

Aus dem

Institut für Medizinische Psychologie der Universität Tübingen

**Asymmetrische Aufmerksamkeitseffekte in der frühen  
visuellen Verarbeitung: Fakt oder Artefakt?**

**Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades  
der Medizin**

**der Medizinischen Fakultät  
der Eberhard Karls Universität  
zu Tübingen**

**vorgelegt von**

**Schönauer-Firle, geb. Schönauer, Mona Sophie Amrei**

**2020**

Dekan: Professor Dr. B. Pichler

1. Berichterstatter: Professor Dr. J. Born
2. Berichterstatter: Professor Dr. A. Bartels

Tag der Disputation: 18.12.2020

Für meine Eltern

## Inhaltsverzeichnis

<b><u>1.</u></b>	<b><u>Einleitung</u></b>	<b><u>6</u></b>
1.1.	Unterschiedliche Verarbeitung der sensorischen Information des oberen und unteren Gesichtsfelds im primären visuellen Kortex .....	6
1.2.	Unterschiede des oberen und unteren Gesichtsfelds .....	9
1.3.	Auswirkungen von Aufmerksamkeit auf die Wahrnehmung .....	11
1.4.	Aufmerksamkeitseffekte in der frühen visuellen Wahrnehmung .....	13
1.5.	Hypothesen und Ziele der Dissertation .....	15
<b><u>2.</u></b>	<b><u>Methoden</u></b>	<b><u>17</u></b>
2.1.	Probanden .....	17
2.2.	Stimuli und deren zeitliche Präsentation .....	17
2.3.	Design und experimenteller Ablauf .....	22
2.4.	Datenaufzeichnung und Analyse .....	24
<b><u>3.</u></b>	<b><u>Ergebnisse</u></b>	<b><u>27</u></b>
3.1.	Probanden und eingeschlossene Fallzahl .....	27
3.2.	Erste Sitzung - Mapping .....	27
3.2.1.	Verhaltensdaten .....	27
3.2.2.	EEG-Daten .....	28
3.3.	Zweite Sitzung - Aufmerksamkeit .....	32
3.3.1.	Verhaltensdaten .....	32
3.3.2.	EEG-Daten .....	32
3.4.	Fragebögen .....	33
<b><u>4.</u></b>	<b><u>Diskussion</u></b>	<b><u>34</u></b>
4.1.	Die frühe visuelle Verarbeitung in Abhängigkeit unterschiedlicher räumlicher Frequenzen .....	34
4.2.	Aufmerksamkeitseffekte auf die C1-Komponente .....	36
4.3.	Conclusio .....	41

## Inhaltsverzeichnis

<b><u>5.</u></b>	<b><u>Zusammenfassung</u></b>	<b><u>42</u></b>
<b><u>6.</u></b>	<b><u>Literaturverzeichnis</u></b>	<b><u>44</u></b>
<b><u>7.</u></b>	<b><u>Erklärung zum Eigenanteil</u></b>	<b><u>52</u></b>
<b><u>8.</u></b>	<b><u>Danksagung</u></b>	<b><u>53</u></b>
<b><u>9.</u></b>	<b><u>Lebenslauf</u></b>	<b><u>54</u></b>

## Abkürzungsverzeichnis

C1	erste Komponente des visuell-evozierten Potentials beim Menschen im Elektroenzephalogramm
cd/m <sup>2</sup>	Candela pro Quadratmeter
cpd	<i>cycles per degree</i> (Perioden pro Grad Schwinkel)
EEG	Elektroenzephalogramm
ERP	<i>event related potential</i> (ereigniskorreliertes Potential)
fMRT	funktionelle Magnetresonanztomographie
ICA	<i>independent component analysis</i> (Unabhängigkeitsanalyse)
ms	Millisekunden
μV	Mikrovolt
RF	räumliche Frequenz
V1	primärer visuelle Kortex, Sehrinde, Area striata, Brodmann-Areal 17

Aus Gründen der erleichterten Lesbarkeit wird in dieser Dissertation bei Personenbezeichnungen ausschließlich die männliche Form angewandt. Diese Verwendung ist geschlechtsunabhängig zu verstehen. Die weibliche Form wird hiermit ausdrücklich miteingeschlossen.

