

Kapitel 4

Top-down-Modulation der visuellen Verarbeitung

> *"... many aspects of visual processing rely crucially on what happens beyond the feedforward sweep."* (Lamme & Roelfsema, 2000).

Bei der Untersuchung des Einflusses von Handlungen auf die visuelle Verarbeitung spielen *top-down*-Modulationen eine wichtige Rolle. Ebenso wie sich Aufmerksamkeits- oder andere kognitive Prozesse auf visuelle Areale auswirken können, könnten auch Prozesse der Handlungsplanung oder -ausführung einen *top-down*-Einfluss auf das visuelle System ausüben.

Jedes visuelle Areal hat zahlreiche reziproke Verbindungen zu anderen visuellen und nicht-visuellen Arealen (sowohl cortical als auch subcortical, z.B. Mesulam, 1998, siehe Kap 3). Diese reziproken Verbindungen erlauben höheren Arealen, einen *top-down*-Einfluss auf niedrigere Areale auszuüben.

Bis vor kurzem gingen viele Autoren davon aus, dass die visuelle Wahrnehmung hierarchisch abläuft, d.h. dass die Informationen im Sinne einer *bottom-up*-Verarbeitung zunächst in den frühen visuellen Arealen verarbeitet werden, und zunehmend komplexere Analysen dann in höheren visuellen Arealen stattfinden. Unter *top-down*-Modulationen wurden oft langsame und unspezifische Modulationen der visuellen Neurone in frühen Arealen verstanden, die auch schon vor der Präsentation eines visuellen Stimulus auftreten können. In neueren Modellen (z.B. Bullier, 2001; Lamme & Roelfsema, 2000), die nicht mehr von einer strikt hierarchischen Verarbeitung ausgehen, werden *top-down*-Modulationen oft als schnelle weitere Verarbeitungsstufe des visuellen Inputs verstanden. Die Informationen werden dabei von höheren Arealen wieder an frühere Areale zurückgegeben.

Lamme und Roelfsema (2000) unterscheiden *feedforward*-, *feedback*- und horizontale Verbindungen. Die *feedforward*-Verbindungen gewährleisten eine *bottom-up*-Verarbeitung der visuellen Signale, während die *feedback*-Verbindungen (teilweise auch als *backprojections* bezeichnet) für eine *top-down*-Modulation verantwortlich sind. Über die *feedback*-Verbindungen erhalten Neurone auch Informationen, die nicht aus ihrem rezeptiven Feld (RF) stammen (Lamme & Roelfsema, 2000).

Die *feedback*-Verbindungen leisten mehr als nur eine langsame und diffuse Modulation von Neuronen in niedrigeren Arealen (Bullier, 2003b). Aufgrund physiologischer Merkmale der *feedback*-Verbindungen, wie z.B. der Art der Axone und Synapsen, kann gefolgert werden, dass *feedback*-Verbindungen die Informationen genauso schnell übertragen wie *feedforward*-Verbindungen und auch einen vergleichbaren Einfluss auf die Ziel-Neurone haben. Einerseits kann die Aktivität von Ziel-Neuronen komplett unterbunden werden, andererseits kann ihre Aktivität auch deutlich verstärkt werden (Überblick bei Bullier, 2003b).

Aus Einzelzellableitungen bei Affen und EEG-Experimenten mit Menschen gibt es Hinweise, dass der Input die visuellen Areale nicht nur einmal in hierarchischer Abfolge durchläuft (*bottom-up*-Verarbeitung), sondern dass er die einzelnen Areale mehrfach nacheinander durchläuft (siehe Kap. 3.1). Es scheint also eine schleifenartige Verarbeitung des visuellen Inputs zu erfolgen. Dabei ist noch nicht genau bekannt, was bei jedem Schleifendurchlauf verarbeitet wird. Somit spielen die neuronalen Verbindungen, die hierarchisch höhere Areale mit frühen visuellen Arealen verknüpfen und ein Feedback für frühe visuelle Areale liefern, eine besondere Rolle (Pessoa et al., 2003).

In Abschnitt 4.1 werden zunächst die *backprojections* ins visuelle System beschrieben, die für eine *top-down*-Modulation relevant sind. Außerdem wird ein Überblick über Experimente gegeben, deren Ergebnisse gut über den Einfluss von *backprojections* erklärt werden können. Es wird kurz das Integrierte Modell der visuellen Verarbeitung von Bullier dargestellt, in dem *feedback*-Verbindungen und *top-down*-Modulationen eine wichtige Rolle spielen (Abschnitt 4.2). In Abschnitt 4.3 werden einige relevante Studien zusammengefasst, in denen eine Modulation visueller Funktionen durch höhere kognitive Leistungen gezeigt wurde, die aber nicht explizit anatomische Zusammenhänge zwischen den beteiligten Arealen nennen.

4.1 Visuelle backprojections

Wie oben schon beschrieben erfolgt die Analyse der visuellen Informationen in einer Kombination aus *bottom-up*-Verarbeitung und *top-down*-gesteuerten Feedback-Mechanismen via *backprojections* von höheren Arealen zurück in frühe visuelle Areale. Dabei ist die *bottom-up*-Analyse eher ein Korrelat der physikalischen Eigenschaften des visuellen Stimulus, während

top-down-modulierte Informationen ein Korrelat des subjektiv Wahrgenommenen darstellen (Ress & Heeger, 2003).

4.1.1 Backprojections ins visuelle System

Rockland et al. (2003) haben bei Affen eine Verbindung von auditorischen und parietalen Assoziationscortices zu V1- und V2-Neuronen nachgewiesen. Viele extrastriäre Areale (unter anderem V3, V3A, V4) erhalten neuronalen Input vom lateralen intraparietalen Areal (LIP; Felleman & Van Essen, 1991). LIP erhält wiederum Input von präfrontalen Cortexregionen (Cavada & Goldman-Rakic, 1989b). Das ventrale intraparietale Areal (VIP) ist mit V3 verbunden. Die posterior-parietalen Areale sind sowohl mit den visuellen Arealen V1, V3, V3A und V4, als auch mit sensomotorischen Cortices und der SMA verbunden (Cavada & Goldman-Rakic, 1989a,b; Felleman & Van Essen, 1991; Nelson, 2002). Somit könnten diese parietalen Areale eine wichtige Umschaltstation zwischen motorischen und visuellen Arealen darstellen.

Mediale superior-temporale Areale (MST) haben Verbindungen zu V2 und V3. Der Fundus des Sulcus temporalis superior (FST) liefert Input zu den extrastriären Arealen V3, V3A und V4. Areale im Gyrus parahippocampalis und verschiedene andere temporale Areale sind mit V4 verbunden (Felleman & Van Essen, 1991).

Die frontalen Augenfelder (FEF) stehen in direktem Kontakt mit den Arealen V3A und V4 (Felleman & Van Essen, 1991).

Super et al. (2001) leiteten bei Affen die Aktivität von V1-Neuronen ab und zeigten, dass es in einer Figur-Grund-Diskriminationsaufgabe zwei verschiedenen Aktivitätsphasen gab: eine frühe Phase ca. 90 ms nach Stimuluspräsentation, die direkt stimulusrelatiert war, und eine spätere Phase (ca. 100-240 ms nach Stimuluspräsentation), die in ihrer Stärke von der Identifikationsleistung des Affen abhängig war. Diese zweite neuronale Antwort war größer, wenn ein Stimulus korrekt identifiziert wurde als wenn ein Stimulus nicht erkannt wurde. Diese zweite Aktivitätsphase scheint also von einem Feedback-Mechanismus beeinflusst zu sein. Sugase et al. (1999) berichten, dass Neurone im inferioren Temporalcortex in ihrer ersten Reaktion differenzieren konnten, ob ein Gesicht gezeigt wurde oder nicht, dass aber detailliertere Informationen, z.B. über die Identität des Gesichts oder den Gesichtsausdruck, erst zu einem späteren Zeitpunkt (ca. 50 ms nach der ersten Reaktion) im selben Areal codiert wurden. Diese Beobachtung unterstützt die Annahme, dass in einer ersten *bottom-up*-Verarbeitung die visuellen Informationen nur grob analysiert werden und diese in weiteren Verarbeitungsdurchgängen, die einer *top-down*-Modulation unterliegen, dann genauer verarbeitet werden.

Crossmodale Effekte

Auch crossmodale Effekte werden zum Teil mit *backprojections* in unimodale visuelle Areale erklärt. Macaluso et al. (2000) fanden eine verstärkte Reaktion auf visuelle Stimuli im Gyrus lingualis, wenn gleichzeitig eine contralaterale *taktile* Stimulation erfolgte. Das bedeutet, dass eigentlich unimodale visuelle Areale durch taktile Stimuli moduliert werden können. Die Autoren folgern aufgrund einer effektiven Konnektivitätsanalyse, dass der visuelle Cortex über *backprojections*, die durch den parietalen Cortex verlaufen, beeinflusst werden könnte.

Calvert et al. (1999) fanden in einem Experiment zum Sprachverstehen eine erhöhte Aktivierung im visuellen Areal V5, wenn die Stimuli gleichzeitig visuell und auditorisch präsentiert wurden, gegenüber einer Bedingung, in der die Sprache nur visuell oder auditiv dargeboten wurde. Dieses Ergebnis zeigt, dass die Aktivität in extrastriären visuellen Arealen auch durch auditive Stimuli moduliert werden kann.

4.1.2 Backprojections innerhalb des visuellen Systems

Die extrasträren visuellen Areale sind auch untereinander über *backprojections* miteinander verbunden und versorgen den primären visuellen Cortex mit *feedback*-Verbindungen (siehe Kap. 3).

Eine interessante Studie, deren Ergebnisse sich nur mit Hilfe von *backprojections* innerhalb des visuellen Systems erklären lassen, stammt von Pascual-Leone und Walsh (2001). Mittels transkranieller Magnetstimulation (TMS) wurde bei gesunden Probanden das visuelle Areal V5 angeregt und V1 gehemmt. Durch eine Stimulation von V5 nahmen die Probanden bewegte Phosphene (Lichtblitze) wahr. Unmittelbar davor oder danach wurde die Aktivität in V1 gehemmt. Wenn V1 gehemmt wurde kurz bevor V5 angeregt wurde, nahmen die Probanden erwartungsgemäß bewegte Phosphene wahr. Wenn V1 allerdings erst kurz *nach* V5 inhibiert wurde (5-45 ms), nahmen sie kaum noch Phosphene wahr. Die Ergebnisse zeigen, dass es *backprojections* von V5 zu V1 gibt, die für eine bewusste Wahrnehmung von bewegten Stimuli relevant sind, d.h. es werden nur die Reize bewußt wahrgenommen, die über *backprojections* V1 aktivieren. Da die Autoren eine große Variationsbreite von zeitlichen Abständen zwischen V5-Stimulation und V1-Hemmung verwendet haben, konnten sie auch zeigen, dass die V5-Aktivierungen innerhalb von 5-45 ms zu V1 zurückprojiziert werden.

4.2 Integriertes Modell der visuellen Verarbeitung von Bullier

Die oben berichteten Ergebnisse passen gut zu Bulliers ”Integriertem Modell der visuellen Verarbeitung” (Bullier, 2001). In diesem Modell spielen *backprojections* eine entscheidende

Rolle. Bulliers Hauptkritikpunkt an *feedforward*-Modellen ist, dass sie nur dann problemlos funktionieren können, wenn Objekte visuell eindeutig präsentiert werden, d.h. ohne dass sie teilweise von anderen Objekten verdeckt werden und ohne dass sonstiges "visuelles Rauschen", wie z.B. ungünstige Beleuchtungsbedingungen, vorhanden ist. Solche klaren und eindeutigen Bedingungen sind in natürlichen Szenen aber selten.

In seinem Modell geht Bullier davon aus, dass zunächst eine schnelle und lediglich grobe Analyse einer visuellen Szene erfolgt. Diese Informationen werden durch den dorsalen visuellen Pfad weitergeleitet. Von höheren visuellen Arealen ausgehend folgt dann eine *top-down*-Modulation, die über *feedback*-Verbindungen zurück zu V1 und V2 gelangen. V1 und V2 fungieren in diesem Modell als *active blackboards*, also als eine Ebene, in der die grob verarbeiteten Informationen wieder gesammelt werden, und von wo aus dann mit Hilfe dieser globalen Informationen eine Feinanalyse gestartet wird. Viele integrierende Schritte in der visuellen Verarbeitung können nur mit *feedback*-Verbindungen effektiv durchgeführt werden. Da in frühen visuellen Arealen die rezeptiven Felder (RF) nur sehr klein sind, reichen horizontale Verbindungen innerhalb eines Areals nicht aus (aufgrund ihrer zu geringen mittleren Axonlänge und Übertragungsgeschwindigkeit), um eine Integration von visuellen Informationen aus verschiedenen Teilen des Gesichtsfeldes bereits innerhalb dieser frühen Areale zu erzielen. In höheren visuellen Arealen sind die RF größer, so dass Informationen aus verschiedenen Teilen des Gesichtsfeldes leichter integriert werden können. Diese Informationen über die Zusammenhänge im visuellen Feld müssen dann aber zur Detailanalyse über *feedback*-Verbindungen wieder an frühe visuelle Areale zurückgegeben werden (Bullier, 2001).

4.3 Evidenzen für top-down-Modulationen

Unter *top-down*-Verarbeitung wird klassischerweise eine Informationsverarbeitungsrichtung verstanden, die von höheren kognitiven Prozessen (z.B. Gedächtnisleistungen, exekutive Funktionen) ausgeht und im Gegensatz zur *bottom-up*- oder reizgetriebenen Verarbeitung steht (z.B. Müsseler, 2002).

Es sind bereits verschiedenste *top-down*-Modulationen in den sensorischen Systemen beschrieben worden. Von Prozessen wie mentaler Vorstellung, motivationalen und emotionalen Prozessen ist bekannt, dass sie einen *top-down* Einfluss auf die sensorische Verarbeitung haben (Mesulam, 1998). Mesulam berichtet auch, dass der präfrontale Cortex im Zusammenhang mit Arbeitsgedächtnisaufgaben eine *top-down*-Kontrolle auf unimodal-sensorische Neurone ausübt. Danach sorgt der präfrontale Cortex dafür, dass die Aktivität in unimodalen Neuronen länger, nämlich für die Zeitspanne einer Arbeitsgedächtnisaufgabe, aufrecht erhalten wird

(Mesulam, 1998). Auch der modulierende Einfluss von Aufmerksamkeit auf visuelle Neurone ist vielfach nachgewiesen worden (Überblick bei Pessoa et al., 2003).

In bildgebenden Studien wird ziemlich konsistent ein fronto-parietales Netzwerk als Ursprung der *top-down*-Modulationen genannt. Insbesondere der Lobulus parietalis superior, der Sulcus intraparietalis, die frontalen Augenfelder und die supplementären Augenfelder sind in Untersuchungen zur *top-down*-Modulation fast immer aktiviert. In Abhängigkeit von der Aufgabe sind noch weitere Hirnareale beteiligt, die sich aber nicht so konsistent in den Ergebnissen finden wie die oben genannten Areale (Pessoa et al., 2003).

Ress und Heeger (2003) konnten zeigen, dass sich die Aktivität visueller Signale schnell von frühen visuellen Arealen hin zu anderen Cortexregionen ausbreitet, die Informationen dann aber wieder in die frühen Arealen zurückprojiziert werden. In einer schwierigen visuellen Identifikationsaufgabe zeigte sich, dass das Signal in frühen visuellen Arealen von der Identifikationsleistung der Probanden abhing. Richtig erkannte und fälschlicherweise erkannte Stimuli lösten stärkere neuronale Reaktionen aus als nicht-erkannte (übersehene) Stimuli oder die Abwesenheit von Stimuli. Ress und Heeger (2003) erklären dieses Ergebnis über *top-down*-modulierende *backprojections* zu frühen visuellen Arealen.

Es gibt einige Hinweise darauf, dass sich *top-down*-Modulationen vorranging auf sekundäre sensorische Areale auswirken und nur selten auf primär-sensorische Cortices (Mesulam, 1998; Treue, 2001). Das könnte aus anatomischer Sicht damit zusammenhängen, dass hierarchisch höhere Areale viele Projektionen zu sekundär-sensorischen Regionen haben, aber nur wenig Verbindungen zu primär-sensorischen Arealen. Aus funktioneller Sicht scheint es auch sinnvoller zu sein, z.B. die Wahrnehmung bestimmter Formen, Farben oder Bewegungsrichtungen zu modulieren als generell einzelne Bereiche des Gesichtsfeldes, die in V1 repräsentiert sind, was dort zu einer allgemeinen Modulation aller visueller Dimensionen gleichermaßen führen würde.

Unterstützt wird diese Annahme durch die Befunde von Barcelo et al. (2000): sie konnten in einer Patientenstudie zeigen, dass unilaterale präfrontale Läsionen mit schlechteren visuellen Entdeckungsleistungen im contralateralen visuellen Halbfeld einhergingen. Diese verminderte Wahrnehmungsleistung spiegelte sich in einer reduzierten neuronalen Aktivität in extrastriären Arealen der geschädigten Hemisphäre wider. Dabei zeigten sich die Unterschiede in den ereigniskorrelierten Potentialen (EKP) zwischen Patienten und gesunden Kontrollprobanden vor allem in einer zweiten Aktivierungsphase ca. 200-300 ms nach Stimuluspräsentation (Eine erste Aktivierungsphase wurde ca. 125 ms nach Stimuluspräsentation beobachtet). Barcelo et al. vermuten, dass der präfrontale Cortex einen verstärkenden Input in extrastriäre Areale liefert (ca. 200-650 ms nach Stimuluspräsentation), der nach der Target-Erkennung die Aktivität

in visuellen Arealen aufrecht erhält. Präfrontale Läsionen unterbrechen möglicherweise diese Feedback-Mechansimen zwischen präfrontalen und extrastriären Arealen.

Auch Rees et al. (1997) fanden eine *top-down*-Modulation im extrastriären visuellen Areal V5: Bewegte Stimuli lösten im bewegungssensitiven Areal V5 keine hämodynamische Reaktion aus, wenn die Probanden gleichzeitig eine anspruchsvolle linguistische Aufgabe lösen mussten.

4.4 Zusammenfassung

Es existieren zahlreiche *backprojections* aus verschiedensten Cortexregionen zu visuellen Arealen und auch innerhalb des visuellen Systems. Über diese *backprojections* erhalten frühe visuelle Areale ein *feedback*, das für Wahrnehmungsprozesse höchst relevant ist. Bullier (Bullier, 2001) weist in seinem Integrierten Modell der visuellen Verarbeitung darauf hin, dass unter natürlichen Bedingungen *feedforward*-Verbindungen nicht ausreichen, um alle Wahrnehmungsprozesse zu erklären. Deshalb wurde ein Modell der visuellen Verarbeitung erstellt, das davon ausgeht, dass die Prozesse in mindestens zwei Phasen verlaufen. Zunächst erfolgt eine schnelle, aber ”grobe” Projektion der Informationen zu höheren Arealen, die dann den *top-down*-modulierten Input wieder an frühe visuelle Areale zurückprojizieren. Von dort aus startet dann eine detailliertere Informationsanalyse.

Attentionale, motivationale und emotionale *top-down*-Modulationen können sich in unimodalen Arealen auswirken, wo sie dazu beitragen, eine sehr subjektive Betrachtungsweise der Umweltereignisse zu erzeugen, die nicht die objektiven Gegebenheiten der Umgebung widerspiegelt, sondern die subjektiv bedeutsamen Informationen in den Vordergrund stellt.

Kapitel 5

Funktionelle Magnetresonanztomographie

Bildgebende Verfahren erheben im Allgemeinen physiologische Parameter, die mit neuronaler Aktivität korreliert sind. Die Magnetresonanztomographie (MRT) ermöglicht es, anatomische Strukturen nicht-invasiv und mit hoher räumlicher Auflösung darzustellen. Mit der *funktionellen* Magnetresonanztomographie (fMRT) können physiologische Korrelate von Hirnaktivität abgebildet werden. Dadurch ist es möglich, auf die Funktion der zugrundeliegenden Hinrareale zu schließen. Die fMRT mißt Änderungen im *Blood Oxygenation Level Dependent* (BOLD) Signal, das aufgrund der neurovaskulären Kopplung (Logothetis et al., 2001) von der Desoxyhämoglobinkonzentration auf die zugrundeliegende neuronale Aktivität schließen läßt. Dabei sind die exakten Mechanismen und Einflussfaktoren der neurovaskulären Kopplung bisher noch nicht bekannt (D'Esposito et al., 2003).

5.1 Magnetresonanztomographie

Die Magnetresonanztomographie (MRT) basiert auf dem physikalischen Phänomen der magnetischen Kernresonanz (*nuclear magnetic resonance*, NMR). Atomkerne, die mit einer ungeraden Anzahl von Neutronen oder Protonen ausgestattet sind (wie z.B. Wasserstoffatome), besitzen einen Spin. Nach klassischer Modellvorstellung der Kernphysik kreiseln (präzedieren) diese Spins mit einer charakteristischen Resonanzfrequenz um eine Rotationsachse, wenn ein externes Magnetfeld (B_0) angelegt wird. Diese bewegte elektrische Ladung bildet so einen magnetischen Dipol entlang ihrer Rotationsachse.

Das Anlegen von B_0 führt zu einer Ausrichtung der magnetischen Dipole in longitudinaler Richtung (in Richtung der Z-Achse, die parallel zu B_0 verläuft), wodurch eine makroskopi-

schen Magnetisierung des Gewebes erzielt wird (Longitudinalmagnetisierung). Der Magnetisierungsvektor hat auch noch eine transversale Komponente (X-Y-Achse), die im Ausgangszustand jedoch minimal ist. Durch Einstrahlen eines Hochfrequenzpulses (HF-Puls) werden die Atomkerne angeregt, d.h. es erfolgt eine Auslenkung mit bestimmtem Kippwinkel (flip angle). Bedingt durch diesen HF-Puls entsteht eine Phasenkohärenz der Spins, woraus eine messbare Transversalmagnetisierung (in der X-Y-Ebene) resultiert. Zu diesem Zeitpunkt ist die Longitudinalmagnetisierung minimal.

Es werden zwei verschiedene Relaxationsprozesse unterschieden:

- die longitudinale Spin-Gitter-Relaxation mit der Relaxationszeit T_1, während der sich die Dipole wieder in Z-Richtung ausrichten (Wiederaufbau der Longitudinalmagnetisierung), und

- die transversale Spin-Spin-Relaxation mit der Relaxationszeit T_2, während der die Phasenkohärenz verloren geht (Dephasierung).

Da die longitudinale Relaxation einen Energietransfer von den Spins an den umgebenden Atomverband erfordert, hängt die T_1-Zeit von der Fähigkeit des umgebenden Gewebes ab, die während der Relaxation frei werdende Energie aufzunehmen. Außerdem ist sie von der Magnetfeldstärke abhängig.