## Abbildungs- und Tabellenverzeichnis

Abbildung 1 Schematische Abbildung der visuellen Reizleitung der beiden visuellen Felder.....	7
Abbildung 2 Polaritätsumkehr der C1-Komponente bei Stimulation der beiden Gesichtsfelder..	8
Abbildung 3 Darstellung von unterschiedlichen räumlichen Frequenzen .....	9
Abbildung 4 Räumliche Frequenzen RF1 (0,5 cpd), RF 2 (1,5 cpd) und RF 3 (2,5 cpd) .....	18
Abbildung 5 Zeitleiste Mapping-Sitzung .....	19
Abbildung 6 Zeitleiste Aufmerksamkeits-Sitzung .....	20
Abbildung 7 Positionierung der Elektroden nach dem internationalen 10-20-System beim EEG .....	25
Abbildung 8 Darstellung der Elektroden-Positionen nach dem internationalen 10-20-System..	25
Abbildung 9 C1-Peak-Amplituden des unteren Gesichtsfelds in Abhängigkeit der räumlichen Frequenzen .....	28
Abbildung 10 C1-Peak-Amplituden des oberen Gesichtsfelds in Abhängigkeit der räumlichen Frequenzen .....	29
Abbildung 11 C1-Peak-Amplituden der beiden Gesichtsfelder in Abhängigkeit der drei räumlichen Frequenzen .....	30
Abbildung 12 Latenzen der C1-Peak-Amplituden der beiden Gesichtsfelder in Abhängigkeit der räumlichen Frequenzen .....	31
Abbildung 13 Maximale C1-Amplituden-Peaks der beiden Gesichtsfelder unter Aufmerksamkeitsanforderung.....	33
Tabelle 1 Farbtabelle der 10 potentiellen Farben der Zielstimuli .....	21
Tabelle 2 Darstellung der Zielstimuli in den zwei unterschiedlichen Aufgabenblöcken mit niedriger und hoher Aufmerksamkeitsanforderung .....	21
Tabelle 3 Eingeschlossene Probandenanzahl .....	27
Tabelle 4 Anzahl der Häufigkeit der räumlichen Frequenzen mit maximaler C1-Amplitude für jedes Gesichtsfeld.....	31

Alle Abbildungen sind von mir selbst erstellt worden. Ihre Vervielfältigung oder Veröffentlichung ist ohne mein Einverständnis nicht gestattet.

# **1. Einleitung**

## **1.1. Unterschiedliche Verarbeitung der sensorischen Information des oberen und unteren Gesichtsfelds im primären visuellen Kortex**

Sensorisch visuelle Informationen des oberen und unteren Teils der Retina werden in verschiedenen Teilen des primären visuellen Kortex verarbeitet (primäre Sehrinde, V1, Area striata, Brodmann-Areal 17). Die vorliegende Studie untersucht Aufmerksamkeitseffekte auf diese unterschiedlichen neuronalen Verarbeitungsorte.

Der primäre visuelle Kortex befindet sich im Okzipitallappen des Großhirns und wird anatomisch durch den Sulcus calcarinus, der orthogonal zum interhemisphärischen Spalt verläuft, in zwei Bereiche getrennt, in die das obere und untere Gesichtsfeld gesondert ihre sensorische Information projizieren (Holmes, 1945). Eine Besonderheit des primären visuellen Kortex ist seine retinotopische Organisation. Retinotopie bedeutet, dass angrenzende Punkte in der Retina auch in angrenzenden Punkten im Kortex abgebildet werden. Aufgrund der Kreuzung der Sehbahn stammen die abgebildeten Informationen dabei jeweils aus der kontralateralen Gesichtsfeldhälfte. Mittels funktioneller Magnetresonanztomographie (fMRT) wurde die Retinotopie auch non-invasiv beim lebenden Menschen bestätigt (Deyoe et al., 1996; Engel, Glover, & Wandell, 1997; Engel et al., 1994; Sereno et al., 1995). Die Fovea centralis der Retina ist als schärfster Punkt des Sehens dabei am stärksten kortikal repräsentiert (kortikale Magnifikation) (Covey & Rolls, 1974; Drasdo, 1977).