Die Dephasierung (T_2-Relaxation) ist bedingt durch einen Energieaustausch der Spins untereinander und wird durch lokale Magnetfeldinhomogenitäten beeinflusst. Werden bei der transversalen Relaxation zusätzlich statische Feldinhomogenitäten des äußeren Magnetfeldes berücksichtigt und eine daraus resultierende schnellere Dephasierung, so spricht man von der Relaxationszeit T_2^*. Diese ist entscheidend für die funktionelle MRT.

5.1.1 Das Gradientenecho

Es werden verschiedene Puls-Sequenzen zur Signalaufnahme unterschieden. In den hier beschriebenen fMRI-Experimenten wurde eine Gradientenecho-Sequenz verwendet, die sich von HF-refokussierten Echos (z.B. Spin-Echos) dadurch unterscheidet, dass zur Rephasierung der Spins kein 180° HF-Puls angewendet wird. Durch die invertierte Schaltung eines Gradienten kann die Dephasierung der Spins rückgängig gemacht werden (Rephasierung). Wenn die Spins komplett rephasiert sind, erhält man die größte Signalamplitude. Zu diesem Zeitpunkt wird das Echo aufgezeichnet. Die Zeit zwischen der Anregung durch den HF-Puls und der Aufnahme des Gradientenechos ist die Echozeit (TE).

5.1.2 Ortscodierung

Um das gemessene Signal einem bestimmten Ursprungsort zuordnen zu können, werden verschiedene Magnetfeldgradienten verwendet. Mit Hilfe eines *Schichtselektionsgradienten* ist es möglich, einzelne Schichten selektiv anzuregen. Innerhalb einer Schicht erfolgt eine Phasencodierung in Y-Richtung (anterior-posterior) durch einen *Phasencodiergradienten*. Durch Einschalten dieses Gradienten präzedieren die Spins entlang der Y-Achse unterschiedlich schnell. Wird der Gradient wieder abgeschaltet, präzedieren die Spins wieder mit gleicher Geschwindigkeit, sind aber jetzt in ihrer Phase verschoben. Der *Frequenzcodiergradient* sorgt für eine Codierung der Position in X-Richtung. Während der Messung wird dadurch nicht nur eine einzige Resonanzfrequenz, sondern ein ganzes Frequenzspektrum erzeugt. Mit Hilfe von Fourier-Transformationen kann man dann von der Frequenz auf eine zugehörige Position schließen.

5.2 Funktionelle MRT

BOLD-fMRT-Techniken sind darauf ausgelegt, Änderungen der Magnetfeldinhomogenitäten zu messen. Oxy- und Desoxyhämoglobin haben unterschiedliche magnetische Eigenschaften. Während Desoxyhämoglobin paramagnetisch ist und zu Inhomogenitäten im umliegenden Magnetfeld führt, ist Oxyhämoglobin schwach diamagnetisch und hat deshalb kaum einen Einfluss auf die Phasenkohärenz der Transversalmagnetisierung. So kommt es mit zunehmender Konzentration von Desoxyhämoglobin zu einer geringeren Signalintensität[1].

Bei gesteigerter neuronaler Aktivität kommt es zu einem vermehrten Sauerstoffverbrauch, der aber durch einen erhöhten Einstrom von oxygeniertem Blut überkompensiert wird. Dadurch entsteht ein Signalanstieg in aktivierten Hirnregionen. Das BOLD-Signal ist außerdem noch vom cerebralen Blutfluss und Blutvolumen abhängig (Heeger & Ress, 2002).

Ein charakteristisches BOLD-Signal steigt ca. 2 Sekunden nach Beginn der neuronalen Aktivität an, erreicht das Maximum nach ca. 4-6 Sekunden und zeigt einen Abfall unter das Ausgangsniveau („Undershoot“) ca. 8-11 Sekunden nach Ende der neuronalen Aktivität, der ungefähr 20 Sekunden anhält. Nach ca. 30 Sekunden ist das Ausgangsniveau wieder erreicht (z.B. Bandettini & Ungerleider, 2001; Boynton et al., 1996). In manchen Experimenten wird ein sogenannter *initial dip*, ein „Undershoot“ in der Anfangsphase vor Beginn des Anstiegs, beobachtet.

Logothetis et al. (2001) konnten zeigen, dass das BOLD Signal mit lokalen Feldpotenzialen (LFP) hoch korreliert ist. LFPs repräsentieren ein Maß des synchronisierten Inputs einer Neuronengruppe (Bandettini & Ungerleider, 2001; Logothetis et al., 2001). Da LFPs den In-

[1] Ein kurzer Überblick dazu findet sich z.B. bei Heeger und Ress (2002).

put mehrere Neurone repräsentieren, von denen einige weiter vom Ableitort entfernt sind als andere, stellen LFPs ein gewichtetes Mittel dieses Inputs dar.

5.3 Erhebung der fMRT-Daten

Die fMRT-Experimente wurden mit einem 3 Tesla MR-Tomographen (Bruker Mespec 30/100, Ettlingen) durchgeführt. Akustische Stimuli wurden über schalldämpfende Kopfhörer präsentiert (Commander XG, Magnetic Resonance Technologies, Northridge, USA). Außerdem trugen die Probanden einen zusätzlichen Gehörschutz. Visuelle Stimuli wurden über zwei kleine, direkt vor den Augen der Probanden plazierte TFT-Monitore dargeboten, die einer Brille ähnlich sind (VisuaStim XGA, Magnetic Resonance Technologies, Northridge, USA), und die einen Abstand zu einem normalen Computerbildschirm von ungefähr 100 cm simulieren. Die Probanden antworteten über eine Tastbox, die aus drei horizontal angeordneten Tasten (für die motorische Aufgabe) und zwei vertikal angeordneten Tasten (für die visuelle Aufgabe) bestand. Der Kopf der Probanden wurde mit Schaumstoffkissen und Arme und Tastbox mit Vakuumkissen fixiert, um Bewegungen zu reduzieren.

Die Experimente wurden mit der Software „Presentation“ (Neurobehavioral Systems, Inc.; http://nbs.neuro-bs.com) programmiert.

Die Schichten wurden in axialer Schichtführung, parallel zur bicommissuralen Ebene (AC-PC), gemessen. Die AC-PC-Ebene verläuft duch die anteriore (AC) und posteriore Kommissur (PC). Als Messsequenz wurde eine Gradientenecho EPI-Sequenz[2] mit einer Repetitionszeit (TR) von 2 sec, einer Echozeit (TE) von 30 ms und einem Kippwinkel (flip angle) von 90° benutzt.

Vor der Erhebung der funktionellen Daten wurden genauso viele korrespondierende anatomische MDEFT- und EPI-T_1-gewichtete Schichten (256 x 256 Matrix; TR = 1,3 sec; TE = 10 ms) aufgenommen wie funktionelle Schichten gemessen wurden. Von jedem Probanden lag bereits ein dreidimensionaler hochauflösender anatomischer Datensatz vor, der mit einer T_1-gewichteten MDEFT-Sequenz angefertigt und in den stereotaktischen Raum nach Talairach und Tournoux (1988) transformiert wurde.

---

[2]Die Echo-Planar-Tomographie (Echo-Planar-Imaging; EPI) gehört zu den Single-Shot-Messtechniken, bei denen durch Inkrementierung des Phasenkodiergradienten nach einem einzigen HF-Puls nicht nur ein Gradientenecho, sondern eine große Anzahl von Gradientenechos (Echo Train) aufgenommen werden.

5.4 Auswertung der fMRT-Daten

Alle Verarbeitungsschritte zur Analyse der fMRT-Daten wurden mit der Software LIPSIA (Lohmann et al., 2001) durchgeführt.

5.4.1 Vorverarbeitung

Zur Korrektur von Messartefakten wurden verschiedene Vorverarbeitungsschritte durchgeführt. Die Vorverarbeitung bestand aus einer Bewegungs- und Baselinekorrektur und einer Korrektur, die die verschiedenen Aufnahmezeitpunkte der einzelnen Schichten ausgleichen sollte. Die Bewegungskorrektur wurde schichtweise in der axialen Ebene durchgeführt. Zur Korrektur der verschiedenen Aufnahmezeitpunkte der Schichten wurde eine kubische Spline-Interpolation (Thevenaz et al., 2000) verwendet. Während der Baselinekorrektur wurde ein zeitlicher Hochpass-Filter mit einer Cut-off-Frequenz von $1/144\ Hz$ angewendet, und die Daten wurden mit einem Gauß-Filter ($FWHM$ 4,24 mm) räumlich geglättet.

5.4.2 Registrierung

Die MDEFT und EPI-T_1 Schichten, die unmittelbar vor den funktionellen Datensätze aufgenommen wurden und dieselbe Ausrichtung im Raum hatten, wurden mit Hilfe der hochaufgelösten anatomischen 3D Datensätze registriert. Diese 3D Referenzdatensätze waren in den stereotaktischen Raum nach Talairach und Tournoux (1988) transformiert. Drei Rotations- und drei Translationsparameter standen zur Verschiebung und Rotation der erhobenen Datensätze zu Verfügung. Mit einer trilinearen Interpolation wurden die so gewonnenen Transformationsparameter auf die funktionellen Daten angewendet. Um einen besseren Gruppenvergleich zu ermöglichen, wurde zusätzlich zur linearen Normalisierung eine nicht-lineare Normalisierung durchgeführt (Thirion, 1998).

5.4.3 Statistische Auswertung

Die statistische Analyse der Daten basierte auf dem Allgemeinen Linearen Modell für seriell autokorrelierte Daten (Friston et al., 1995; Worsley & Friston, 1995; Zarahn et al., 1997b,a). Die Design-Matrix wurde unter Anwendung einer synthetischen hämodynamischen Antwortfunktion (Friston et al., 1998) erstellt, bestehend aus der Summe mehrerer Gamma-Funktionen mit einem Maximum nach 6 sec. und ihrer ersten und zweiten Ableitung. Es wurde ein *random-effects* Modell verwendet. Die Modellgleichung, bestehend aus den gemessenen Daten, der Design-Matrix und dem Fehlervektor, wurde mit einer Gauß-Funktion ($FWHM$ 4 sec) geglättet, um die Autokorrelation schätzen zu können. Nachfolgend wurden Modellparameter für

jeden Probanden generiert, wobei die geschätzten Parameter so gewählt wurden, dass die quadrierten Abweichungen zum gemessenen Signal möglichst gering waren. Die Kontraste zwischen verschiedenen Bedingungen wurden mit Hilfe von t-Tests generiert. Die berechneten t Werte wurden in z-Werte transformiert, so dass für jeden Probanden eine individuelle Verteilung der statistischen Signifikanzen (*statistical parametric map*; SPM) vorlag. Die individuellen SPMs wurden über die gesamte Gruppe gemittelt, und signifikant aktivierte Voxel wurden mit t-Tests für abhängige Stichproben ermittelt (Holmes & Friston, 1998).

5.4.4 Analyse der Signalverläufe

Zur detaillierteren Analyse der ablaufenden Prozesse wurden anhand der interessierenden Kontraste *regions of interest* (ROIs) definiert. Hierbei wurden die am stärksten aktivierten Voxel ausgewählt. Als Basis wurde die Signalintensität in den ROIs über alle experimentellen Bedingungen während der gesamten funktionellen Messung gemittelt. Ausgehend von dieser mittleren Signalintensität wurde die Signaländerung in Prozent für jede experimentelle Bedingung berechnet. Die Zeitverläufe des Signals (*timecourses*) wurden über alle Probanden gemittelt. Schließlich wurde die mittlere Signaländerung für den Zeitraum von 3-8 sec nach Trialbeginn berechnet, aufgeschlüsselt für jede experimentelle Bedingung.

5.4.5 Visualisierung

Die ermittelten z-Werte wurden zur Visualisierung farbcodiert und einem anatomischen Datensatz überlagert, der relativ ähnliche Sulci und Gyri aufweist wie das von Talairach und Tournoux (1988) dargestellte Gehirn. Als Schwelle zur Darstellung von signifikant aktivierten Voxeln wurde ein z-Wert von 3,1 ($p \leq .001$) gewählt. Die räumliche Auflösung der funktionellen SPMs wurde zu Darstellungszwecken durch Interpolation auf 1 mm^3 erhöht.

Kapitel 6

Fragestellung der fMRT-Experimente

Es ist bereits gezeigt worden, dass Prozesse der Handlungsplanung, -initiierung oder -ausführung die visuelle Identifikationsleistung beeinträchtigen können (z.B. Dell'Acqua & Jolicoeur, 2000; Jolicoeur, 1999; Müsseler & Wühr, 2002; Wühr & Müsseler, 2002, siehe Kap. 2.3). Diese Interferenz zwischen Handlung und visueller Wahrnehmung wird als handlungsinduzierter *blindness*-Effekt (*action induced blindness*, AIB) bezeichnet und kann auch als *top-down*-Modulation der Wahrnehmungsprozesse beschrieben werden. Der Ort, an dem die Interferenz stattfindet, kann weitere Aufschlüsse darüber geben, auf welcher Stufe der visuellen Verarbeitung sich diese *top-down*-Modulation auswirkt. Aus neuroanatomischer Perspektive ergibt sich deshalb die Frage, wo im Gehirn dieser Interferenzprozess zwischen Handlung und visueller Wahrnehmung stattfindet und wie sich eine derartige visuelle Beeinträchtigung mit Hilfe der fMRT abbilden lässt.

Umsetzung: Zur Untersuchung der beschriebenen Interferenzen wurde das Paradigma von Müsseler und Wühr (2002, siehe Abb. 2.1) zur Untersuchung des AIB-Effekts modifiziert und an die Erfordernisse eines fMRT-Experiments angepasst. In beiden fMRT-Experimenten bekamen die Probanden Doppelaufgaben mit variabler *stimulus onset asynchrony* (SOA). In einer visuellen Wahrnehmungsaufgabe sollten die Probanden einen Pfeil (Experiment 1) oder eine Farbe (Experiment 2) identifizieren. Eine vorangestellte GO-NOGO-Aufgabe diente der Variation, ob eine zusätzliche Handlung ausgeführt werden musste oder nicht.

Der wichtigste Kontrast dieser fMRT-Experimente, welcher die auf Handlungsvorbereitungsprozesse zurückzuführenden Unterschiede in visuellen Arealen zeigt, bestand in der Gegenüberstellung von GO- und NOGO-Trials, da GO-Trials eine motorische Reaktion in der ersten Aufgabe und eine visuelle Identifikationsleistung in der zweiten Aufgabe erforderten, und NOGO-Trials nur die visuelle Identifikationsleistung der zweiten Aufgabe erforderten.

Beide Trial-Typen beinhalteten zwar die Entscheidung, ob die motorische Reaktion ausgeführt werden muss oder nicht, aber sie unterscheiden sich hinsichtlich der tatsächlichen Ausführung einer Reaktion.

Hypothese 1: Die Interferenz zwischen motorischen und visuellen Prozessen findet in Hirnarealen statt, die sowohl für den Prozess der Handlungsplanung als auch für höhere Stufen der visuellen Encodierung zuständig sind. In solchen Hirnarealen könnte es möglich sein, dass die Verarbeitung des ersten Prozesses die Verarbeitung des nachfolgenden Prozesses behindert und es dadurch zu Leistungseinbußen kommt. Auf fMRT-Daten bezogen bedeutet diese Hypothese, dass eine verminderte visuelle Wahrnehmungsleistung bei gleichzeitiger Handlungsplanung auf eine Modulation des BOLD-Signals in höheren, integrativen Arealen zurückgeführt werden kann, wie es z.B. von Szameitat et al. (2002) in einer auditiven und visuellen Doppelaufgabe für den Sulcus frontalis inferior, den Gyrus frontalis medius und den Sulcus intraparietalis beschrieben worden ist. Falls diese Hypothese zutrifft, ist in Trials mit zusätzlicher Handlungsvorbereitung ein größeres BOLD-Signal zu erwarten als in Trials, in denen nur die visuelle Wahrnehmungsleistung gefordert ist. Um zu zeigen, dass die so identifizierten Hirnareale keine rein motorischen Areale sind, sollten aber auch letztgenannte Trials (nur visuelle Aufgabe) ein BOLD-Signal auslösen, dass sich von einer Ruhebedingung unterscheidet.

Hypothese 2: Alternative zu Hypothese 1: Handlungsvorbereitende und visuelle Prozesse finden in separaten Arealen statt, aber die Anforderungen der motorischen Planung reduzieren allgemein die Verarbeitungskapazitäten in anderen funktionellen Systemen, somit auch im visuellen System. Über Rückprojektionen könnte es – von motorischen Arealen ausgehend – zu einer *top-down*-Modulation in den Arealen kommen, die die frühe visuelle Verarbeitung gewährleisten. In diesem Fall ist eine BOLD-Modulation in V1 oder extrastriären Arealen zu erwarten wie sie z.B. von Macaluso et al. (2000, siehe Kap. 4.1) gefunden wurde.

Hypothese 3: Möglich ist auch eine Kombination aus den beiden ersten Hypothesen. Das würde bedeuten, dass sich im fMRT-Kontrast BOLD-Modulationen sowohl in frühen als auch in höheren visuellen Arealen abbilden.

Hypothese 4: Aus behavioralen Experimenten ist ableitbar, dass sich – entsprechend dem typischen PRP-Effekt (siehe Kapitel 2) – die handlungsbedingte Modulation des BOLD-Signals im visuellen System zwischen den verschieden langen SOAs unterscheiden sollte. Dabei sollte die Modulation bei kurzen SOAs besonders stark ausgeprägt sein, da auch die visuelle Wahrnehmungsleistung bei kurzen SOAs am stärksten beeinträchtigt ist. Dagegen sollte sich bei langen SOAs keine Modulation zeigen.

Da sich die anatomischen Hypothesen des zweiten Experiments direkt auf die Ergebnisse des ersten Experiments beziehen, werden sie, im Anschluss an Experiment 1, in Kap. 8 dargestellt.

Kapitel 7

Experiment 1

7.1 Einleitung

Wenn es um Interferenz zwischen zwei Aufgaben geht, werden Doppelaufgaben- bzw. PRP-Effekte meist als Einbuße in den Reaktionszeiten der zweiten Aufgabe dargestellt (siehe Kap. 2). Diese Reaktionszeiteinbußen werden im Allgemeinen auf eine Kapazitätsbegrenzung auf Reaktionsebene zurückgeführt, die es nicht zulässt, mehr als eine Reaktion gleichzeitig auszuwählen oder auszuführen (Pashler, 1994). In einigen Experimenten konnte aber gezeigt werden, dass diese Beeinträchtigung auch auftritt, wenn die zweite Aufgabe lediglich die Identifikation eines visuellen Stimulus erfordert, so dass die angenommene Kapazitätsbegrenzung nicht auf die Reaktionsebene beschränkt sein kann (Jolicoeur, 1999; Müsseler & Wühr, 2002; Wühr & Müsseler, 2002). Das bedeutet, dass die Prozesse der visuellen Encodierung möglicherweise dieselben Kapazitäten benötigen, die auch für die Ausführung motorischer Reaktionen benötigt werden.

In Experiment 1 sollten die Interferenzen zwischen einer motorischen Aufgabe und visuellen Verarbeitungsprozessen genauer spezifiziert werden. Die aus neuroanatomischer Perspektive interessante Frage ist, wo im Gehirn die behavioral beobachtete Interferenz zwischen Handlung und visueller Wahrnehmung stattfindet (siehe Kap. 6). Da auf Verhaltensebene Leistungseinbußen in der visuellen Aufgabe zu beobachten sind, müssen die neuronalen Aktivierungen in den Hirnarealen, die am visuellen Encodierprozeß beteiligt sind, genauer betrachtet werden. Cortexareale, die an der visuellen Encodierung beteiligt sind, sollten eine modulierte hämodynamische Antwort zeigen, wenn gleichzeitig eine motorische Reaktion vorbereitet wird, im Vergleich zu den Durchgängen, in denen keine motorische Reaktion ausgeführt werden muss.

Für diese Fragestellung wurde die von Müsseler und Wühr (2002) verwendete Aufgabe zur Untersuchung eines handlungsinduzierten *Blindness*-Effektes (AIB-Effekt) modifiziert und den Rahmenbedingungen eines fMRT-Experiments angepasst. Die Probanden bekamen eine Doppelaufgabe, bei der der erste Teil eine GO-NOGO-Aufgabe war und der zweite eine visuelle Identifikationsaufgabe. Durch die GO-NOGO-Aufgabe konnte die visuelle Verarbeitung mit und ohne vorhergehende motorische Reaktion verglichen werden.

7.2 Methode

7.2.1 Probanden

An dem Experiment nahmen 17 neurologisch und psychiatrisch gesunde Probanden teil (davon sechs Frauen), die zum Zeitpunkt der Messung keine Medikamente nahmen. Alle Probanden waren Rechtshänder (Oldfield, 1971) und hatten einen normalen oder korrigierten Visus und ein normales Hörvermögen. Der Datensatz eines Probanden wurde aufgrund von nicht-korrigierbaren Bewegungsartefakten ausgeschlossen. Die Probanden waren 21 bis 32 Jahre alt, das mittlere Alter lag bei 25 Jahren.

Alle Teilnehmer wurden gemäß der üblichen klinischen Richtlinien über die Risiken und Gefahren der fMRT aufgeklärt und gaben ihr schriftliches Einverständis zu dieser Untersuchung. Die Probanden bekamen ein Entgelt von 8 Euro pro Stunde.

7.2.2 Design

Es wurde ein PRP-ähnliches Doppelaufgaben-Paradigma verwendet, das aus einer von Müsseler und Wühr (2002) benutzten Aufgabe abgeleitet war. Die erste, motorische Aufgabe (S1-R1) diente der Variation der Handlungsvorbereitung und -ausführung (GO-NOGO-Aufgabe). Bei der zweiten Aufgabe (S2-R2) handelte es sich um eine visuelle Identifikationsaufgabe, die in allen experimentellen *Trials* gleich war, unabhängig davon, ob eine GO- oder NOGO-Bedingung vorausging (als Trial wird hier ein Durchgang der Doppelaufgabe bezeichnet, bestehend aus motorischer und visueller Aufgabe). Die Probanden wurden instruiert, bei Vorliegen eines GO-Trials so schnell wie möglich auf die erste Aufgabe zu reagieren. In der visuellen Aufgabe wurden die Probanden dagegen instruiert, nicht vor einem bestimmten Antwortsignal zu reagieren, um zeitdruckbedingte Fehler und eine Interferenz zweier motorischer Reaktionen auszuschließen.

Der zeitliche Abstand zwischen S1 und S2 wurde in drei unterschiedlichen SOAs variiert. Somit wurde ein 2 (GO-NOGO) x 3 (verschiedene SOAs) Design mit Messwiederholung verwendet. Die Fehlerraten in der visuellen Aufgabe und das fMRT-Signal bildeten die

abhängigen Variablen. Zusätzlich wurden die Reaktionszeiten auf GO-Signale erfaßt, um die zeitliche Überlappung der Prozesse beider Aufgaben besser beurteilen zu können.

Modi£kation der Aufgabe zur Untersuchung des handlungsinduzierten *Blindness*-Effekts
Das zentrale Anliegen der Anpassungen des Paradigmas bestand in der Vermeidung zu vieler visueller Stimulationen, damit das durch S2 ausgelöste BOLD-Signal möglichst wenig durch weitere visuelle Stimuli beein¤usst wird. Huettel und McCarthy (2000) haben gezeigt, dass die Präsentation zweier kurz aufeinander folgender visueller Stimuli (1 sec SOA) zu einer Reduktion der BOLD-Signal-Amplitude führt. Aus diesem Grund wurde in Experiment 1 eine andere Art der Maskierung benutzt: wie in Abschnitt 7.2.3 beschrieben wird, wurde ein *onset masking* (Enns & Di Lollo, 2000) anstelle eines *backward masking* benutzt. Des weiteren wurde ein auditorisches Signal für die motorische Aufgabe (S1) verwendet anstatt eines visuellen. Da bei dieser Aufgabe der entscheidende Punkt war, dass die Probanden entweder eine motorische Reaktion vorbereiten und ausführen oder diese Handlungsvorbereitung unterbleibt, war die Modalität, in der S1 präsentiert wurde, zweitrangig. Zur Beurteilung der Pfeilrichtung mussten die Probanden bei Müsseler und Wühr mit einem Mausklick auf ein visuell präsentiertes ”R” oder ”L” reagieren. Anstelle dieser Abfrage wurde in Experiment 1 ein weißes Rauschen als akustisches Antwortsignal verwendet, das die Probanden vor der Ausführung von R2 abwarten sollten.

Wie in Kap. 2.3 bereits beschrieben, wurde in den Experimenten dieser Arbeit als Reaktion auf den visuellen Stimulus (R2) ein Tastendruck auf der Antwortbox verwendet, anstelle eines Mausklicks bei Müsseler und Wühr (2002). Änderungen im Zeitverlauf bestanden darin, dass die Trials im Durchschnitt alle sechs Sekunden präsentiert wurden, und dass außerdem Nullevents, also Trials denen die Probanden keine Aufgabe bearbeiten mussten, pseudo-randomisiert eingestreut wurden.

7.2.3 Stimulusmaterial und Aufgabe

Der Ablauf von GO- und NOGO-Trials ist in Abbildung 7.1 dargestellt. Die SOA zwischen motorischer (S1) und visueller (S2) Aufgabe betrug 200, 400 oder 1000 ms. Die SOA von 1000 ms diente in den Experimenten von Müsseler und Wühr (2002) als Kontrollbedingung, da es in diesem Fall keine zeitliche Überlappung von motorischer Reaktion der ersten Aufgabe (R1) und visuellem Stimulus (S2) gab.

Die Probanden antworteten auf beide Aufgaben über eine Tastbox, auf der sich drei horizontal angeordnete Tasten für die motorische Aufgabe und zwei vertikal angeordnete Tasten für die visuelle Aufgabe befanden.

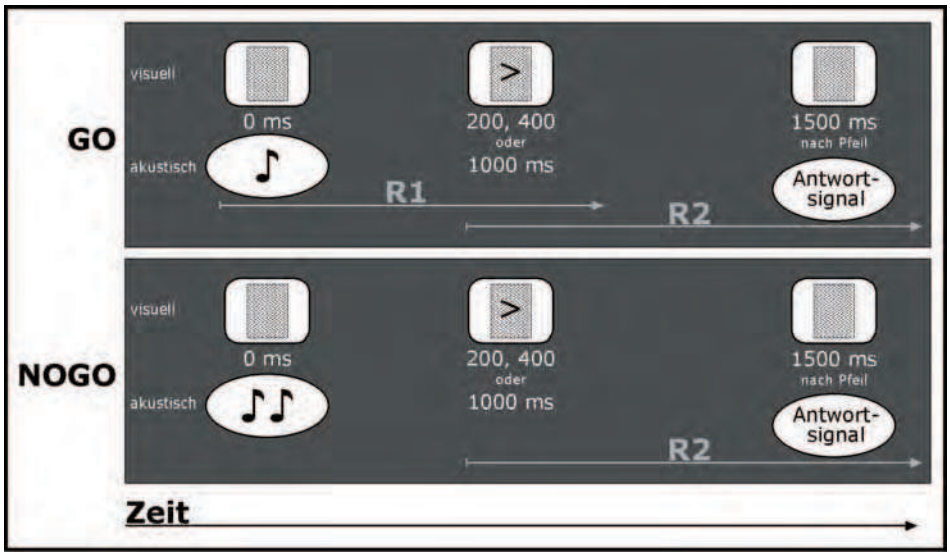

Abbildung 7.1: *Aufgabenablauf der fMRT-Experimente. Ein akustisches Signal zeigt an, ob eine motorische Reaktion ausgeführt werden soll oder nicht (GO-NOGO) und – im Falle von GO-Trials – welche von zwei möglichen Reaktionen gefordert ist. In der visuellen Aufgabe sollten die Probanden die Richtung eines Pfeils identifizieren. Drei verschiedene SOAs sorgten für ein unterschiedliches Ausmaß an zeitlicher Überlappung zwischen motorischer und visueller Aufgabe.*

Motorische Aufgabe: Diese GO-NOGO-Aufgabe (S1-R1-Aufgabe) war eine 2 x 2 Wahlreaktionsaufgabe. Es gab zwei GO- und zwei NOGO- Signale (S1), die durch insgesamt vier verschiedene Sinustöne repräsentiert wurden. Dazu wurden zwei niedrigfrequente Töne von 400 Hz (ein langer, einzelner Ton und zwei kurze, schnell aufeinander folgende Töne) und zwei hochfrequente Töne (einzeln und doppelt) von 1000 Hz verwendet. Einzelne Töne dauerten 70 ms und signalisierten eine GO-Bedingung. Die Doppeltöne bestanden aus zwei Tönen von jeweils 10 ms mit einem Interstimulus-Intervall von 50 ms, so dass die Präsentationszeit der Doppeltöne insgesamt genauso lang war wie die der einzelnen Töne. Die Doppeltöne signalisierten eine NOGO-Bedingung.

Die Probanden reagierten auf die motorische Aufgabe mit drei Fingern der rechten Hand (R1). Ein einfacher hoher Ton erforderte eine Reaktion mit dem Mittelfinger, ein einfacher tiefer Ton erforderte eine gleichzeitige Reaktion mit Zeige- und Ringfinger.

Visuelle Identifikationsaufgabe: Die visuellen Stimuli (S2) bestanden aus schwarzen, nach rechts oder links zeigenden Pfeilspitzen, die auf einem Hintergrundbild präsentiert wurden. Das Hintergrundbild wurde als visuelle Maske benutzt und bestand aus zufällig angeordneten kurzen Linien, die dieselbe Orientierung hatten wie die Elemente der Pfeile. Es wurde ein *onset masking* (Enns & Di Lollo, 2000) verwendet. Während bei der Methode des *backward masking* die Maske nach dem Stimulus präsentiert wird, erscheinen beim *onset masking* Stimulus und Maske gleichzeitig oder die Maske bleibt während des gesamten Trials auf dem Bildschirm. Die in diesem Experiment verwendete Maske wurde kontinuierlich während des gesamten experimentellen Durchgangs präsentiert. Um den Maskierungseffekt noch zu verstärken wurden gleichzeitg mit dem Pfeil zusätzliche kurze schwarze Linien (Distraktoren), die dieselbe Dicke und Orientierung hatten wie die Linien des Pfeils, auf der Hintergrundmaske präsentiert. Diese Distraktoren waren zufällig um den Stimulus herum angeordnet. Die Maske war 3,7 cm x 2,3 cm groß, was bei einem simulierten Abstand zum Bildschirm von ca. 100 cm (siehe Kap. 5.3) einem Sehwinkel von 2,12° Höhe und 1,32° Breite entspricht. Die Pfeilspitzen hatten eine Ausdehnung von 0,86° (Höhe) x 0,29° (Breite). Alle visuellen Stimuli wurden zentral in der Bildschirmmitte präsentiert.

Die Präsentationsdauer der Pfeile war abhängig von der individuellen Wahrnehmungsleistung der Probanden. Die Stimuli wurden mindestens 17 ms und maximal 306 ms präsentiert. Nach jedem Trial wurde der Prozentsatz der richtig erkannten Pfeile berechnet. Bei mehr als 85% richtig erkannten Stimuli wurde die Präsentationszeit um 17 ms reduziert, wenn der Proband weniger als 65% der Pfeile richtig beurteilt hatte, wurde die Präsentationszeit um 17 ms erhöht. Die mittlere Präsentationszeit, gemittelt über alle Probanden, lag bei 177 ms (SD: 94 ms).

Die Probanden reagierten auf die visuelle Aufgabe mit Daumen und Zeigefinger der linken Hand. Die Tasten für die Pfeilrichtungen waren vertikal angeordnet. Die Reiz-Reaktionszuordnung war zwischen den Probanden ausbalanciert. Die Hälfte der Probanden reagierte auf einen nach rechts zeigenden Pfeil mit dem Daumen und auf einen nach links zeigenden Pfeil mit dem Zeigefinger, bei den anderen Probanden war die Zuordnung umgekehrt. Die Personen reagierten nicht unmittelbar auf den Stimulus, sondern warteten auf ein Antwortsignal (weißes Rauschen), das 1500 ms nach der Pfeilpräsentation ertönte.

7.2.4 Versuchsdurchführung

Experiment 1 bestand aus zwei Durchgängen mit jeweils 150 Trials. Von den insgesamt 300 Trials waren 240 pseudo-randomisierte Experimentaltrials (50% GO- und 50% NOGO-Trials,

zu gleichen Anteilen kurze, mittlere und lange SOAs) und 60 Trials waren Nullevents[1]. Trials wurden im Mittel alle 6 s präsentiert.

Um die Abtastrate des BOLD-Signals zu erhöhen, wurde der Trialbeginn relativ zum MR-Puls variiert (*oversampling*, Miezin et al., 2000). Trials starteten 0, 400, 800, 1200 oder 1500 ms nach Bildaufnahmebeginn.

7.2.5 FMRT-Datenaufzeichnung

Die fMRT-Datenaufzeichnung verlief wie in Abschnitt 5.3 beschrieben. Hier werden nur kurz die für dieses Experiment spezifischen Parameter dargestellt. Es wurden 14 Schichten mit axialer Schichtführung gemessen (19,2 cm FOV[2], 64 x 64 Matrix, 5 mm Schichtdicke, 1 mm Abstand zwischen den Schichten). Aus der Schichtdicke und einer Auflösung von 3 x 3 mm^2 in der XY-Ebene ergibt sich eine effektive Voxelgröße von 54 mm^3 (3 x 3 x 6 mm^3). Insgesamt wurden zwei funktionelle Durchgänge (*runs*) gemessen, wobei in jedem Durchgang Daten zu 453 verschiedenen Zeitpunkten aufgenommen wurden.

Vor der Erhebung der funktionellen Daten wurden 14 korrespondierende Schichten mit MDEFT-Sequenz zur Darstellung der Anatomie und 14 EPI-T_1 gewichtete Schichten (256 x 256 Matrix; TR = 1,3 sec; TE = 10 ms) aufgenommen.

7.2.6 Datenauswertung

Die fMRT-Datenauswertung erfolgte wie in Kapitel 5.4 beschrieben. Es gingen nur die Trials in die Analyse ein, in denen die Probanden die motorische Aufgabe richtig gelöst hatten. Da in 13,7% der Trials eine falsche R1-Reaktion erfolgte, wurden die verbleibenden 86,3% der Trials ausgewertet.

Zur Darstellung, welche Hirnareale an der Bearbeitung der Aufgabe beteiligt sind, wurden die Aktivierungen aller Experimentaltrials gegen Nullevents kontrastiert. Der relevante Kontrast, um den Einfluss der Handlungsvorbereitung auf die visuelle Wahrnehmung darzustellen, bestand in einem Vergleich von Aktivierungen in GO- und NOGO-Trials.

Von den Verhaltensdaten waren die Fehlerraten in der visuellen Identifikationsaufgabe von zentralem Interesse. Die Auswertung von Fehlerraten erlaubt – im Gegensatz zu der Interpretation von Reaktionszeiten – eine Beurteilung der tatsächlichen perzeptiven Leistungen und

---

[1] Während der Nullevents, die 6 sec dauerten, blieb lediglich die visuelle Maske auf dem Bildschirm. Die Probanden mussten keine Aufgabe bearbeiten. Nullevents waren zufällig zwischen den Experimentaltrials eingestreut. Es folgten nicht mehr als zwei Nullevents direkt aufeinander.

[2] FOV (field of view): Kantenlänge der gemessenen Schichten.

schließt den Einfluss von motorischen Entscheidungs- und Vorbereitungsprozessen weitgehend aus.

7.3 Ergebnisse

7.3.1 Behaviorale Ergebnisse

Da der Einfluss der Handlungsvorbereitung auf die visuelle Identifikationsleistung genauer untersucht werden sollte, waren die Leistungen der Probanden in der Identifikationsaufgabe (S2-R2) in Abhängigkeit von GO- oder NOGO-Trials von zentralem Interesse (Abb. 7.2).

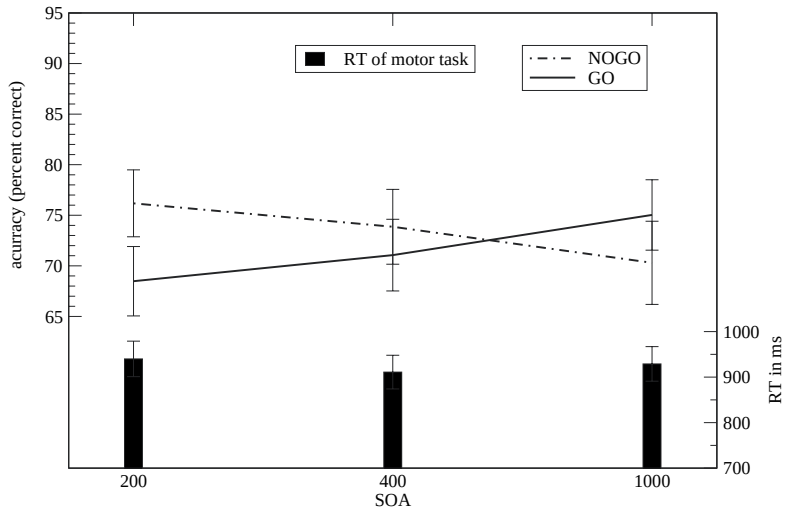

Abbildung 7.2: *Mittlere Identifikationsleistung und Standardfehler in der visuellen Wahrnehmungsaufgabe, getrennt nach SOAs und GO-/NOGO-Bedingung. Zusätzlich sind die Reaktionszeiten und Standardfehler (SEM) in der motorischen Aufgabe als Balken abgetragen.*

Eine ANOVA mit Meßwiederholung ergab eine signifikante Interaktion von Trial-Typ (GO/NOGO) und SOA, F(2, 14) = 12,7, p = 0,001. *T*-Tests für abhängige Stichproben zeigten, dass die Identifikationsleistung mit einem SOA von 200 ms in GO-Trials stärker beeinträchtigt war als in NOGO-Trials, t(15) = 4,3, p = 0,001. Im Gegensatz dazu war die Identifikationsleistung

mit einer SOA von 1000 ms in GO-Trials etwas besser als in NOGO-Trials, t(15) = -2,2, p = 0,041. Das könnte bedeuten, dass sich die visuelle Verarbeitung direkt nach der Ausführung einer motorischen Reaktion verbessert. Da dieser Effekt aber nur schwach ausgeprägt ist und Müsseler und Wühr (2002) keine vergleichbaren Ergebnisse gefunden haben, sollte der Effekt nur mit Vorsicht interpretiert werden. Es gab keinen signifikanten Haupteffekt für den Faktor Trial-Typ und für den Faktor SOA ($p \geq 0{,}25$).

Die mittleren Reaktionszeiten in GO-Trials der motorischen Aufgabe (S1-R1) lagen bei 940 ms mit einer 200-ms-SOA, 911 ms mit einer 400-ms-SOA und 929 ms mit einer 1000-ms-SOA. Daraus ergab sich ein signifikanter Unterschied zwischen den SOAs, F(2, 14) = 8,4, $p \leq 0{,}004$. Ein post-hoc t-Test zeigte, dass dieser Unterschied vor allem auf den unterschiedlichen Reaktionszeiten in Trials mit einer 200-ms-SOA und denen mit 400-ms-SOA beruht, t(15) = 2,9, p = 0,010. Die Reaktionszeiten der Probanden in der visuellen Aufgabe war irrelevant, da die Probanden instruiert waren, ein Antwortsignal abzuwarten, dass erst 1500 ms nach S2 präsentiert wurde.

7.3.2 FMRT-Ergebnisse

Aufgabenrelevante Hirnareale

Um alle an der Verarbeitung der Doppelaufgabe beteiligten Hirnareale zu identifizieren, wurden alle Experimental-Trials zusammen gegen Nullevents kontrastiert. Die Ausführung beider Aufgaben (motorisch und visuell) führte zu Aktivierungen im motorischen, prämotorischen und somatosensorischen Cortex. Zusätzlich waren der Gyrus frontalis medius (GFM), der anteriore insuläre Cortex, der superiore parietale Cortex (lateral und medial), der linke posteriore Gyrus cinguli, die temporo-parietale Übergangsregion, der rechte Sulcus temporalis superior, der linke Sulcus lateralis, der linke Thalamus und das Cerebellum aktiviert (Tabelle 7.1).

Um zu vergleichen, welche Netzwerke von Hirnarealen an GO- und NOGO-Trials beteiligt sind, wurde jeder Trial-Typ jeweils gegen Nullevents kontrastiert (GO vs Nullevents und NOGO vs. Nullevents). Dabei wurde über alle SOAs gemittelt (Abbildung 7.3).

In GO-Trials zeigten sich vor allem ausgeprägtere Aktivierungen in motorischen Arealen, im GFM, entlang der frontomedianen Wand (besonders im Gyrus cinguli und im Sulcus corporis callosi), im Cerebellum, in den Colliculi superior und im Thalamus. Insgesamt waren in GO- und NOGO-Trials aber dieselben oder sehr ähnliche Netzwerke aktiviert.

Vergleich von GO- und NOGO-Trials

Der Hauptkontrast, der die Unterschiede in den Aktivierungen zwischen GO- und NOGO-Trials bei einer SOA von 200 ms zeigt (GO vs. NOGO), ist in Abbildung 7.4 dargestellt. Die

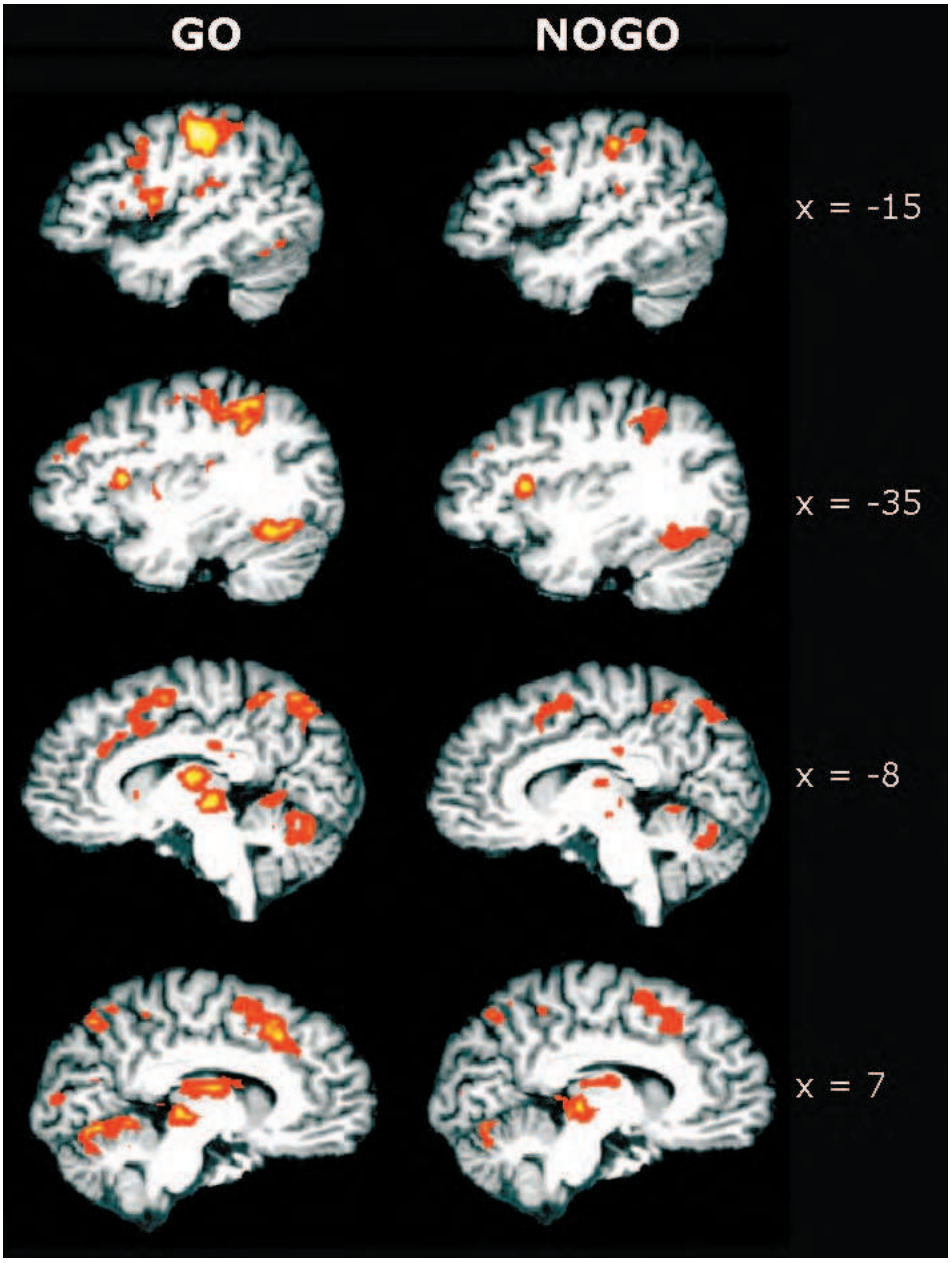

Abbildung 7.3: *Alle GO- und NOGO-Trials jeweils gegen Nullevents kontrastiert und gemittelt über alle Probanden.*

Tabelle 7.1: *Talairach-Koordinaten, z-Wert der lokalen Maxima und Volumen der aktivierten Regionen für den Kontrast Experimental-Trials vs. Nullevents (nur z-Werte $> 4{,}5$ und Aktivierungen ≥ 216 mm^3 (vier Voxel) sind aufgeführt). GFM = Gyrus frontalis medius, PMC = prämotorischer Cortex, SMA = supplementär motorisches Areal.*

Gesamte Aufgabe vs. Nullevents				**Talairach-Koordinaten**		
Hirnregion		*mm^3*	*z-Max.*	x	y	z
GFM	R	412	5,14	34	35	30
GFM	L	253	4,88	-35	32	32
PMC	L	3223	5,75	-41	2	41
SMA/prä-SMA	R	11014	6,27	1	8	50
anteriore Insel	L	2936	6,02	-35	14	12
anteriore Insel	R	592	5,18	37	14	6
Gyri breves insulae	L	673	5,20	-41	-4	6
Planum temporale	R	13274	5,98	55	-22	12
sup. parietaler Cortex (lateral und medial)	R	11855	6,28	40	-37	41
sup. parietaler Cortex (lateral und medial)	L	11323	6,05	-44	-32	46
posteriorer Gyrus cinguli	L	414	5,68	-5	-28	30
Sulcus lateralis	L	697	5,11	-56	-37	27
Sulcus temporalis superior	R	270	5,28	55	-58	15
Thalamus	L	7389	5,88	-11	-16	12
Cerebellum	R	11836	5,62	26	-73	-9

zugehörigen Talairach-Koordinaten sind in Tabelle 7.2 aufgeführt. Aufgrund der Verhaltensdaten war bei einer SOA von 200 ms der größte Einfluss der Handlungsvorbereitung auf die visuelle Wahrnehmung zu erwarten. Dagegen wurde bei einer langen SOA von 1000 ms kaum noch ein Einfluss erwartet, da in diesen Trials R1 meistens schon abgeschlossen war, wenn S2 präsentiert wurde. Bei langen SOAs gab es also keine zeitliche Überlappung zwischen den Aufgaben.

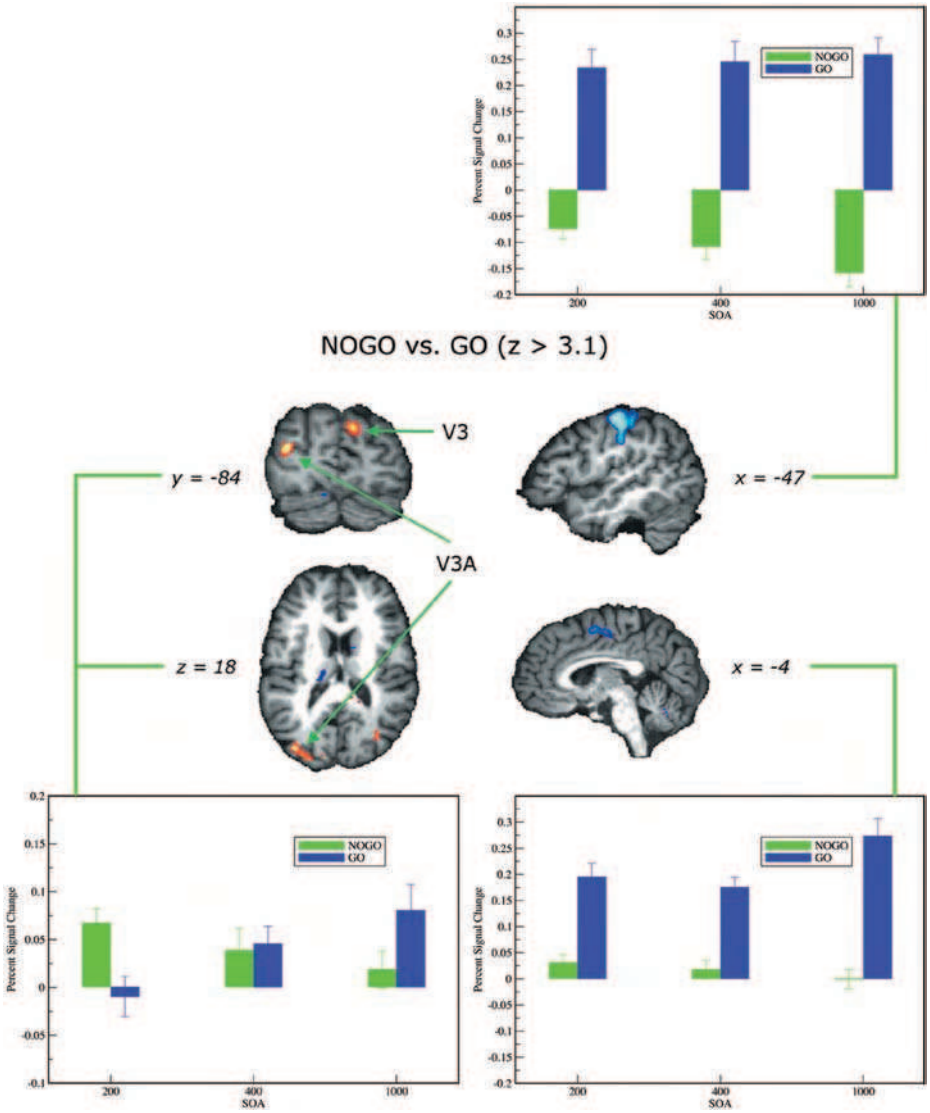

Abbildung 7.4: *NOGO vs. GO-Kontrast (200-ms-SOA), gemittelt über alle Probanden (z-Werte > 3,1). NOGO-Aktivierungen (NOGO > GO) sind rot gekennzeichnet, GO-Aktivierungen (GO > NOGO) sind blau dargestellt. Zusätzlich sind die mittleren BOLD-Signaländerungen aus den Voxeln mit den größten GO-NOGO-Unterschieden abgebildet.*

Tabelle 7.2: *Talairach-Koordinaten, z-Wert der lokalen Maxima und Volumen der aktivierten Regionen für den Kontrast NOGO vs. GO mit einer SOA von 200 ms (aufgeführt sind nur z-Werte $>$ 3,1 und Aktivierungen $\geq$ 108 mm^3 (zwei Voxel)). SOT = Sulcus occipitalis transversus, FEF = frontale Augenfelder, MI = primär motorischer Cortex, SMA = supplementär motorisches Areal.*

NOGO vs. GO			**Talairach-Koordinaten**			
Hirnregion		*mm^3*	*z-Max.*	x	y	z
NOGO $>$ GO						
SOT	L	649	4,13	-37	-85	18
SOT	R	121	3,65	31	-75	18
Cuneus	R	237	3,82	7	-85	32
GO $>$ NOGO						
S. centralis, G. postcentralis, FEF	L	9964	-4,94	-49	-22	53
MI[1]	L		-4,51	-37	-22	52
FEF[1]	L		-4,59	-25	-7	47
S. postcentralis	R	110	-3,54	37	-34	47
SMA proper	L	1000	-4,06	-4	-1	50
Thalamus	L	475	-4,08	-13	-19	12
Cerebellum	R	4875	-5,57	19	-55	-15

[1]*Die z-Maxima der Areale MI und FEF be£nden sich innerhalb der großen Aktivierung, die sich über den Sulcus centralis, den Gyrus postcentralis und die frontalen Augenfelder erstreckt. Deshalb wird hier kein eigenes Volumen angegeben.*

GO- versus NOGO-Trials bei kurzer SOA (200 ms):

- *NOGO-Aktivierungen:* Stärkere NOGO-Aktivierungen, im Vergleich zu GO-Trials, zeigten sich im Sulcus occipitalis transversus (SOT) bilateral und im rechten Cuneus. Obwohl einige interindividuelle Differenzen in der Lokalisation der visuellen Areale V3 und V3A beschrieben sind, berichten Tootell et al. (Tootell et al., 1997), dass sich V3A bei den meisten Personen an der Kreuzung des SOT und des Sulcus intraoccipitalis (SIO) be£ndet. Daher kann davon ausgegangen werden, dass die in diesem Experiment gefun-

dene SOT-Aktivierung wahrscheinlich auf einen GO-NOGO-Aktivierungsunterschied in V3A zurückzuführen ist. Die NOGO-Aktivierung im rechten Cuneus ist im medialen Teil von V3 gelegen (eine Übersicht über die Lokalisation extrastriärer Hirnareale findet sich bei Zeki, 2003b). Sowohl V3 als auch V3A sind kontrast- und orientierungssensitive visuelle Areale (Tootell et al., 1997).

NOGO-Aktivierungen aus diesem Kontrast können andersherum auch als Reduktion der Aktivierung in GO-Trials ausgedrückt werden, da es sich um signifikante Aktivierungsunterschiede zwischen der GO- und der NOGO-Bedingung handelt, wobei die GO-Bedingung in diesen Arealen zu einer geringeren Aktivierung führt als die NOGO-Bedingung.

- *GO-Aktivierungen:* GO-Trial Aktivierungen fanden sich erwartungsgemäß in Arealen, die an der Handlungsvorbereitung und -ausführung beteiligt sind. Dazu gehörten der primäre Motorcortex (MI), das supplementär-motorische Areal (SMA proper), thalamische und cerebelläre Regionen. Die linkshemisphärische SMA-Aktivierung lag in der Arm-Region des SMA proper (Picard & Strick, 1996). Von dort aus gibt es direkte Projektionen zum primären Motorcortex und zum Rückenmark. Zusätzlich fanden sich GO-Trial-bedingte Aktivierungen in somatosensorischen Arealen (SI/SII links, Sulcus postcentralis rechts) und im linken frontalen Augenfeld (*frontal eye field*, FEF). Aktivierungen im rechten sensomotorischen Cortex zeigten sich in diesem Kontrast erwartungsgemäß nicht, da eine Reaktion mit der linken Hand (Reaktion auf die visuelle Aufgabe) in jedem Trial erforderlich war, unabhängig von der GO- oder NOGO-Bedingung. Deshalb gab es dort keine Aktivierung, die in einer Bedingung stärker war als in der anderen.

- *ROI-Analysen:* In ROI-Analysen wurde das BOLD-Signal der Voxel mit dem höchsten z-Wert aus der Region des rechten und linken SOT (V3A) genauer betrachtet. Das gefilterte Rohsignal wurde über alle Trials desselben Typs gemittelt, getrennt nach SOAs. Es zeigte sich eine reduzierte Signaländerung in GO-Trials verglichen mit NOGO-Trials (Abb. 7.5) bei der 200-ms-SOA. Das Muster der Signaländerungen der einzelnen Bedingungen spiegelt die Interaktion aus den Verhaltensdaten zwischen GO/NOGO und SOA wider. Im Vergleich mit dem Rohsignal anderer Hirnregionen (z.B. SMA; siehe Abb. 7.5) zeigte sich, dass dieses Muster spezifisch für die aktivierten extrastriären Hirnareale ist und sich in motorischen Regionen nicht zeigt. Erwartungsgemäß führten in motorischen Hirnarealen nur die GO-Trials zu hohen Amplituden in der Signaländerung, unabhängig von der SOA.

Die bisherigen Daten-Analysen haben gezeigt, dass sich eine handlungsinduzierte Modulation des BOLD-Signals in extrastriären Hirnarealen *auswirkt*. Über einen Ort, an dem die

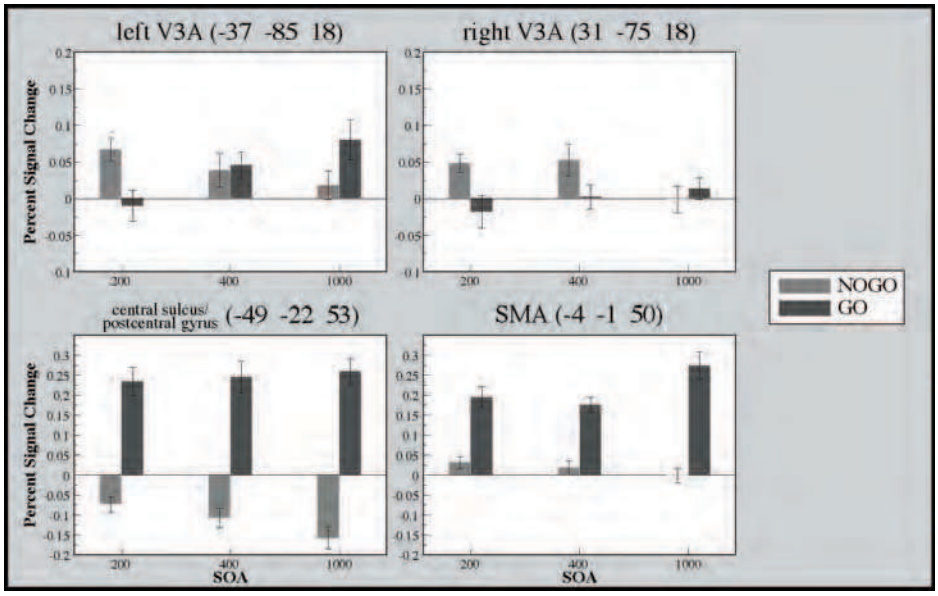

Abbildung 7.5: *Mittlere BOLD-Signaländerung in Prozent (gemittelt über den Zeitraum von 3 bis 8 sec nach S1-Präsentation) im visuellen Areal V3A, im somatosensorischen Areal SI und im SMA. Das Rohsignal stammt aus den Voxeln mit den größten z-Werten im GO-NOGO-Kontrast. Der SOT war in NOGO-Trials bei einer SOA von 200 ms stärker aktiviert als in GO-Trials. Die Aktivierungen in der Region des Sulcus centralis/Gyrus postcentralis und des SMA zeigten eine größere Signaländerung in GO-Trials, unabhängig von der SOA.*

motorischen und visuellen Prozesse direkt interferieren, der sozusagen den Modulator darstellt, kann hier nur posthoc spekuliert werden. Falls ein solches Hirnareal existiert – und es sich nicht um zwei größere Netzwerke handelt, die sich gegenseitig beeinflussen –, würde man erwarten, dass dieses Areal in NOGO-Trials aktiviert ist, da es an der visuellen Analyse beteiligt sein müsste. Es sollte aber in GO-Trials viel stärker aktiviert sein, da es auch an motorischen Prozessen beteiligt sein müsste. In GO-Trials würde ein solches „Modulator"-Areal also zweimal kurz nacheinander (von der motorischen *und* der visuellen Aufgabe) aktiviert werden, was zu einer deutlich größeren Signaländerung führen sollte als in NOGO-Trials. Außerdem sollte das modulierende Areal möglichst direkt mit den extrastriären Arealen verbunden sein, in denen sich die Modulation auswirkt.

Diese Kriterien treffen auf das linkshemisphärische FEF-Areal zu. Deshalb wurde posthoc eine ROI-Analyse dieser Hirnregion durchgeführt. Die Ergebnisse sind in Abbildung 7.6 dargestellt.

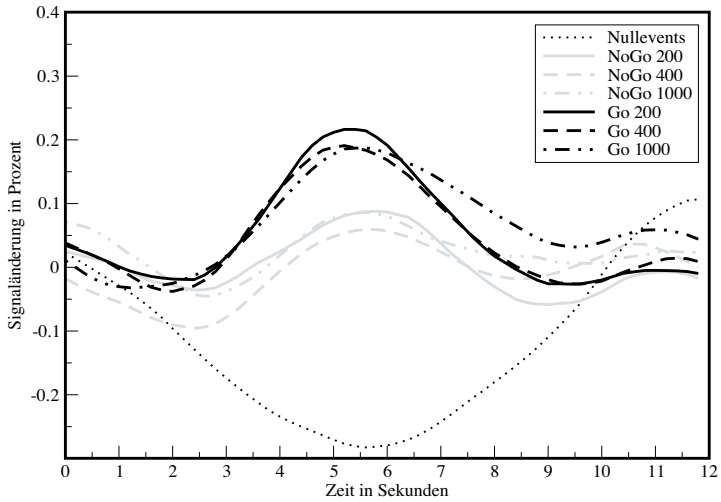

Abbildung 7.6: *BOLD-Signaländerung in Prozent in dem Voxel der FEF, das den größten Aktivierungsunterschied zwischen GO- und NOGO-Trials bei einer SOA von 200 ms aufwies. Dargestellt sind die Zeitverläufe des BOLD-Signals getrennt nach Trial-Typ und SOA. Während der Nullevents zeigt sich ein deutlicher Signalabfall in diesem Voxel. In NOGO-Trials ist dieses Areal stärker aktiviert als in Nullevents, aber signifikant weniger als in GO-Trials.*

GO- versus NOGO-Trials bei längeren SOAs: Der Kontrast von GO- gegen NOGO-Trials mit einer SOA von 400 oder 1000 ms zeigte keine GO-bedingte Reduktion des BOLD-Signals, sondern nur GO-Trial-Aktivierungen in denselben Hirnarealen, die auch bei kurzer SOA aktiviert waren.

Schlussfolgerung aus den fMRT-Daten: Zusammengefasst zeigen die Ergebnisse des ersten Experiments, dass die Handlungsvorbereitung in GO-Trials – im Vergleich zu NOGO-Trials, in denen nur die visuelle Aufgabe bearbeitet werden musste – mit einem reduzierten BOLD-Signal in den extrastriären visuellen Arealen V3A und V3 einhergeht.

7.4 Diskussion

Sowohl die Verhaltensdaten als auch die Ergebnisse der ROI-Analysen zeigen, dass die Fähigkeit, einen Pfeil zu identifizieren, dann stärker beeinträchtigt ist, wenn gleichzeitig eine Handlung ausgewählt und vorbereitet werden muss (handlungsinduzierter *Blindness*-Effekt). Diese Interferenz zwischen Handlungsvorbereitung und visuellem Identifikationsprozess spiegelt sich in den extrastriären Arealen V3 und V3A als BOLD-Signal-Reduktion in GO-Bedingungen wider. Da die visuelle Aufgabe in GO- und NOGO-Trials gleich war, kann die beobachtete BOLD-Modulation in V3/V3A in GO-Trials nur auf den zusätzlichen Prozess der Handlungsvorbereitung zurückgeführt werden. Weil die BOLD-Modulation bei einer SOA von 200 ms am ausgeprägtesten war und weniger deutlich in den anderen SOA-Bedingungen, kann gefolgert werden, dass eher der Prozess der *Handlungsvorbereitung* als die *Ausführung einer Handlung* die Beeinträchtigung in der visuellen Wahrnehmung verursachen. Die mittleren Reaktionszeiten (R1) in der 200-ms-SOA-Bedingung lagen bei 940 ms. Das bedeutet, dass der Pfeil (S2) im Mittel 740 ms vor der Ausführung von R1 präsentiert wurde.

Insgesamt bestärken die fMRT-Daten die Hypothese einer *top-down*-Modulation von extrastriären Arealen durch den Prozess der Handlungsvorbereitung (siehe Kap.6). Die Alternativhypothese, dass die Interferenz ausschließlich in höheren, integrativen Hirnarealen stattfindet, die sowohl für die Handlungsvorbereitung als auch für höhere Stufen der visuellen Encodierung zuständig sind, konnte nicht bestätigt werden. Da V3 und V3A selbst nicht an der Handlungsvorbereitung beteiligt sind, ist eine Modulation der Aktivierung über Rückprojektionen aus weiter frontal oder parietal gelegenen Arealen wahrscheinlich. Die Ergebnisse aus Experiment 1 schließen nicht aus, dass eine Kombination beider Hypothesen, also eine Interferenz in integrativen Arealen, die sich über Rückprojektionen auf extrastriäre Areale auswirkt, zutreffend ist. Wenn man annimmt, dass eine Interferenz in integrativen Arealen dort zu mehr Aktivität führt, kommen in diesem Experiment als Interferenzort die Areale in Frage, die in GO-Trials eine größere Signaländerung zeigen, in NOGO-Trials aber auch aktiviert sind. Die ROI-Analyse der FEFs weist darauf hin, dass dieses Areal als Interferenzort in Betracht kommt.

In Experiment 1 konnte ausserdem die Hypothese bestätigt werden, dass sich die Modulation des BOLD-Signals im visuellen System zwischen den verschieden langen SOAs unterscheidet. Eine Modulation in extrastriären Arealen wurde ausschließlich bei einer kurzen SOA von 200 ms gefunden.

Dass die BOLD-Modulation linkshemisphärisch ausgeprägter war als rechtshemisphärisch kann möglicherweise auf die Art der visuellen Stimuli zurückgeführt werden. In der linken Hemisphäre werden vor allem lokale Aspekte visueller Stimuli mit hohen Ortsfrequenzen verarbeitet (z.B. Hellige, 1996). Das trifft auf die hier verwendeten Stimuli zu. Ausserdem konn-

ten Müsseler et al. (in press) mit lateralisiert präsentierten Stimuli zeigen, dass der AIB-Effekt nicht spezifisch für eine Hemisphäre ist.

Auch andere Studien haben modulatorische Einflüsse auf extrastriäre Areale gezeigt. Macaluso, Frith und Driver (2000) fanden eine Signalverstärkung im linken Gyrus lingualis bei gleichzeitiger taktiler Stimulation auf der rechten Körperseite. Calvert et al. (1999) berichteten von einer stärkeren V5-Aktivierung, wenn gleichzeitig eine auditorische Sprachverarbeitung stattfand. Derartige Studien liefern Hinweise darauf, dass extrastriäre Areale nicht nur von *bottom-up*-Prozessen beeinflusst werden, sondern auch durch die Aktivität in anderen Hirnarealen, die nicht direkt an der visuellen Encodierung beteiligt sind. Das hier beschriebene fMRT-Experiment zeigt, dass auch der Prozess der Handlungsvorbereitung die Aktivität in extrastriären Arealen modulieren kann.

Aus Experimenten mit Affen ist bekannt, dass das visuelle Areal V3A durch verschiedene kognitive Prozesse (Aufmerksamkeit, Gedächtnis, Antizipation und sakkadische Augenbewegungen) beeinflusst werden kann (Nakamura & Colby, 2000). V3A bekommt viele Afferenzen von V2 und V3 und ist bidirektional mit fronto-parietalen Cortices verbunden.

Um eine *top-down*-Modulation von V3/V3A durch Areale, die an der Handlungsvorbereitung beteiligt sind, zu ermöglichen, könnten Rückprojektionen von anterior gelegenen Regionen zu extrastriären Arealen eine zentrale Rolle spielen. Rückprojektionen wurden bereits von Macaluso, Frith und Driver (Macaluso et al., 2000) für die von ihnen gefundene Modulation im Gyrus lingualis verantwortlich gemacht. Aus Affenstudien ist bekannt, dass sowohl der sensomotorische Cortex und SMA als auch V3A mit den Arealen 7b und 7ip im posterioren parietalen Cortex verbunden sind (Nelson, 2002; Cavada & Goldman-Rakic, 1989a,b). Des weiteren berichten Felleman und Van Essen (1991) von Efferenzen des lateralen Sulcus intraparietalis zu V3 und V3A. Vorausgesetzt, dass diese Verbindungen auch beim Menschen existieren, könnten posterior parietale Areale eine wichtige Umschaltstation zwischen motorischen und visuellen Arealen bilden und somit an einer *top-down*-Modulation der visuellen Verarbeitung beteiligt sein. Alternativ ist vorstellbar, dass motorische und visuelle Prozesse in den FEFs interferieren, die direkt mit V3A verbunden sind.

Kapitel 8

Experiment 2

8.1 Einleitung

Der Einfluss einer Handlungsvorbereitung führte in Experiment 1 zu einer Modulation der extrastriären Areale V3 und V3A. Hieraus ergibt sich die Frage, warum sich die Modulation gerade dort abgebildet hat und nicht in einem anderen extrastriären visuellen Areal. Dazu können verschiedene Hypothesen aufgestellt werden:

Hypothese 5: Die handlungsinduzierte BOLD-Signal-Modulation ist stimulusabhängig. Sie ist ein generelles Phänomen auf der extrastriären visuellen Ebene, das aber jeweils nur in den Hirnregionen beobachtbar ist, die eine relevante Rolle bei der Encodierung der visuellen Stimuli spielen. Diese Hypothese basiert auf der Beobachtung, dass V3/V3A kontrast- und orientierungssensitive Areale sind, und sie deshalb maßgeblich an der Encodierung der maskierten Pfeile beteiligt waren. Alternativ kann man annehmen:

Hypothese 6: Der Ort der Modulation ist arealabhängig, d.h. dass V3/V3A im Allgemeinen sensitiv auf handlungsinduzierte Interferenzen reagieren, unabhängig von ihrer Rolle während der visuellen Encodierung.

Um diese Alternativen genauer zu untersuchen, wurden in Experiment 2 andere visuelle Stimuli verwendet. An Stelle von schwarzen Pfeilen wurden in hier maskierte rote und grüne Ringe präsentiert, wobei die Probanden in der visuellen Aufgabe die Farbe der Ringe identifizieren sollten. Die motorische Aufgabe (GO/NOGO) blieb dieselbe wie in Experiment 1. Falls die handlungsinduzierte BOLD-Modulation stimulusabhängig ist, sollte sich ein GO-NOGO-Unterschied in farbsensitiven Hirnarealen zeigen. Andernfalls sollte sie sich wie in Experiment 1 nur in den Arealen V3/V3A zeigen.

8.2 Methode

8.2.1 Probanden

An Experiment 2 nahmen 18 Probanden teil (davon 11 Männer). Das mittlere Alter der Probanden lag bei 26 Jahren (22-36 Jahre). Alle Probanden waren Rechtshänder (Oldfield, 1971) und hatten einen normalen oder ausreichend korrigierten Visus und ein normales Hörvermögen. Alle Probanden hatten schon an Experiment 1 oder an einem ähnlichen Vorexperiment teilgenommen und waren bereits mit der Art der Aufgabe vertraut.

Die Teilnehmer wurden mit 12 Euro pro Stunde entlohnt. Sie gaben ihr schriftliches Einverständis zu dieser Untersuchung, nachdem sie gemäß der üblichen klinischen Richtlinien über die Risiken und Gefahren der fMRT aufgeklärt worden waren.

8.2.2 Design

Um die Ergebnisse aus beiden fMRT-Experimenten möglichst gut vergleichen zu können, wurde in Experiment 2 eine Doppelaufgabe verwendet, die nur eine leichte Variation der Aufgabe aus Experiment 1 darstellte. Da die Hypothesen zu diesem Experiment darauf abzielten, herauszufinden, welche Rolle die Art des visuellen Stimulusmaterials spielt, wurde hier lediglich die visuelle Aufgabe verändert. Die motorische Aufgabe (S1-R1) blieb dieselbe wie in Kap. 7.2.3 beschrieben. Die Probanden wurden auch hier wieder instruiert, im Falle von GO-Trials so schnell wie möglich zu reagieren. Die visuelle Aufgabe wurde wieder ohne Zeitdruck ausgeführt. Außerdem wurden dieselben SOAs beibehalten.

Es ergab sich also ein 2 (GO-NOGO) x 3 (verschiedene SOAs) Design mit Messwiederholung. Die Fehlerraten in der visuellen Aufgabe und das fMRT-Signal bildeten die abhängigen Variablen. Wie in Experiment 1 wurden zusätzlich die Reaktionszeiten auf GO-Signale erfaßt, um das Ausmaß der zeitlichen Überlappung beider Aufgaben beurteilen zu können.

8.2.3 Stimulusmaterial und Aufgabe

Der Trialablauf blieb im wesentlichen so wie in Abb. 7.1 dargestellt. Die Probanden antworteten auf beide Aufgaben über eine Tastbox, auf der sich drei horizontal angeordnete Tasten für die motorische Aufgabe und zwei vertikal angeordnete Tasten für die visuelle Aufgabe befanden.

Als Stimuli für motorische Aufgabe (S1) wurden dieselben Töne wie in Experiment 1 verwendet (siehe Kap. 7.2.3). Es gab zwei verschiedene NOGO-Signale und zwei unterschiedliche GO-Signale, auf die die Probanden entweder mit dem Mittelfinger oder gleichzeitig mit Zeige- und Ringfinger der rechten Hand reagierten (R1).

Bei den visuellen Stimuli (S2) handelte es sich um rote und grüne Ringe (Durchmesser: 0,74° Sehwinkel bei 100 cm Abstand zum Bildschirm), deren Farbe von den Probanden identifiziert werden sollte. Die Stimuli wurden nach dem Prinzip des *onset masking* maskiert. Als Maske wurden kleine, zufällig angeordnete rote und grüne Quadrate verwendet (Höhe und Breite je 0,97°). Dabei wurden dieselben Farben benutzt, mit denen auch die Stimuli dargestellt wurden. Stimuli und Maske wurden zentral in der Bildschirmmitte präsentiert. Nach demselben Prinzip wie in Experiment 1 wurde auch hier die Präsentationsdauer von S2 an die Wahrnehmungsleistung der Probanden angepasst. Bei mehr als 85% oder weniger als 65% richtig erkannten Stimuli wurde die Präsentationszeit um 17 ms reduziert bzw. erhöht. Die mittlere Präsentationszeit, gemittelt über alle Probanden, betrug 39 ms (SD: 27 ms).

Die Reaktion auf die visuelle Aufgabe (R2) erfolgte mit Daumen und Zeigefinger der linken Hand. Analog zu Experiment 1 waren die Tasten auch hier vertikal angeordnet. Die Hälfte der Probanden reagierte auf einen roten Stimulus mit dem Daumen und auf einen grünen mit dem Zeigefinger, bei der anderen Hälfte der Probanden war die Zuordnung umgekehrt. 1500 ms nach S2-Präsentation ertönte ein weißes Rauschen als Antwortsignal, das die Probanden abwarteten, bevor sie R2 ausführten.

8.2.4 Versuchsdurchführung

Das Experiment bestand aus 288 pseudo-randomisierten Experimentaltrials. Davon waren die Hälfte GO-Trials und die andere Hälfte NOGO-Trials. Der Anteil der Trials mit kurzer SOA (200 ms) wurde auf 50% erhöht, da – abgeleitet aus den Ergebnissen von Experiment 1 – der interessanteste fMRT-Kontrast aus einem Vergleich von GO- und NOGO-Trials mit *kurzer* SOA bestand. Jeweils 25% der Experimentaltrails hatten eine mittlere (400 ms) oder lange (1000 ms) SOA. Zusätzlich zu den Experimentaltrials gab es 72 Nullevents[1] Trials wurden im Mittel alle 5 s präsentiert.

Um die Abtastrate des BOLD-Signals zu erhöhen, wurde der Trialbeginn relativ zum MR-Puls variiert (*oversampling*, Miezin et al., 2000). Trials starteten 0, 330 oder 660 ms nach Bildaufnahmebeginn. Da alle 2 s eine neue Bildaufnahme begann, die Trials aber 5 s dauerten, ergaben sich 3 weitere Stufen der zeitlichen Verschiebung zwischen MR-Puls und Trialbeginn (1000, 1330 oder 1660 ms). So ergab sich insgesamt ein sechsfach-gestuftes *oversampling*.

---

[1]Während der Nullevents, die 5 sec dauerten, änderte sich die visuelle Maske. Die Probanden mussten keine Aufgabe bearbeiten. Nullevents waren zufällig zwischen den Experimentaltrials eingestreut. Es folgten nicht mehr als zwei Nullevents direkt aufeinander.

8.2.5 FMRT-Datenaufzeichnung

Die fMRT-Datenaufzeichnung verlief wie in Abschnitt 5.3 beschrieben. In Experiment 2 wurden 16 Schichten (4 mm Schichtdicke, 1 mm Abstand) mit axialer Schichtführung gemessen (19,2 cm FOV, 64 x 64 Matrix). Daraus ergibt sich eine effektive Voxelgröße von 3 x 3 x 5 mm^3. Zu 900 verschiedenen Zeitpunkten wurden Daten aufgezeichnet. Alle Daten wurden innerhalb eines funktionellen Durchlaufs erhoben. Vor der Erhebung der funktionellen Daten wurden 16 korrespondierende anatomische MDEFT und EPI-T_1 gewichtete Schichten (256 x 256 Matrix; TR = 1,3 sec; TE = 10 ms) aufgenommen.

8.2.6 Datenauswertung

Die fMRT-Datenauswertung erfolgte wie in Kapitel 5.4 beschrieben. Es gingen nur die Trials in die Analyse ein, in denen die Probanden die motorische Aufgabe richtig gelöst hatten. 96,7% der Trials gingen in die Auswertung ein, in den restlichen 3,3% gaben die Probanden eine falsche R1-Reaktion.

Analog zu Experiment 1 wurden auch hier zunächst alle Trials gegen Nullevents kontrastiert, um das gesamte Netzwerk aller beteiligten Hirnareale darzustellen. Der Hauptkontrast bestand in einem Vergleich von GO- und NOGO-Trials. Dabei wurde der größte Einfluss der Handlungsvorbereitung bei kurzen SOAs erwartet.

8.3 Ergebnisse

8.3.1 Behaviorale Ergebnisse

Die Identifikationsleistungen in der visuellen Aufgabe wurden in Abhängigkeit von SOA und Trialtyp (GO- oder NOGO) ausgewertet (Abb. 8.1). Eine ANOVA mit Meßwiederholung erbrachte einen signifikanten Haupteffekt für den Faktor SOA in der visuellen Aufgabe, F(2, 16) = 5,5, p = 0,015. T-Tests für abhängige Stichproben zeigten, dass die Wahrnehmungsleistung bei einem SOA von 200 ms stärker beeinträchtigt war als bei längeren SOAs, $p \leq 0.014$. Die Interaktion zwischen GO/NOGO und SOA war marginal signifikant, F(2, 16) = 3,3, p = 0,061. Es gab keinen signifikanten Effekt für den Faktor GO/NOGO ($F \leq 1$). Ein T-Test für abhängige Stichproben zeigt aber, dass die Identifikationsleistung bei einer SOA von 200 ms in GO-Trials tendenziell stärker beeinträchtigt war als in NOGO-Trials, t(17) = 1,7, p = 0,099.

Die mittleren R1-Reaktionszeiten in GO-Trials lagen bei 757 ms mit einer SOA von 200 ms, 746 ms mit einer SOA von 400 ms und 729 ms mit einer 1000-ms-SOA. Diese Reaktionszeiten unterschieden sich nicht signifikant zwischen den verschiedenen SOAs, $p \geq 0{,}15$.

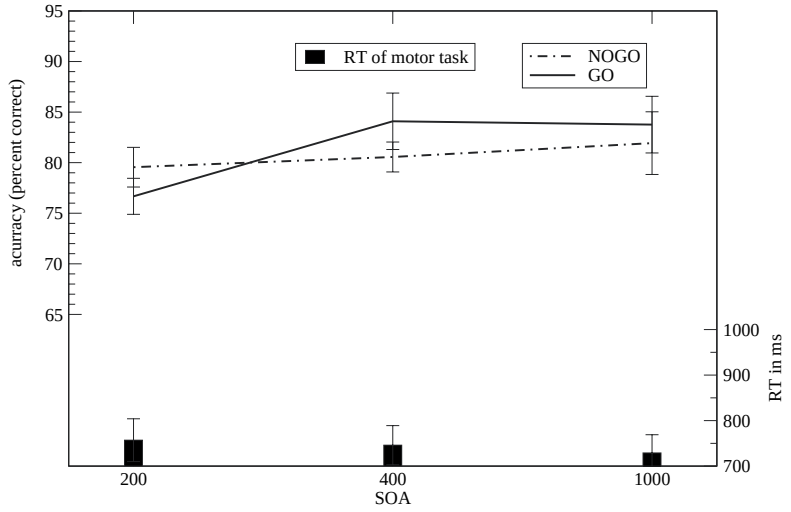

Abbildung 8.1: *Experiment 2: Mittlere Identifikationsleistung und Standardfehler (SEM) in der visuellen Wahrnehmungsaufgabe, getrennt nach SOAs und GO-/NOGO-Bedingung. Zusätzlich sind die Reaktionszeiten und Standardfehler in der motorischen Aufgabe als Balken abgetragen.*

8.3.2 FMRT-Ergebnisse

Aufgabenrelevante Hirnareale

Zur Identifikation des gesamten Netzwerks der an dieser Doppelaufgabe beteiligten Hirnregionen wurden auch in diesem Experiment alle Experimental-Trials gegen Nullevents kontrastiert (Tabelle 8.1). Ebenso wie in Experiment 1 zeigten sich hier Aktivierungen in motorischen und somatosensorischen Arealen, im GFM, im Gyrus cinguli, im insulären Cortex, im Sulcus intraparietalis, im Thalamus und im Cerebellum. Zusätzlich waren das inferior-frontale Kreuzungsareal, der Sulcus corporis callosi (nahe der posterioren Gyrus-cinguli-Aktivierung in Experiment 1) und der Sulcus calcarinus aktiviert.

Bei der Interpretation dieser Aktivierungen ist zu beachten, dass aufgrund der geringeren Schichtdicke (4 mm) als in Experiment 1 nicht die Aktivierungen des gesamten Cortex gemessen wurden. Da die Aktivierungen in temporalen und occipitalen visuellen Regionen sicher

erfasst werden sollten, wurden dorsale Bereiche des Cortex ausgespart. Die oberste gemessene Schicht grenzte an die ventrale Kante des Lobulus paracentralis, d.h. der primär motorische Cortex ist nicht komplett erfasst worden. Da die motorische Aufgabe aber identisch war wie in Experiment 1, und auch die motorischen Reaktionen auf die visuelle Aufgabe sich nicht von denen des vorhergehenden Experiments unterschieden, kann davon ausgegangen werden, dass dieselben motorischen Areale aktiviert waren.

Vergleich von GO- und NOGO-Trials

Parallel zu der Auswertung in Experiment 1 wurden auch hier NOGO-Trials gegen GO-Trials kontrastiert (siehe Kap. 7.3.2).

GO- versus NOGO-Trials bei kurzer SOA: Die Aktivierungen aus diesem Kontrast sind in Abb. 8.2 und zugehörige Talairach-Koordinaten in Tabelle 8.2 dargestellt. Es zeigten sich folgende Aktivierungen:

- *NOGO-Aktivierungen:* NOGO-Aktivierungen zeigten sich bilateral im Sulcus occipitotemporalis lateralis. Diese Aktivierungen befanden sich im V4-Komplex (eineÜbersicht zu V4-Aktivierungen findet sich bei Bartels & Zeki, 2000). Außerdem zeigten sich, wie in Experiment 1, bilaterale Aktivierungen im Sulcus occipitalis transversus (SOT). Die SOT-Aktivierungen konnten in den visuellen Arealen V3/V3A lokalisiert werden (Tootell et al., 1997).

- *GO-Aktivierungen:* Stärkere GO-Trial-Aktivierungen waren im linken SMA proper, im rechten posterioren cingulären Cortex, im linken Gyrus precentralis und postcentralis, im rechten Lobulus parietalis superior und inferior, im linken anterioren insulären Cortex, im Thalamus, im Cerebellum und in den Pedunculi zu beobachten. Wie schon in Abschnitt 8.3.2 beschrieben, sind aufgrund der Schichtführung keine Aktivierungen in primär motorischen Arealen gemessen worden.

- *ROI-Analysen:* Als ROIs wurden die Voxel definiert, in denen das Signal in GO-Trials gegenüber dem in NOGO-Trials signifikant reduziert war (V3/V3A und V4). Es wurde aus jedem visuellen Areal das Voxel mit dem größten z-Wert ausgewählt. Das Aktivierungsmuster in diesen ROIs ist vergleichbar mit dem ROI-Aktivierungsmuster aus Experiment 1 (Kap. 7.3.2): Sowohl in V3/V3A als auch in V4 ist die Signaländerung in GO-Trials relativ zu NOGO-Trials reduziert (Abb. 8.3). Dieser Signalunterschied ist am deutlichsten ausgeprägt bei kurzen SOAs von 200 ms.

Tabelle 8.1: *Talairach-Koordinaten, z-Wert der lokalen Maxima und Volumen der aktivierten Regionen für den Kontrast Experimental-Trials vs. Nullevents (nur z-Werte $> 4{,}5$ und Aktivierungen ≥ 180 mm^3 (vier Voxel) sind aufgeführt). GFM = Gyrus frontalis medius, SMA = supplementär motorisches Areal.*

Gesamte Aufgabe vs. Nullevents			**Talairach-Koordinaten**			
Hirnregion		*mm^3*	*z-Max.*	x	y	z
GFM	R	489	5,02	41	32	32
GFM	L	326	5,22	-41	32	30
inferior-frontales Kreuzungsareal	L	1255	6,04	-37	2	32
G. precentralis (inferior)	L	222	5,37	-58	2	27
G. cinguli/SMA/präSMA	L	7743	6,31	-4	2	41
S. corporis callosi	L	378	5,41	-7	-28	24
Insel/S. lateralis	L	16434	6,10	-29	23	6
anteriore Insel	R	1526	5,90	37	14	6
G. postcentralis	R	2134	5,45	41	-22	44
S. intraparietalis/S. postcentralis	L	6029	6,10	-40	-40	44
S. intraparietalis	R	319	5,06	16	-64	41
S. calcarinus	R	379	5,28	11	-67	15
Thalamus		17834	6,63	13	-22	9
Cerebellum		20177	6,58	23	-67	-12
S. collateralis	L	275	-5,43	-28	-37	-6
Mandelkernkomplex	R	474	-5,86	17	-13	-15

Tabelle 8.2: *Talairach-Koordinaten, z-Wert der lokalen Maxima und Volumen der aktivierten Regionen für den Kontrast NOGO vs. GO mit einer SOA von 200 ms (aufgeführt sind nur z-Werte $>$ 3,1 und Aktivierungen $\geq$ 135 mm^3 (drei Voxel)). G. = Gyrus, S. = Sulcus, L. = Lobulus, SOT = Sulcus occipitalis transversus, S. occip.-temp. lat. = Sulcus occipito-temporalis lateralis, SMA = supplementär motorisches Areal.*

NOGO vs. GO			**Talairach-Koordinaten**			
Hirnregion		*mm^3*	*z-Max.*	x	y	z
NOGO $>$ GO						
SOT	L	926	4,64	-31	-88	21
SOT	R	1082	4,58	31	-82	15
S. occip.-temp. lat.	L	148	3,54	-43	-64	0
S. occip.-temp. lat.	R	258	3,81	37	-58	-6
GO $>$ NOGO						
Posteriorer cingulärer Cortex	R	567	-3,82	4	20	32
SMA proper	L	2830	-3,41	-5	-16	47
G. präcentralis	L	335	-4,00	-56	2	32
Anterior-superiore Insel	L	432	-3,89	-22	26	18
S. postcentralis	L	16746	-5,86	-50	-22	38
L. parietalis superior	L	288	-3,62	-1	-67	47
L. parietalis inferior	R	173	-3,55	58	-28	27
Thalamus	L	3303	-5,27	-14	-25	12
Cerebellum	R	10152	-6,15	22	-52	-12
Cerebellum	L	412	-3,75	-20	-67	-15
		396	-4,21	-38	-49	-21
Pedunculi		343	-4,17	1	-22	-9

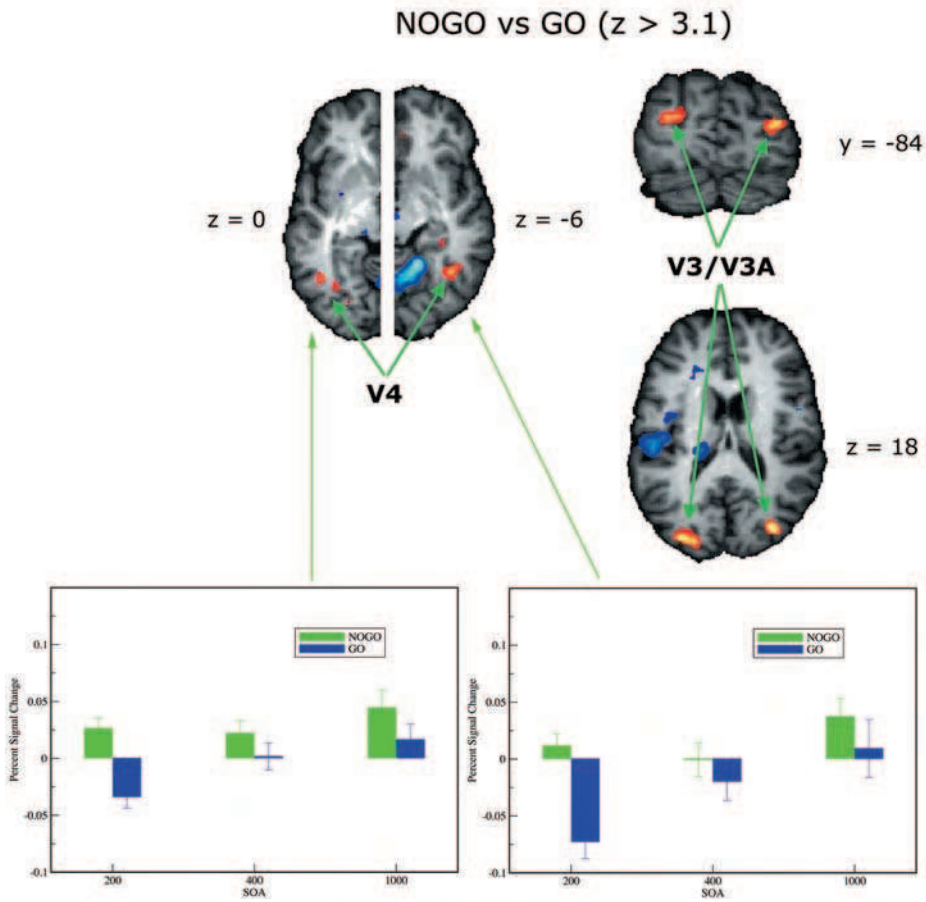

Abbildung 8.2: *NOGO vs. GO-Kontrast (200-ms-SOA), gemittelt über alle Probanden (z-Werte > 3,1). NOGO-Aktivierungen (NOGO > GO) sind rot gekennzeichnet, GO-Aktivierungen (GO > NOGO) sind blau dargestellt.*

GO- versus NOGO-Trials bei längeren SOAs: Der Kontrast von GO- gegen NOGO-Trials mit einer SOA von 400 oder 1000 ms zeigte keine GO-bedingte Reduktion des BOLD-Signals, sondern nur GO-Trial-Aktivierungen in denselben Hirnarealen, die auch bei kurzer SOA aktiviert waren.

8.4 Diskussion

Im zweiten fMRT-Experiment konnten die Ergebnisse des ersten Experiments repliziert werden. Es zeigte sich erneut eine BOLD-Modulation in extrastriären visuellen Arealen, die dann

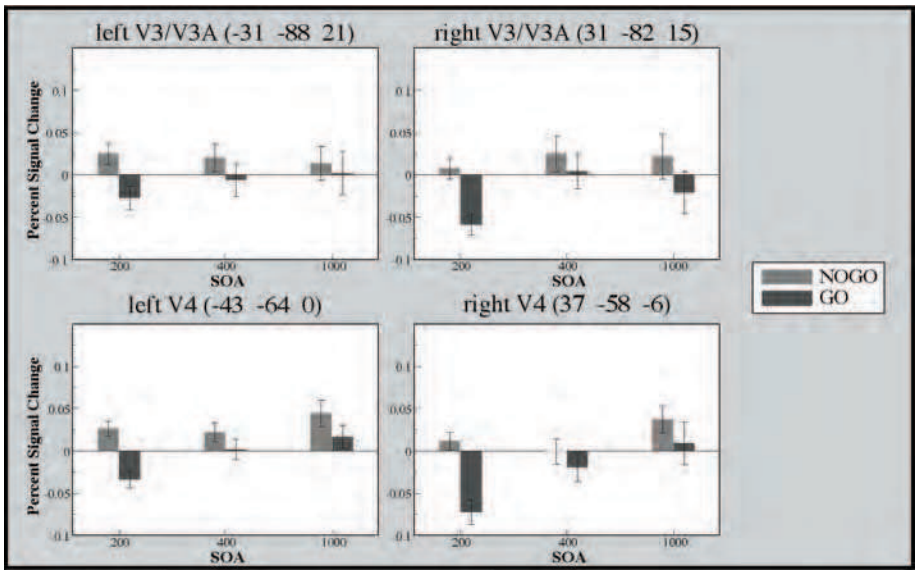

Abbildung 8.3: *Mittlere BOLD-Signaländerung in Prozent (gemittelt über den Zeitraum von 3 bis 8 sec nach S1-Präsentation) im den visuellen Arealen V3/V3A und V4. Das Rohsignal stammt aus den Voxeln mit den größten z-Werten im GO-NOGO-Kontrast. Die Modulation des BOLD-Signals ist in allen ROIs bei kurzer SOA am größten.*

auftritt, wenn gleichzeitig eine Handlung vorbereitet werden muss. Dieser Effekt trat, wie in Experiment 1, nur bei kurzen SOAs von 200 ms auf.

Darüber hinaus konnte in Experiment 2 gezeigt werden, dass der Ort einer handlungsinduzierten BOLD-Modulation unter anderem von der Art des visuellen Stimulusmaterials abhängt. Wenn eine Farbinformation verarbeitet werden musste, dann zeigte sich die Signalreduktion im farbsensitiven Areal V4 (ein Überblick über die Lokalisation und Funktion von V4 findet sich bei Bartels & Zeki, 2000). Dieses visuelle Areal zeigte in Experiment 1 mit nicht-farbigen Stimuli keine BOLD-Signal-Modulation (siehe Kap. 7.3.2). Ausser der Modulation in V4 zeigte sich wieder ein GO-NOGO-Unterschied in V3/V3A. Dass diese Region ebenfalls wieder aktiviert war, lässt zwei verschiedene Schlüsse zu: Entweder waren diese Areale auch bei dem hier verwendeten Stimulusmaterial an der Encodierung beteiligt, z.B. weil dort Form- oder Kontrastinformationen verarbeitet wurden, oder V3/V3A spielen generell eine relevante Rolle bei der *top-down*-Modulation von visuellen Stimuli, z.B. dass vorrangig dort die Informationen aus höheren Arealen ankommen. Letztere Möglichkeit erscheint aus neuroanatomischer Perspektive eher unwahrscheinlich, da zwischen V4 und parietalen bzw. frontalen Arealen mindestens

ebenso viele Faserverbindungen bestehen wie zwischen V3/V3A und den höheren Arealen, von denen die *top-down*-Modulation ausgehen könnte.

Prinzipiell scheint auch im visuellen Areal V4 eine Modulation der Aktivität durch andere, parallel ablaufende kognitive Leistungen möglich zu sein. Bei Affen konnten Fries et al. (2001) bereits in Einzelzellableitungen eine attentionale Modulation von V4-Neuronen nachweisen. Demnach hat die selektive visuelle Aufmerksamkeit einen Einfluss auf die oszillatorische neuronale Synchronisation in V4. Die selektive Aufmerksamkeit erhöhte die Gamma-Frequenz-Synchronisation und reduzierte die niedrigfrequente Synchronisation in den V4-Neuronen, die den verhaltensrelevanten Stimulus repräsentierten.

Sowohl V3 und V3A als auch V4 haben reziproke Faserverbindungen zum lateralen intraparietalen Areal (LIP) und den frontalen Augenfeldern (Felleman & Van Essen, 1991). Vorausgesetzt, dass diese Verbindungen auch beim Menschen existieren, könnten diese Regionen wichtige Übergänge zwischen motorischen und visuellen Arealen darstellen.

Dass die behavioralen Daten insgesamt schwächere Effekte zeigten als in Experiment 1, könnte möglicherweise mit deutlich kürzeren Reaktionszeiten in der motorischen Aufgabe zusammenhängen, was vermutlich darauf zurückzuführen ist, dass die Probanden in Experiment 2 bereits alle mit der motorischen Aufgabe vertraut waren. Wahrscheinlich war die Vorbereitung der motorischen Reaktion in Experiment 2 – verglichen mit Experiment 1 – schon weiter fortgeschritten, da der zeitliche Abstand zwischen motorischer und visueller Aufgabe identisch war, die mittleren Reaktionszeiten der Probanden in Experiment 2 aber um 183 ms kürzer waren (bei kurzer SOA). Wie man auch schon in Experiment 1 bei einer SOA von 400 ms sehen konnte, führt eine weiter fortgeschrittene Handlungsvorbereitung zu weniger Interferenz.

Ein weiterer Grund für die unterschiedlichen Identifikationsleistungen könnte sein, dass die Stimuli in Experiment 2 leichter zu identifizieren waren als die Pfeile in Experiment 1. Für diese Annahme spricht, dass die mittleren Präsentationszeiten der visuellen Stimuli deutlich kürzer waren (39 ms in Experiment 2 vs. 177 ms in Experiment 1; Präsentationszeiten wurden automatisch an die Leistung der Probanden angepasst) und auch die Fehlerraten in Experiment 2 geringer waren (23,33% und 20,45% in GO- bzw. NOGO-Trials vs. 31,52% und 23,82% in Experiment 1).

Allgemein gibt es verschiedene mögliche Gründe, warum sich Abweichungen in den behavioralen Daten zwischen den Experimenten von Müsseler und Wühr (2002) und den hier durchgeführten fMRT-Experimenten zeigen. Einerseits ist die Anzahl der Trials pro Experiment in fMRT-Experimenten viel geringer war als in den behavioralen Experimenten. Um eine Überlastung der Probanden zu vermeiden, wird in fMRT-Experimenten angestrebt, dass die funktionelle Messung nicht länger als 30 bis 40 Minuten dauert. In behavioralen Experimenten werden die Probanden teilweise an zwei Terminen für jeweils eine Stunde getestet. In

fMRT-Experimenten wird die Trial-Anzahl ausserdem noch dadurch reduziert, dass ca. 20% aller Trials keine Experimentaltrials, sondern Nullevents sind. Ein weiterer Unterschied bestand darin, dass anstelle eines *backward masking* ein *onset masking* verwendet wurde[2], was zu einer veränderten Identifikationsleistung beigetragen haben könnte.

[2]Der Grund für die veränderte Maskierungs-Prozedur ist bereits in Kap. 7.2.2 erläutert worden.

Kapitel 9

Diskussion

> *"The major difference between humans and frogs is not based on brain size, but on the synaptic distance that separates an initial sensory response from recognition, interpretations and action. The organization of the synaptic template [...] allows each sensory event to trigger an almost boundless variety of cognitive and behavioural outcomes while at the same time maintaining accuracy and reliability. In such a system adaptability is based on diversity, competition, and choice rather than on fail-safe, stereotyped mechanisms.*" (Mesulam, 1998).

In diesem Kapitel sollen die Befunde und Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zu den Ergebnissen und Aussagen anderer Experimente in der Literatur in Bezug gesetzt werden. Zunächst werden die fMRT-Ergebnisse noch einmal zusammengefasst. Anschließend werden die Ergebnisse zur Neuronanatomie des visuellen Systems und zu Doppelaufgaben-Befunden in Beziehung gesetzt. Darauf folgen Überlegungen, warum eine Wahrnehmungsinhibition sinnvoll sein könnte. Das Kapitel schließt mit einem Ausblick auf zukünftige Forschungsarbeiten zu diesem Thema.

9.1 Auf welcher Ebene beeinflussen Handlungen die visuelle Verarbeitung?

In den Experimenten dieser Arbeit konnte gezeigt werden, dass sich die Vorbereitung einer Handlung auf die hämodynamische Reaktion in extrastriären visuellen Arealen auswirkt. Dabei ist eine Modulation des BOLD-Signals in den visuellen Arealen zu beobachten, die besonders an der Encodierung des visuellen Stimulusmaterials beteiligt sind. Wenn Probanden die Aufgabe haben, die Richtung von maskierten Pfeilen zu identifizieren, zeigt sich die hand-

lungsinduzierte Modulation in den orientierungs- und kontrastsensitiven Arealen V3 und V3A. Wenn die Farbe von maskierten Ringen zu identifizieren ist, zeigt sich diese Modulation sowohl in dem farbsensitiven Areal V4 als auch in V3/V3A.

Aufgrund des experimentellen Designs kann also gefolgert werden, dass der Aktivierungsunterschied zwischen GO- und NOGO-Trials auf Handlungsvorbereitungsprozesse zurückzuführen ist. Der Unterschied kann jedoch nicht durch die Präsentation eines auditiven Stimulus bedingt sein, da sowohl in GO- als auch in NOGO-Trials Töne präsentiert wurden, die sich nicht in ihrer Gesamtdauer oder in ihrer Frequenz unterschieden.

Die *statistical-parametric-map*-Analyse zeigte, in welchen Arealen sich GO- von NOGO-Trials unterscheiden. Was sie nicht leistet, ist zu zeigen, welcher Art die Unterschiede sind, also in welche Richtung die Signaländerung weist. Eine *time-course*-Analyse der extrastriären ROIs bestätigte die Hypothese, dass die Aktivität in GO-Trials, verglichen mit der in NOGO-Trials, reduziert war. Diese handlungsbedingte Reduktion des BOLD-Signals war bei kurzen SOAs besonders ausgeprägt, wohingegen bei längeren SOAs – wenn beide Aufgaben zeitlich nicht mehr überlappten – diese Reduktion nicht mehr zu beobachten war. Damit weisen die *time courses* ein ähnliches Muster auf wie die Verhaltensdaten (vgl. Abb. 7.2 und Abb. 7.5). Auch hier zeigt sich eine Wahrnehmungsbeeinträchtigung nur bei kurzen SOAs. Die reduzierte BOLD-Amplitude in GO-Trials im Vergleich zu NOGO-Trials könnte entweder auf eine Inhibition der extrastriären Areale hindeuten oder auf eine stärkere Aktivierung in NOGO-Trials.

Die fMRT-Ergebnisse der hier vorgestellten Experimente liefern Belege dafür, dass das BOLD-Signal in den Trial-Typen geringer ist, in denen auch die Wahrnehmungsleistung der Probanden geringer ist. Damit stehen sie in Einklang mit den Befunden von Ress und Heeger (2003), dass nämlich die BOLD-Amplitude in einer schwierigen visuellen Identifikationsaufgabe in visuellen Arealen dann größer war, wenn die Probanden den Stimulus richtig identifiziert hatten oder wenn sie fälschlicherweise annahmen, einen Zielreiz entdeckt zu haben (falsch Positive). Wenn dagegen kein Zielreiz präsentiert wurde oder die Probanden einen Stimulus übersehen haben (falsch Negative), war die BOLD-Amplitude deutlich geringer. Diese Ergebnisse sprechen – ebenso wie die fMRT-Ergebnisse dieser Arbeit – dafür, dass ein Zusammenhang zwischen visueller Identifikationsleistung und der Amplitude des BOLD-Signals in visuellen Arealen besteht.

Darüber hinaus unterstützt die vorliegende Arbeit die Annahme, dass die Modulation in extrastriären visuellen Arealen auf Prozesse der Handlungsvorbereitung zurückgeführt werden kann. Rees et al. (1997) demonstrierten bereits, dass eine anspruchsvolle linguistische Aufgabe das BOLD-Signal in V5 modulieren kann, dass also Sprachverarbeitungsprozesse Einfluss auf extrastriäre visuelle Areale nehmen können. Auch eine taktile Stimulation kann die Aktivität in extrastriären Arealen modulieren (Macaluso et al., 2000). Die vorliegende Arbeit spricht

dafür, dass auch Handlungsplanungsprozesse die Aktivität in extrastriären visuellen Arealen modulieren können.

Die Verhaltensdaten von Experiment 1 replizieren den handlungsinduzierten *Blindness*-Effekt (AIB-Effekt) von Müsseler und Wühr (2002). In Experiment 2 fand sich ein marginal signifikanter GO-NOGO-Unterschied bei kurzen SOAs. Die Unterschiede in den Identifikationsleistungen zwischen Experiment 1 und Experiment 2 weisen darauf hin, dass sich die Handlungsvorbereitung besonders dann auf visuelle Wahrnehmungsprozesse auswirkt, wenn die visuelle Aufgabe schwierig ist (wie in Kap. 8.4 diskutiert, war die Farbaufgabe in Experiment 2 offensichtlich einfacher als die Pfeil-Identifikationsaufgabe in Experiment 1). In die gleiche Richtung weisen auch Experimente von Jolicoeur (1999), der demonstriert hat, dass nur bei maskierten visuellen Stimuli eine Interferenz zwischen einer motorischen und einer visuellen Aufgabe auftritt, aber nicht bei unmaskierten. Um diese Punkt zu klären, sind aber weitere behaviorale Experimente notwendig, in denen die Schwierigkeit der zu encodierenden Stimuli systematisch variiert wird.

Zusammengefasst sprechen die Ergebnisse der beiden Experimente dafür, dass Handlungen die visuelle Verarbeitung über *backprojections* auf extrastriärer Ebene beeinflussen. Dabei ist die Modulation des BOLD-Signals besonders in den extrastriären visuellen Arealen zu beobachten, die eine dominante Rolle in der Encodierung der visuellen Stimuli spielen. Von welchem Areal die *backprojections* ausgehen könnten, die diese Modulation bewirken, wird im nächsten Abschnitt diskutiert.

9.2 Einordnung der Ergebnisse in die Neuroanatomie des visuellen Systems

9.2.1 Mögliche Hirnregionen, in denen visuelle und motorische Prozesse interferieren

In den hier vorgestellten Experimenten zeigten sich die Areale V3/V3A und V4 als diejenigen Orte, in denen sich die handlungsbedingte BOLD-Modulation *auswirkt*. Diese extrastriären visuellen Areale sind aber nicht aktiv an handlungsvorbereitenden Prozessen beteiligt, sondern vermutlich nur an der Encodierung der visuellen Stimuli. Deshalb stellt sich die Frage, ob aufgrund der vorliegenden Daten zusätzlich noch Hirnregionen identifiziert werden können, in denen motorische und visuelle Prozesse direkt interferieren.

Es gibt mindestens zwei verschiedene Annahmen, die man über derartige Hirnregionen[1] haben kann: Wenn man davon ausgeht, dass die „Interferenzorte“ in GO- und NOGO-Trials gleichermaßen aktiviert sind, kann man sie im GO-NOGO-Kontrast nicht entdecken. In diesem Fall könnten die Nullkontraste (einzelne Trial-Typen vs. Nullevents) eher Aufschluss geben. Allerdings waren in diesen Kontrasten so viele Hirnregionen aktiviert, dass eine Eingrenzung auf bestimmte Interferenzorte schwer fällt. Alternativ könnte man, wie Klingberg (2000), der Ansicht sein, dass zwei Aufgaben dann interferieren, wenn sie zur selben Zeit dieselben Cortexareale benötigen. In diesem Fall kämen als Interferenzort die Areale in Frage, die sowohl an der visuellen Verarbeitung als auch an motorischen Prozessen beteiligt sind. Übertragen auf die Experimente dieser Arbeit hieße das, dass die Interferenzorte in GO-Trials stärker aktiviert wären als in NOGO-Trials. Wenn man annimmt, dass diese Areale sowohl für die motorischen als auch für die visuellen Verarbeitungsprozesse relevant sind, müssten sie in GO-Trials deshalb stärker aktiviert sein, weil sie zweimal kurz nacheinander benötigt werden. In NOGO-Trials fällt dagegen die motorische Aufgabe weg, und das mögliche Interferenzareal würde nur einmal durch die visuelle Aufgabe aktiviert. In diesem Fall kämen als Interferenzorte die Areale in Frage, die im GO-NOGO-Kontrast in GO-Trials stärker aktiviert sind. Dazu gehören in Experiment 1 folgende corticale Regionen[2]: der Gyrus prae- und postcentralis, die frontalen Augenfelder (FEF) und das supplementär-motorische Areal (SMA). Von diesen Hirnregionen stehen nur diejenigen als Interferenzareal zur Diskussion, die an motorischen *und* visuellen Prozessen beteiligt sein können. Hier sollten besonders die FEFs näher betrachtet werden, da – zumindest bei Affen – direkte Faserverbindungen sowohl zwischen V3A und den FEFs als auch zwischen V4 und den FEFs nachgewiesen wurden (Felleman & Van Essen, 1991; Schall, 1997, siehe Abb. 9.1). Somit gibt es starke Hinweise auf die FEFs als Interferenzort. Von neuroanatomischer Seite aus betrachtet, gibt es noch parietale Areale mit denen sowohl V3A als auch V4 reziprok verbunden sind (Abb. 9.1). Die parietalen Areale waren im GO-NOGO-Kontrast allerdings nicht aktiviert. Sie könnten aber einen Interferenzort darstellen, der in GO- und NOGO-Trials gleichermaßen aktiviert ist. Doch die vorliegenden fMRT-Ergebnisse lassen die Annahme, dass die FEFs einen möglichen Interferenzort darstellen, weniger spekulativ erscheinen als Annahmen über parietale Areale. Daher wird im Folgenden die Rolle der FEFs genauer charakterisiert.

---

[1] Vorausgesetzt, man geht davon aus, dass sich Interferenzprozesse überhaupt lokalisieren lassen, also dass es konkrete Hirnregionen gibt, in denen verschiedene Prozesse interferieren.

[2] In Experiment 1 sind alle superioren corticalen Areale bei der Messung erfasst worden. In Experiment 2 reichte die oberste gemessene Schicht nur bis zur ventralen Kante des Lobulus paracentralis, d.h. einige frontale und parietale Areale sind nicht erfasst worden.

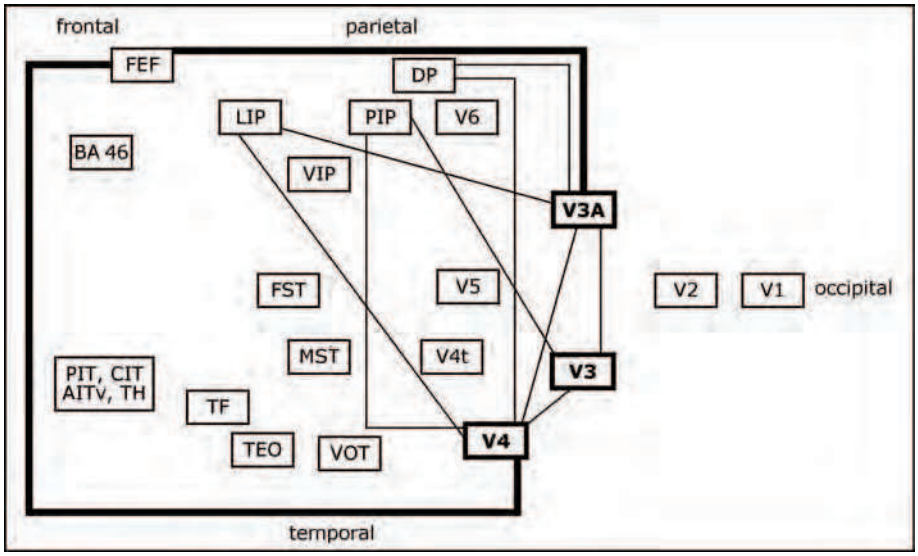

Abbildung 9.1: *Abwandlung der Abb. 3.3. Verbindungen der* aktivierten *Hirnareale zu frontalen und parietalen Regionen. Dargestellt sind die Verbindungen zu den Arealen, die reziprok sowohl mit V3A oder V3 als auch mit V4 verbunden sind. Besonders hervorgehoben sind die Verbindungen der FEFs, da diese Region mit größerer Wahrscheinlichkeit einen Interferenzort darstellt als parietale Areale.*

Die Rolle der frontalen Augenfelder Die *time course*-Analyse in Abb. 7.6 legt nahe, dass die FEFs sowohl an visuellen Funktionen (NOGO-Trials) als auch an motorischen Funktionen (GO-Trials) beteiligt sind. Auch in der Literatur sind Funktionen der FEFs beschrieben, die deutlich über die bekannten oculomotorischen Funktionen hinausgehen. Paus (1996) weist darauf hin, dass die FEFs beim Menschen für visuomotorische Interaktionen relevant sein könnten. Nach Mesulam (1998) hat die Region um die FEFs Zugriff auf motorische Rindenareale. Die FEFs gehören zu einem Netzwerk für die Verteilung räumlicher Aufmerksamkeit, bestehend aus an die FEFs angrenzenden Regionen des präfrontalen Cortex, heteromodalen Anteilen des posterior parietalen Cortex und Arealen des cingulären Cortex (Mesulam, 1998).

Die FEFs reagieren auch direkt auf visuellen Input. Beim Affen bekommen die FEFs konvergierenden Input aus dem dorsalen (’”*where*’”) und dem ventralen (’”*what*’”) visuellen Pfad (Schall et al., 1995). Eine TMS-Studie hat gezeigt, dass die Stimulation der FEFs kurz vor der visuellen Stimuluspräsentation dazu führt, dass sich die Wahrnehmungsleistung der Probanden signifikant verbesserte (Grosbras & Paus, 2003). In einem Experiment mit Rhesus-Affen haben Moore und Armstrong (2003) demonstriert, dass eine Stimulation der FEFs die visuell-

evozierte Reaktion in V4 verstärkt. Diese Experimente sprechen dafür, dass die FEFs aktiv an visuellen Wahrnehmungsprozessen beteiligt sind.

Da die FEFs sowohl auf motorische als auch visuelle Verarbeitungsprozesse Zugriff haben bzw. daran beteiligt sind, kommen sie als Interferenzareal in Frage, das heißt, in diesem Areal könnten visuelle und motorische Verarbeitungsprozesse aufeinander treffen. Wie die FEF-*time-course*-Analyse in Kap. 7.3.2 zeigt, gab es im linkshemisphärischen FEF sowohl in NOGO-Trials als auch in GO-Trials eine BOLD-Signaländerung, die aber in GO-Trials signifikant stärker war als in NOGO-Trials. Unter der Annahme, dass sich BOLD-Signale linear addieren[3], ist ein solches Aktivierungsmuster z.B. dann zu erwarten, wenn ein Hirnareal in einem Trial-Typ (hier NOGO-Trials) nur einmal aktiviert wird, und in einem anderen (hier GO-Trials) zweimal kurz nacheinander.

Die Rolle von backprojections Macaluso et al. (2000) fanden crossmodale Effekte in extrastriären Arealen bei gleichzeitiger taktiler Stimulation. Zur Erklärung dieser BOLD-Signal-Modulation in visuellen Arealen schlagen sie den Parietalcortex querende *backprojections* vor. In ihrer fMRT-Studie zeigte sich eine größere BOLD-Amplitude in extrastriären Arealen, wenn gleichzeitig eine taktile Stimulation stattfand.

Das parietale Areal LIP, welches sich im Sulcus intraparietalis (SIP) befindet, ist sowohl mit dem extrastriären Areal V3A als auch mit V4 verbunden (Abb. 9.1). Außerdem sind die FEFs und der SIP stark miteinander verknüpft (Chafee & Goldman-Rakic, 1998), so dass zu vermuten ist, dass die FEFs den Ausgangspunkt von *backprojections* darstellen, die durch den parietalen Cortex verlaufen. Andererseits sind die FEFs auch direkt mit V3A und V4 verbunden (Felleman & Van Essen, 1991; Schall, 1997), so dass eine parietale Umschaltung nicht zwangsläufig erforderlich wäre.

9.2.2 Top-down-Einflüsse in der visuellen Verarbeitung

Möglicherweise spricht die Tatsache, dass die BOLD-Modulation in den Experimenten dieser Arbeit in spezifischen extrastriären Arealen zu beobachten war und nicht (ganz allgemein) in allen extrastriären Arealen, dafür, dass in diesem Paradigma die visuellen Informationen zunächst in einer groben Analyse *bottom-up* verarbeitet werden. Anschließend könnte dann von den Hirnarealen, die sowohl für visuelle als auch für motorische Prozesse verantwortlich sind, eine *top-down*-Verarbeitung ausgehen, welche im Falle von GO-Trials beeinträchtigt ist.

[3]Eine lineare Additivität von BOLD-Signalen kann sicher nicht für jedes Hirnareal und jede Stimulationsbedingung angenommen werden, trifft aber in vielen Fällen zu. Eine kritische Diskussion des linearen Transformationsmodells findet sich z.B. bei Heeger und Ress (2002).

Diese *top-down*-verarbeiteten Informationen werden aber nur in die Areale geleitet, die spezifisch zur Stimulusidentifikation beitragen können, hier also V3/V3A und V4. In Anlehnung an die Ergebnisse aus Einzelzellableitungen bei Makaken (Sugase et al., 1999) müsste nach der ersten *bottom-up*-Verarbeitung schon deutlich sein, welche visuellen Stimuluseigenschaften noch einer genaueren Analyse bedürfen. Sugase et al. legten den Makaken Gesichter von Menschen und Affen vor, die jeweils verschiedene Gesichtsausdrücke zeigten. In einer ersten Aktivierungsphase encodierten die visuellen Neurone lediglich, ob ein Gesicht präsentiert wurde oder nicht. Erst in einer zweiten Aktivierungsphase codierten die Zellen den spezifischen Gesichtsausdruck.

Wie eine Patientenstudie von Barceló et al. (2000) zeigte, kann eine behaviorale Beeinträchtigung auch dann zu beobachten sein, wenn die *bottom-up*-Verarbeitung zwar unbeeinträchtigt verläuft, aber keine ausreichenden *top-down*-Informationen in extrastriären Arealen ankommen. Unilaterale präfrontale Läsionen führten zu einer Veränderung des elektrophysiologischen Signals in extrastriären visuellen Arealen. Innerhalb der ersten 200 ms nach visueller Stimuluspräsentation fanden sich noch keine Unterschiede in den ereigniskorrelierten Potentialen (EKP) zwischen Patienten und gesunden Kontrollprobanden über temporo-occipitalen Arealen. Aber im Zeitraum zwischen 200 und 300 ms nach Stimuluspräsentation war die extrastriäre neuronale Aktivität in der Patientengruppe deutlich reduziert. Diese reduzierte neuronale Aktivität ging auch mit Einbußen in den behavioralen Leistungen einher. Dieser Befund unterstützt das Integrierte Modell der visuellen Verarbeitung von Bullier (2001, siehe Kap. 4.2). Die Latenzen der frühen visuellen Areale liegen bei ca. 40-70 ms, die Unterschiede in den EKPs zwischen Patienten und gesunden Probanden traten aber erst 200-300 ms nach Stimuluspräsentation auf. Das bedeutet, dass die erste *bottom-up*-Verarbeitung bei den Patienten noch unbeeinträchtigt stattfinden kann – wie aufgrund des Läsionsortes auch nicht anders zu erwarten. Interessant ist, dass zu dem Zeitpunkt, an dem die visuellen Informationen von höheren Arealen über *backprojections* wieder in „frühe'"visuelle Areale gelangen und dort eine zweite Aktivierungsphase auslösen, ein Unterschied zwischen Patienten und Kontrollprobanden entsteht. Dieser Unterschied entsteht über extrastriären visuellen Arealen und nicht über dem Läsionsort, und ist mit den beeinträchtigten Leistungen der Patienten korreliert. Daraus kann gefolgert werden, dass die bei den Patienten geschädigten präfrontalen Areale in die Schleife der visuellen Verarbeitung eingebunden sind. Durch die Läsion wird die Verarbeitungsschleife unterbrochen, und somit fehlt den frühen visuellen Arealen die über *backprojections* vermittelte Information, was sich im veränderten EKP und behavioral in einer Leistungseinbuße äußert.

9.3 Einordnung der Ergebnisse in Doppelaufgaben-Befunde

Werden im AIB-Paradigma doppelaufgaben-relatierte Hirnareale aktiviert? Da zur Untersuchung des AIB-Effekts eine Doppelaufgabe verwendet wurde, würde man Aktivierungen in den Hirnarealen erwarten, die typischerweise mit der Bearbeitung von Doppelaufgaben assoziiert sind (Überblick bei Szameitat, 2003). In den Kontrasten, in denen die Experimental-Trials gegen Nullevents kontrastiert werden, sind unter anderem der Sulcus frontalis inferior, der Gyrus frontalis medius und der Sulcus intraparietalis aktiviert, die z.B. von Szameitat et al. (2002) als doppelaufgaben-relatiert identifiziert worden sind. Diese Areale finden sich in den vorliegenden fMRT-Experimenten allerdings *nicht* in den spezifischen Kontrasten, in denen GO-Trials gegen NOGO-Trials kontrastiert werden. Diese Kontraste sind nicht direkt vergleichbar mit den Kontrasten aus anderen Doppelaufgaben-Studien, in denen üblicherweise Doppelaufgaben-Trials gegen Einzelaufgaben-Trials kontrastiert werden. Die NOGO-Bedingung in den Experimenten dieser Arbeit (die gegen die GO-Bedigung, also die typische Doppelaufgaben-Bedingung, kontrastiert wird) ist immer noch eine Doppelaufgabe, da den Probanden vor der visuellen Aufgabe ein Ton präsentiert wird, auf den hin sie erst entscheiden müssen, ob sie eine motorische Reaktion ausführen oder nicht. Somit wird im GO-NOGO-Kontrast eine Doppelaufgabe mit einer anderen Doppelaufgabe verglichen. Sichtbar aktiviert bleiben nur die Areale, die an der zusätzlichen Handlungsvorbereitung oder -ausführung in GO-Trials beteiligt sind, und die Areale, in denen sich diese Prozesse auswirken, was im Kontext dieser Arbeit relevanter war als die Identifikation doppelaufgaben-relatierter Areale.

Die hier gefundenen Aktivierungsmodulationen in den extrastriären Arealen sind aber auch nicht ganz untypisch für Doppelaufgaben-Studien. Klingberg (2000) zeigte in einem Überblick, dass in mehreren Doppelaufgaben-Experimenten folgendes Aktivierungsmuster zu beobachten war: ein Hirnareal, das von Aufgabe A aktiviert wird, aber nicht von Aufgabe B, zeigt *weniger* Aktivierung, wenn A und B gleichzeitig bearbeitet werden. Auf das hier verwendete Paradigma übertragen heißt das, dass die Areale, die von der visuellen Aufgabe aktiviert werden, aber nicht von der motorischen, weniger aktiviert sind, wenn die visuelle und die motorische Aufgabe gleichzeitig bearbeitet werden. Dieses Muster scheint auf die extrasträren visuellen Areale zuzutreffen. Es fand sich in anderen Studien z.B. auch im auditorischen Cortex und auch in modalitätsspezifischen präfrontalen Arealen (z.B. FEF in visueller Arbeitsgedächtnisaufgabe; Überblick bei Klingberg, 2000). Diese Ergebnisse werden als indirekte Evidenz für Inhibitionsmechanismen interpretiert.

Spiegelt sich der PRP-Effekt in den funktionellen Daten wider? Der PRP-Effekt besteht darin, dass die Beeinträchtigung in der zweiten Aufgabe umso größer wird, je kürzer das SOA zwischen beiden Aufgaben ist. Im Falle des AIB-Effekts ist die visuelle Beeinträchtigung bei

kurzen SOAs am größten. Das spiegelt sich auch in den funktionellen Daten wider. In den *time-course*-Analysen zeigte sich die größte Diskrepanz zwischen GO- und NOGO-Trials bei einer SOA von 200 ms, bei längeren SOAs zeigte sich dieser GO-NOGO-Unterschied nicht mehr. Auch in den *statistical-parametric-map*-Kontrasten fanden sich bei längeren SOAs keine GO-Trial-bedingten Signal-Reduktionen mehr. Die Hypothese, dass sich der PRP-Effekt in der BOLD-Modulation widerspiegelt, konnte somit bestätigt werden.

9.4 Warum könnte eine Wahrnehmungsinhibition sinnvoll sein?

Interferenzeffekte in Doppelaufgaben werden meist mit der Annahme von Kapazitätsbegrenzungen in der Informationsverarbeitung erklärt (Kahneman, 1973; Pashler, 1994; Welford, 1980; Wickens, 1980). Diese Annahme ist auf neuronaler Ebene zunächst einmal nicht ganz plausibel, da hinreichend viele Verbindungen zwischen den beteiligten Neuronenpopulationen vorhanden sind, dass etliche Prozesse parallel ablaufen könnten (siehe auch Neumann, 1992). Im extrastriären visuellen Cortex werden z.B. die verschiedenen visuellen Stimuluseigenschaften, wie Form, Farbe, Bewegung und Kontrast, weitestgehend getrennt in separaten Arealen analysiert, wobei diese Analysen parallel ablaufen. Felleman und Van Essen (1991) haben zwar für die verschiedenen visuellen Areale eine hierarchische Organisationsstruktur herausgestellt. Aber auf vielen Ebenen dieser Hierarchie gibt es mehrere visuelle Areale (bis zu sieben Areale auf einer Stufe), was auf eine stark parallele Verarbeitung hinweist.

Ein möglicher Grund, warum im Gehirn Kapazitätsbegrenzungen oder Inhibitionsmechanismen existieren könnten, ist, dass durch solche Begrenzungen eine *serielle* Verarbeitung erzwungen wird. Dadurch ist es besser möglich, einzelne Ereignisse voneinander zu separieren. Wenn zu viele Prozesse gleichzeitig ablaufen, ist man möglicherweise nicht mehr in der Lage, einzelne Verarbeitungsergebnisse dem entsprechenden Umweltereignis oder der entsprechenden Handlung zuzuordnen. Abgesehen davon ist es wenig sinnvoll, verschiedene Handlungen gleichzeitig zu planen, die ohnehin nicht gleichzeitig ausgeführt werden können, weil z.B. beide Handlungen unterschiedliche Armbewegungen erfordern.

Anstelle einer passiven Kapazitätsbegrenzung scheint es für das visuelle System plausibler, einen aktiven Inhibitionsmechanismus anzunehmen, der zwei mögliche Funktionen erfüllen könnte: Einerseits könnte so ein Mechanismus helfen, verschiedene Ereignisse voneinander zu trennen. Andererseits könnte er dazu dienen, nicht unmittelbar auf jeden neuen visuellen Reiz zu reagieren, während gerade eine andere Handlung geplant wird. Wenn jeder visuelle Stimulus unmittelbar eine Reaktion auslösen würde, käme es entweder zu Konflikten in der Handlungsplanung oder -ausführung oder man hätte größere Probleme längerfristig ein Hand-

lungsziel zu verfolgen, vorausgesetzt der jeweils letzte Handlungsimpuls wäre dominant und würde vorhergehende Handlungsimpulse ablösen.

9.5 Ausblick

Mit den Experimenten dieser Arbeit konnte gezeigt werden, dass handlungsvorbereitende Prozesse einen modulierenden Einfluss auf extrastriäre visuelle Areale ausüben. In zukünftigen Experimenten müsste die Rolle der FEFs in diesem Zusammenhang genauer spezifiziert werden. Die verschiedenen Funktionen der FEFs sind bisher überwiegend bei Affen untersucht worden. Untersuchungen zu den FEFs beim Menschen konzentrierten sich bislang vor allem auf oculomotorische Funktionen. Dabei ist noch unklar, ob die FEFs auch einen Einfluss auf andere motorische Prozesse haben.

Eine kritische Komponente bei Interferenzprozessen zwischen dem motorischen und dem visuellen System könnte in der zeitlichen Struktur der Verarbeitung liegen. Möglicherweise ist nicht nur relevant, *welche* Hirnareale an der Informationsverarbeitung beteiligt sind, sondern auch *wann* welche Hirnareale benötigt werden. Innerhalb des visuellen Systems müsste zunächst geklärt werden, ob man bei einer hierarchischen Modellvorstellung bleiben kann, wie sie die anatomischen Verbindungen nach Felleman und Van Essen (1991) nahelegen, oder ob die visuelle Verarbeitung eher in mehreren Verarbeitungsschleifen stattfindet, an denen jeweils sowohl höhere als auch frühe visuelle Areale beteiligt sind. Letzteres liegt dem Integrierten Modell der visuellen Verarbeitung von Bullier (2001) zugrunde. Die Art und Weise der visuellen Verarbeitung ist relevant, um *top-down*-Einflüsse auf das visuelle System besser einordnen zu können.

Wie in der Einleitung erwähnt, sind Forschungsfragen an den Schnittstellen zwischen den Systemen Motorik, Perzeption und Kognition bisher eher vernachlässigt worden. Eine genauere Untersuchung ihrer gegenseitigen Beeinflussung ist aber wichtig, auch um die Prozesse innerhalb eines Systems besser zu verstehen.

Literatur

Archibald, S., Mateer, C. & Kerns, K. (2001). Utilization behavior: clinical manifestations and neurological mechanisms. *Neuropsychology Review, 11(3)*, 117–130.

Bandettini, P. A. & Ungerleider, L. G. (2001). From neuron to BOLD: new connections. *Nature Neuroscience, 4(9)*, 864–866.

Barceló, F., Suwazono, S. & Knight, R. T. (2000). Prefrontal modulation of visual processing in humans. *Nature Neuroscience, 3(4)*, 399–403.

Bartels, A. & Zeki, S. (2000). The architecture of the colour centre in the human visual brain: new results and a review. *European Journal of Neuroscience, 12*, 172–193.

Boynton, G. M., Engel, S. A., Glover, G. H. & Heeger, D. J. (1996). Linear systems analysis of functional magnetic resonance imaging in human V1. *Journal of Neuroscience, 16*, 4207–4221.

Bremmer, F. & Krekelberg, B. (2003). Seeing and acting at the same time: challenges for brain (and) research. *Neuron, 38(3)*, 367–370.

Bullier, J. (2001). Integrated model of visual processing. *Brain Research Brain Research Review, 36(2-3)*, 96–107.

Bullier, J. (2003a). Communications between cortical areas of the visual system. In L. M. Chalupa & J. S. Werner (Hrsg.), *The Visual Neurosciences* (1. Auflage) Kapitel 33, (S. 522–540). Cambridge: MIT Press.

Bullier, J. (2003b). Hierarchies of cortical areas. In J. H. Kaas & C. E. Collins (Hrsg.), *The Primate Visual System* (1. Auflage), Methods & New Frontiers in Neuroscience Kapitel 8, (S. 181–204). Boca Raton: CRC Press.

Burkhalter, A. & Bernardo, K. (1989). Organization of corticocortical connections in human visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 86(3)*, 1071–1075.

Burr, D., Morrone, M. & Ross, J. (1994). Selective suppression of the magnocellular visual pathway during saccadic eye movements. *Nature, 371(6497)*, 511–513.

Calvert, G. A., Brammer, M. J., Bullmore, E. T., Campbell, R., Iversen, S. D. & David, A. S. (1999). Response amplification in sensory-specific cortices during crossmodal binding. *Neuroreport, 10(12)*, 2619–2623.

Cavada, C. & Goldman-Rakic, P. S. (1989a). Posterior parietal cortex in rhesus monkey: I. Parcellation of areas based on distinctive limbic and sensory corticocortical connections. *Journal of Comparative Neurology, 287(4)*, 393–421.

Cavada, C. & Goldman-Rakic, P. S. (1989b). Posterior parietal cortex in rhesus monkey: II. Evidence for segregated corticocortical networks in linking sensory and limbic areas with the frontal lobe. *Journal of Comparative Neurology, 287(4)*, 422–445.

Chafee, M. V. & Goldman-Rakic, P. S. (1998). Matching patterns of activity in primate prefrontal area 8a and parietal area 7ip neurons during a spatial working memory task. *Journal of Neurophysiology, 79*, 2919–2940.

Chatterjee, S. & Callaway, E. (2003). Parallel colour-opponent pathways to primary visual cortex. *Nature, 426(6967)*, 668–671.

Danielmeier, C., Zysset, S., Müsseler, J. & Von Cramon, D. (2004). Where action impairs visual encoding: an event-related fMRI study. *Brain Research Cognitive Brain Research, 21(1)*, 39–48.

De Jong, R. & Sweet, J. B. (1994). Preparatory strategies in overlapping-task performance. *Perception and Psychophysics, 55(2)*, 142–151.

Dell'Acqua, R. & Jolicoeur, P. (2000). Visual encoding of patterns is subject to dual-task interference. *Memory and Cognition, 28(2)*, 184–191.

D'Esposito, M., Deouell, L. Y. & Gazzaley, A. (2003). Alterations in the BOLD fMRI signal with ageing and disease: a challenge for neuroimaging. *Nature Reviews Neuroscience, 4(11)*, 863–872.

Enns, J. T. & Di Lollo, V. (2000). What's new in visual masking? *Trends in Cognitive Sciences, 4(9)*, 345–352.

Felleman, D. J. & Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex, 1*, 1–47.

Fries, P., Reynolds, J. H., Rorie, A. E. & Desimone, R. (2001). Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention. *Science, 291*, 1560–1563.

Friston, K. J., Fletcher, P., Josephs, O., Holmes, A., Rugg, M. D. & Turner, R. (1998). Event-related fMRI: Characterizing differential responses. *Neuroimage, 7(1)*, 30–40.

Friston, K. J., Holmes, A. P., Worsley, K. J., Poline, J. B., Frith, C. D. & Frackowiak, R. S. J. (1995). Statistical parametric maps in functional imaging: A general linear approach. *Human Brain Mapping, 2*, 189–210.

Galletti, C., Gamberini, M., Kutz, D. F., Fattori, P., Luppino, G. & Matelli, M. (2001). The cortical connections of area V6: an occipito-parietal network processing visual information. *European Journal of Neuroscience, 13*, 1572–1588.

Gegenfurtner, K. & Kiper, D. (2003). The processing of color in extrastriate cortex. In L. M. Chalupa & J. S. Werner (Hrsg.), *The Visual Neurosciences* (1. Auflage) Kapitel 66, (S. 1017–1028). Cambridge: MIT Press.

Grosbras, M. & Paus, T. (2003). Transcranial magnetic stimulation of the human frontal eye field facilitates visual awareness. *European Journal of Neuroscience, 18(11)*, 3121–3126.

Gruber, O. & Goschke, T. (2004). Executive control emerging from dynamic interactions between brain systems mediating language, working memory and attentional processes. *Acta Psychologica (Amst), 115(2-3)*, 105–121.

Heeger, D. J. & Ress, D. (2002). What does fMRI tell us about neuronal activity? *Nature Reviews Neuroscience, 3*, 142–151.

Hellige, J. (1996). Hemispheric asymmetry for visual information processing. *Acta Neurobiologiae Experimentalis (Wars), 56(1)*, 485–497.

Holmes, A. P. & Friston, K. J. (1998). Generalisability, random effects and population interference. *Neuroimage, 7(Suppl.)*, 754.

Hommel, B., Müsseler, J., Aschersleben, G. & Prinz, W. (2001). The Theory of Event Coding (TEC): a framework for perception and action planning. *Behavioral and Brain Sciences, 24(5)*, 849–878.

Huettel, S. A. & McCarthy, G. (2000). Evidence for a refractory period in the hemodynamic response to visual stimuli as measured by MRI. *Neuroimage, 11*, 547–553.

Jiang, Y., Saxe, R. & Kanwisher, N. (2004). Functional magnetic resonance imaging provides new constraints on theories of the psychological refractory period. *Psychological Science, 15(6)*, 390–396.

Johnson-Frey, S. H. (Hrsg.). (2003). *Taking Action: Cognitive Neuroscience Perspectives on Intentional Acts* (1. Auflage). Cambridge, M.A.: MIT press, A. Bradford Book.

Jolicoeur, P. (1999). Dual-task interference and visual encoding. *Journal of Experimental Psychology - Human Perception and Performance, 25(3)*, 596–616.

Kahneman, D. (Hrsg.). (1973). *Attention and effort*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall.

Kanizsa, G. (1979). *Organization in vision: Essays on Gestalt perception*. New York: Praeger.

Kanwisher, N., Kim, J. & Wickens, T. (1996). Signal detection analyses of repetition blindness. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 22(5)*, 1249–1260.

Kastner, S., de Weerd, P., Desimone, R. & Ungerleider, L. (1998). Mechanisms of directed attention in the human extrastriate cortex as revealed by functional MRI. *Science, 282(5386)*, 108–111.

Klingberg, T. (2000). Limitations in information processing in the human brain: neuroimaging of dual task performance and working memory tasks. *Progress in Brain Research, 126*, 95–102.

Lamme, V. & Roelfsema, P. (2000). The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing. *Trends in Neuroscience, 23(11)*, 571–579.

Lhermitte, F. (1983). 'Utilization behaviour' and its relation to lesions of the frontal lobes. *Brain, 106 (Pt 2)*, 237–255.

Logothetis, N., Pauls, J., Augath, M., Trinath, T. & Oeltermann, A. (2001). Neurophysiological investigation of the basis of the fMRI signal. *Nature, 412*, 150–157.

Lohmann, G., Müller, K., Bosch, V., Mentzel, H., Hessler, S., Chen, L., Zysset, S. & von Cramon, D. Y. (2001). Lipsia - a new software system for the evaluation of functional magnetic resonance images of the human brain. *Computerized Medical Imaging and Graphics, 25(6)*, 449–457.

Macaluso, E., Frith, C. D. & Driver, J. (2000). Modulation of human visual cortex by crossmodal spatial attention. *Science, 289*, 1206–1208.

McDonald, J., Teder-Salejarvi, W. & Hillyard, S. (2000). Involuntary orienting to sound improves visual perception. *Nature, 407(6806)*, 906–908.

Mesulam, M. (1998). From sensation to cognition. *Brain, 121 (Pt 6)*, 1013–1052.

Miezin, F. M., Maccotta, L., Ollinger, J. M., Petersen, S. E. & Buckner, R. L. (2000). Characterizing the hemodynamic response: effects of presentation rate, sampling procedure, and the possibility of ordering brain activity based on relative timing. *Neuroimage, 11*, 735–759.

Moore, T. & Armstrong, K. (2003). Selective gating of visual signals by microstimulation of frontal cortex. *Nature, 421(6921)*, 370–373.

Müsseler, J. (2002). Visuelle Wahrnehmung. In J. Müsseler & W. Prinz (Hrsg.), *Allgemeine Psychologie* Kapitel 1a, (S. 15–65). Heidelberg, Berlin: Spektrum Akademischer Verlag.

Müsseler, J., Steininger, S. & Wühr, P. (2001). Can actions affect perceptual processing? *The Quarterly Journal of Experimental Psychology A, 54(1)*, 137–154.

Müsseler, J. & Wühr, P. (2002). Response-evoked interference in visual encoding. In W. Prinz & B. Hommel (Hrsg.), *Attention and Performance XIX: Common mechanisms in perception and action* Kapitel 25, (S. 520–537). Oxford, UK: Oxford University Press.

Müsseler, J., Wühr, P., Danielmeier, C. & Zysset, S. (in press). Action-induced blindness with lateralized stimuli and responses. *Experimental Brain Research*.

Nakamura, K. & Colby, C. (2000). Visual, saccade-related, and cognitive activation of single neurons in monkey extrastriate area V3A. *Journal of Neurophysiology, 84(2)*, 677–692.

Nelson, R. J. (Hrsg.). (2002). *The somatosensory system : deciphering the brain's own body image* (1. Auflage). Methods and New Frontiers in Neuroscience. Boca Raton: CRC Press.

Neumann, O. (1992). Theorien der Aufmerksamkeit: von Metaphern zu Mechanismen. *Psychologische Rundschau, 43*, 83–101.

Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh Inventory. *Neuropsychologia, 9*, 97–113.

Pascual-Leone, A. & Walsh, V. (2001). Fast backprojections from the motion to the primary visual area necessary for visual awareness. *Science, 292*, 510–512.

Pashler, H. (1994). Dual-task interference in simple tasks: Data and theory. *Psychological Bulletin, 116*, 220–244.

Paus, T. (1996). Location and function of the human frontal eye-field: a selective review. *Neuropsychologia, 34(6)*, 475–483.

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

Picard, N. & Strick, P. L. (1996). Motor areas of the medial wall: A review of their location and functional activation. *Cerebral Cortex, 6(3)*, 342–353.

Rees, G., Frith, C. & Lavie, N. (1997). Modulating irrelevant motion perception by varying attentional load in an unrelated task. *Science, 278(5343)*, 1616–1619.

Ress, D. & Heeger, D. (2003). Neuronal correlates of perception in early visual cortex. *Nature Neuroscience, 6(4)*, 414–420.

Rizzolatti, G. & Matelli, M. (2003). Two different streams form the dorsal visual system: anatomy and functions. *Experimental Brain Research, 153(2)*, 146–157.

Rockland, K. S. (2003). Feedback connections: splitting the arrow. In J. H. Kaas & C. E. Collins (Hrsg.), *The Primate Visual System* (1. Auflage), Methods & New Frontiers in Neuroscience Kapitel 16, (S. 387–405). Boca Raton: CRC Press.

Ruge, H. (2004). *Eine Analyse des raum-zeitlichen Musters neuronaler Aktivierung im Aufgabenwechselparadigma zur Untersuchung handlungssteuernder Prozesse*. MPI Series in Human Cognitive and Brain Sciences, 49. Leipzig: MPI for Human Cognitive and Brain Sciences.

Ruthruff, E., Miller, J. & Lachmann, T. (1995). Does mental rotation require central mechanisms? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 21*, 552–570.

Schall, J., Morel, A., King, D. & Bullier, J. (1995). Topography of visual cortex connections with frontal eye field in macaque: convergence and segregation of processing streams. *Journal of Neuroscience, 15(6)*, 4464–4487.

Schall, J. D. (1997). Visuomotor areas of the frontal lobe. In K. S. Rockland, J. H. Kaas & A. Peters (Hrsg.), *Cerebral Cortex: Extrastriate Cortex in Primates*, Band 12 von *Cerebral Cortex* Kapitel 13, (S. 527–638). New York [u.a.]: Plenum.

Schuch, S. & Koch, I. (2004). The costs of changing the representation of action: response repetition and response-response compatibility in dual tasks. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 30(3)*, 566–582.

Sugase, Y., Yamane, S., Ueno, S. & Kawano, K. (1999). Global and fine information coded by single neurons in the temporal visual cortex. *Nature, 400(6747)*, 869–873.

Super, H., Spekreijse, H. & Lamme, V. (2001). Two distinct modes of sensory processing observed in monkey primary visual cortex (V1). *Nature Neuroscience, 4(3)*, 304–310.

Szameitat, A. J. (2003). *Die Funktionalität des lateral-präfrontalen Cortex für die Verarbeitung von Doppelaufgaben*. MPI Series of Cognitive Neuroscience, 32. Leipzig: MPI of Cognitive Neuroscience.

Szameitat, A. J., Schubert, T., Müller, K. & von Cramon, D. Y. (2002). Localization of executive functions in dual-task performance with fMRI. *Journal of Cognitive Neuroscience, 14(8)*, 1184–1199.

Talairach, J. & Tournoux, P. (Hrsg.). (1988). *Co-Planar stereotaxic atlas of the human brain. 3-dimensional proportional system: an approach to cerebral imaging* (1. Auflage). Stuttgart: Thieme.

Thevenaz, P., Blu, T. & Unser, M. (2000). Interpolation revisited. *IEEE Transactions on Medical Imaging, 19(7)*, 739–758.

Thirion, J. P. (1998). Image matching as a diffusion process: An analogy with Maxwell's demons. *Medical Image Analysis, 2*, 243–260.

Thorpe, S. J. & Fabre-Thorpe, M. (2001). Seeking categories in the brain. *Science, 291*, 260–263.

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. *Journal of Neuroscience, 17(18)*, 7060–7078.

Treue, S. (2001). Neural correlates of attention in primate visual cortex. *Trends in Neurosciences, 24(5)*, 295–300.

Welford, A. T. (1980). The single-channel hypothesis. In A. T. Welford (Hrsg.), *Reaction times* (S. 215–252). London: Academic Press.

Wickens, C. D. (1980). The structure of attentional resources. In R. S. Nickerson (Hrsg.), *Attention and performance VIII* (S. 239–257). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates, Inc.

Worsley, K. & Friston, K. (1995). Analysis of fMRI time-series revisited - again. *Neuroimage, 2*, 173–181.

Wühr, P. & Müsseler, J. (2002). Blindness to response-compatible stimuli in the psychological refractory period paradigm. *Visual Cognition*, *9*, 421–457.

Zarahn, E., Aguirre, G. K. & Desposito, M. (1997a). Empirical analyses of BOLD fMRI statistics - I. Spatially unsmoothed data collected under null-hypothesis conditions. *Neuroimage*, *5(3)*, 179–197.

Zarahn, E., Aguirre, G. K. & D'Esposito, M. (1997b). Empirical Analysis of BOLD fMRI Statistics - II. Spatially Smoothed Data Collected under Null-Hypothesis Conditions. *Neuroimage*, *5*, 199–212. FK.

Zeki, S. (1993). *A Vision of the Brain* (1. Auflage), Band 33. Oxford; London; Edinburgh;Boston: Blackwell Scientific Publications.

Zeki, S. (2003a). Improbable areas in color vision. In L. M. Chalupa & J. S. Werner (Hrsg.), *The Visual Neurosciences* (1. Auflage) Kapitel 67, (S. 1029–1039). Cambridge: MIT Press.

Zeki, S. (2003b). Improbable areas in the visual brain. *Trends in Neurosciences*, *26(1)*, 23–26.

Abbildungsverzeichnis

2.1 PRP-Aufgabe von Müsseler und Wühr (2002) 10

3.1 Mediale Ansicht der visuellen Areale 14
3.2 Posteriore Ansicht der visuellen Areale 15
3.3 Corticale Verbindungen der Areale V1 bis V4 17

7.1 Ablauf der Aufgabe in den fMRT-Experimenten 44
7.2 Experiment 1: Behaviorale Ergebnisse 47
7.3 Experiment 1: Aktivierungen der GO- und NOGO-Trials 49
7.4 Experiment 1: Aktivierungen aus dem Kontrast NOGO vs. GO 51
7.5 Experiment 1: Time-course Analysen 54
7.6 Experiment 1: FEF Time-course Analyse 55

8.1 Experiment 2: Behaviorale Ergebnisse 63
8.2 Experiment 2: Aktivierungen aus dem Kontrast NOGO vs. GO 67
8.3 Experiment 2: Time-course Analysen 68

9.1 Gemeinsame Verbindungen der aktivierten Hirnareale zu frontalen und parietalen Arealen 75

Tabellenverzeichnis

3.1 Abkürzungen der visuellen Areale 18

7.1 Experiment 1: Aktivierungen aus dem Kontrast Experimental-Trials vs. Nullevents 50
7.2 Experiment 1: Talairach-Koordinaten aus dem Kontrast NOGO vs. GO 52

8.1 Experiment 2: Aktivierungen aus dem Kontrast Experimental-Trials vs. Nullevents 65
8.2 Experiment 2: Talairach-Koordinaten aus dem Kontrast NOGO vs. GO 66

Curriculum Vitae

Name	Claudia Danielmeier
Geburtsdatum	19. September 1974
Geburtsort	Unna
seit 2002	Doktorandin am Max-Planck-Institut für Kognitions- und Neurowissenschaften, Leipzig
1999 - 2002	Berufstätigkeit als Klinische Neuropsychologin im Neurologischen Rehabilitationszentrum Leipzig
1994 - 1999	Psychologiestudium an der Ruhr-Universität Bochum
1985 - 1994	Ernst-Barlach-Gymnasium in Unna

Dissertationsbezogene bibliographische Daten

Danielmeier, Claudia

NEURONALE GRUNDLAGEN DER INTERFERENZ ZWISCHEN HANDLUNG UND VISUELLER WAHRNEHMUNG

Universität Leipzig, Dissertation

107 Seiten, 92 Literaturangaben, 14 Abbildungen, 5 Tabellen

Referat

Aus behavioralen Experimenten ist bekannt, dass es zu Wahrnehmungsbeeinträchtigungen in visuellen Perzeptionsaufgaben kommt, wenn gleichzeitig eine motorische Handlung geplant oder ausgeführt werden muss (*action-induced blindness*, AIB; z.B. Müsseler & Wühr, 2002). Dieser Effekt wurde in der vorliegenden Arbeit in zwei ereignis-korrelierten funktionellen Magnetresonanztomographie-Experimenten an gesunden Probanden untersucht. Die Probanden absolvierten innerhalb eines Doppelaufgaben-Paradigmas eine motorische GO-NOGO-Aufgabe und eine visuelle Identifikationsaufgabe. So war es möglich, den Einfluss der motorischen Planung und Ausführung auf die visuelle Perzeption zu untersuchen. Es wurden visuell identische Trials miteinander verglichen, die sich darin unterschieden, ob die Probanden zusätzlich eine motorische Reaktion vorbereiten mussten oder nicht (GO-NOGO).

In Experiment 1 musste in der visuellen Identifikationsaufgabe die Richtung von maskierten Pfeilen identifiziert werden. In der Hälfte aller Trials musste zusätzlich eine Handlung in der motorischen Aufgabe ausgeführt werden (GO-Bedingung). Die bildgebenden Daten zeigten, dass die Planung der Handlung in der GO-Bedingung zu einer relativen Reduktion des BOLD-Signals in den extrastriären visuellen Arealen V3/V3A führte. Diese BOLD-Signal-Reduktion ging mit einer reduzierten Wahrnehmungsleistung in der GO-Bedingung einher. Da die visuellen Areale V3/V3A besonders orientierungs- und kontrastsensitiv sind (Tootell et al., 1997), resultierte aus diesem Ergebnis die Hypothese, dass sich die handlungsinduzierte BOLD-Modulation in den Arealen zeigt, die bei der Encodierung der visuellen Stimuli eine wichtige Rolle spielen. Diese Hypothese wurde in einem zweiten Experiment mit farbigen Stimuli geprüft.

In Experiment 2 mussten die Probanden die Farbe von maskierten Ringen identifizieren, wobei bei der Hälfte der Trials wieder eine zusätzliche Handlung ausgeführt werden musste.

Entsprechend der anatomischen Hypothese zeigte sich in diesem Experiment eine handlungsinduzierte BOLD-Modulation in dem farbsensitiven Areal V4.

Somit konnte in dieser Arbeit gezeigt werden, dass die Vorbereitung einer Handlung modulierende Effekte in den extrastriären visuellen Arealen hat, die für die Encodierung des Stimulusmaterials eine wichtige Rolle spielen. Die vorliegenden Daten deuten zudem darauf hin, dass die Modulation der extrastriären Areale durch *backprojections* aus den frontalen Augenfeldern (frontal eye fields, FEF) verursacht wird. Die FEF sind einerseits an Prozessen der visuellen Encodierung beteiligt (Grosbras & Paus, 2003) und haben andererseits Zugriff auf motorische Prozesse (Mesulam, 1998). Die FEF waren in den Experimenten dieser Arbeit unter NOGO-Bedingungen signifikant aktiviert (wenn nur auf den visuellen Stimulus reagiert werden musste), aber die Aktivierungen waren in den GO-Bedingungen signifikant stärker. Dies legt nahe, dass die FEF in GO-Trials zweimal nacheinander, also durch motorische und visuelle Prozesse, aktiviert wurden. Die Annahme, dass die Modulation von den FEF ausgehen könnte, wird unterstützt von der Tatsache, dass die FEF reziprok sowohl mit V3A als auch mit V4 verbunden sind (Felleman & Van Essen, 1991; Schall, 1997) – also genau mit den Arealen, deren Aktivität in den vorliegenden Experimenten moduliert worden ist.

Selbständigkeitserklärung

Hiermit erkläre ich, dass die vorliegende Arbeit ohne unzulässige Hilfe und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt wurde und dass die aus fremden Quellen direkt oder indirekt übernommenen Gedanken in der Arbeit als solche kenntlich gemacht worden sind.

Claudia Danielmeier
Leipzig, 18. Februar 2005

MPI Series in Human Cognitive and Brain Sciences:

1 Anja Hahne

Charakteristika syntaktischer und semantischer Prozesse bei der auditiven Sprachverarbeitung: Evidenz aus ereigniskorrelierten Potentialstudien

2 Ricarda Schubotz

Erinnern kurzer Zeitdauern: Behaviorale und neurophysiologische Korrelate einer Arbeitsgedächtnisfunktion

3 Volker Bosch

Das Halten von Information im Arbeitsgedächtnis: Dissoziationen langsamer corticaler Potentiale

4 Jorge Jovicich

An investigation of the use of Gradient- and Spin-Echo (GRASE) imaging for functional MRI of the human brain

5 Rosemary C. Dymond

Spatial Specificity and Temporal Accuracy in Functional Magnetic Resonance Investigations

6 Stefan Zysset

Eine experimentalpsychologische Studie zu Gedächtnisabrufprozessen unter Verwendung der funktionellen Magnetresonanztomographie

7 Ulrich Hartmann

Ein mechanisches Finite-Elemente-Modell des menschlichen Kopfes

8 Bertram Opitz

Funktionelle Neuroanatomie der Verarbeitung einfacher und komplexer akustischer Reize: Integration haemodynamischer und elektrophysiologischer Maße

9 Gisela Müller-Plath

Formale Modellierung visueller Suchstrategien mit Anwendungen bei der Lokalisation von Hirnfunktionen und in der Diagnostik von Aufmerksamkeitsstörungen

10 Thomas Jacobsen

Characteristics of processing morphological structural and inherent case in language comprehension

11 Stefan Kölsch

Brain and Music
A contribution to the investigation of central auditory processing with a new electrophysiological approach

12 Stefan Frisch

Verb-Argument-Struktur, Kasus und thematische Interpretation beim Sprachverstehen

13 Markus Ullsperger

The role of retrieval inhibition in directed forgetting – an event-related brain potential analysis

14 Martin Koch

Measurement of the Self-Diffusion Tensor of Water in the Human Brain

15 Axel Hutt

Methoden zur Untersuchung der Dynamik raumzeitlicher Signale

16 Frithjof Kruggel

Detektion und Quantifizierung von Hirnaktivität mit der funktionellen Magnetresonanztomographie

17 Anja Dove

Lokalisierung an internen Kontrollprozessen beteiligter Hirngebiete mithilfe des Aufgabenwechselparadigmas und der ereigniskorrelierten funktionellen Magnetresonanztomographie

18 Karsten Steinhauer

Hirnphysiologische Korrelate prosodischer Satzverarbeitung bei gesprochener und geschriebener Sprache

19 Silke Urban

Verbinformationen im Satzverstehen

20 Katja Werheid

Implizites Sequenzlernen bei Morbus Parkinson

21 Doreen Nessler

Is it Memory or Illusion? Electrophysiological Characteristics of True and False Recognition

22 Christoph Herrmann

Die Bedeutung von 40-Hz-Oszillationen für kognitive Prozesse

23 Christian Fiebach

Working Memory and Syntax during Sentence Processing. A neurocognitive investigation with event-related brain potentials and functional magnetic resonance imaging

24 Grit Hein

Lokalisation von Doppelaufgabendefiziten bei gesunden älteren Personen und neurologischen Patienten

25 Monica de Filippis

Die visuelle Verarbeitung unbeachteter Wörter. Ein elektrophysiologischer Ansatz

26 Ulrich Müller

Die katecholaminerge Modulation präfrontaler kognitiver Funktionen beim Menschen

27 Kristina Uhl

Kontrollfunktion des Arbeitsgedächtnisses über interferierende Information

28 Ina Bornkessel

The Argument Dependency Model: A Neurocognitive Approach to Incremental Interpretation

29 Sonja Lattner

Neurophysiologische Untersuchungen zur auditorischen Verarbeitung von Stimminformationen

30 Christin Grünewald

Die Rolle motorischer Schemata bei der Objektrepräsentation: Untersuchungen mit funktioneller Magnetresonanztomographie

31 Annett Schirmer

Emotional Speech Perception: Electrophysiological Insights into the Processing of Emotional Prosody and Word Valence in Men and Women

32 André J. Szameitat

Die Funktionalität des lateral-präfrontalen Cortex für die Verarbeitung von Doppelaufgaben

33 Susanne Wagner

Verbales Arbeitsgedächtnis und die Verarbeitung ambiger Wörter in Wort- und Satzkontexten

34 Sophie Manthey

Hirn und Handlung: Untersuchung der Handlungsrepräsentation im ventralen prämotorischen Cortex mit Hilfe der funktionellen Magnet-Resonanz-Tomographie

35 Stefan Heim

Towards a Common Neural Network Model of Language Production and Comprehension: fMRI Evidence for the Processing of Phonological and Syntactic Information in Single Words

36 Claudia Friedrich

Prosody and spoken word recognition: Behavioral and ERP correlates

37 Ulrike Lex

Sprachlateralisierung bei Rechts- und Linkshändern mit funktioneller Magnetresonanztomographie

38 Thomas Arnold

Computergestützte Befundung klinischer Elektroenzephalogramme

39 Carsten H. Wolters

Influence of Tissue Conductivity Inhomogeneity and Anisotropy on EEG/MEG based Source Localization in the Human Brain

40 Ansgar Hantsch

Fisch oder Karpfen? Lexikale Aktivierung von Benennungsalternativen bei der Objektbenennung

41 Peggy Bungert

Zentralnervöse Verarbeitung akustischer Informationen Signalidentifikation, Signallateralisation und zeitgebundene Informationsverarbeitung bei Patienten mit erworbenen Hirnschädigungen

42 Daniel Senkowski

Neuronal correlates of selective attention: An investigation of electrophysiological brain responses in the EEG and MEG

43 Gert Wollny

Analysis of Changes in Temporal Series of Medical Images

44 Angelika Wolf

Sprachverstehen mit Cochlea-Implantat: EKP-Studien mit postlingual ertaubten erwachsenen CI-Trägern

45 Kirsten G. Volz

Brain correlates of uncertain decisions: Types and degrees of uncertainty

46 Hagen Huttner

Magnetresonanztomographische Untersuchungen über die anatomische Variabilität des Frontallappens des menschlichen Großhirns

47 Dirk Köster

Morphology and Spoken Word Comprehension: Electrophysiological Investigations of Internal Compound Structure

48 Claudia A. Hruska

Einflüsse kontextueller und prosodischer Informationen in der auditorischen Satzverarbeitung: Untersuchungen mit ereigniskorrelierten Hirnpotentialen

49 Hannes Ruge

Eine Analyse des raum-zeitlichen Musters neuronaler Aktivierung im Aufgabenwechselparadigma zur Untersuchung handlungssteuernder Prozesse

50 Ricarda I. Schubotz

Human premotor cortex: Beyond motor performance

51 Clemens von Zerssen

Bewusstes Erinnern und falsches Wiedererkennen:
Eine funktionelle MRT Studie neuroanatomischer Gedächtniskorrelate

52 Christiane Weber

Rhythm is gonna het you.
Electrophysiological markers of rhythmic processing in infants with and without risk for Specific Language Impairment (SLI)

53 Marc Schönwiesner

Functional Mapping of Basic Acoustic Parameters in the Human Central Auditory System

54 Katja Fiehler

Temporospatial characteristics of error correction

55 Britta Stolterfoht

Processing Word Order Variations and Ellipses: The Interplay of Syntax and Information Structure during Sentence Comprehension

MAX PLANCK INSTITUTE FOR HUMAN COGNITIVE AND BRAIN SCIENCES LEIPZIG

Claudia Danielmeier: Neuronale Grundlagen der Interferenz zwischen Handlung und visueller Wahrnehmung. Leipzig: Max Planck Institute for Human Cognitive and Brain Sciences, 2005 (MPI Series in Human Cognitive and Brain Sciences; 56)