Der Nervus opticus kreuzt mit seinen nasalen Anteilen im Chiasma opticum, wird im Corpus geniculatum laterale im Thalamus verschaltet und gelangt schließlich als Radiatio optica in die primäre Sehrinde. Aufgrund der Kreuzung der Sehbahn werden die Informationen des oberen Gesichtsfelds von Neuronen oberhalb des Sulcus calcarinus verarbeitet, die Information des unteren Gesichtsfelds von Neuronen unterhalb des Sulcus calcarinus, mit jeweils entgegengesetzter Polarität der Neurone (siehe Abbildung 1). Dies ist Grundlage der charakteristischen Polaritätsumkehr der C1-Komponente im Elektroenzephalogramm (EEG), die sie von später auftretenden visuell evozierten Komponenten im EEG unterscheidet (Jeffreys & Axford, 1972a, 1972b).



## Einleitung

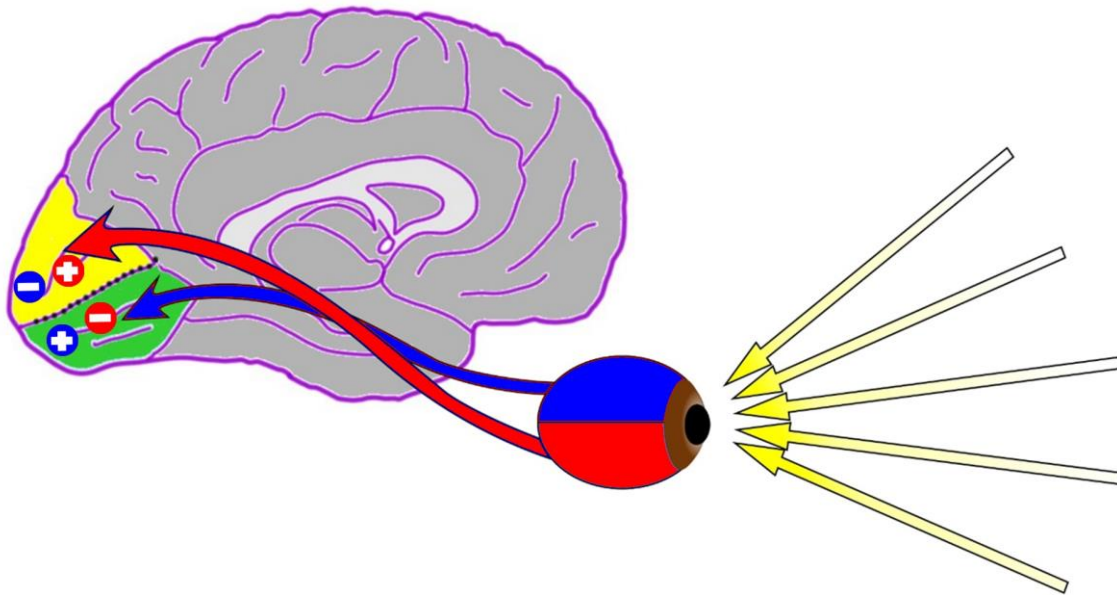


Abbildung 1 Schematische Abbildung der visuellen Reizleitung der beiden visuellen Felder.

Das untere visuelle Feld (blau) wird nach Kreuzung im Chiasma opticum im unteren Anteil der primären Sehrinde im Okzipitallappen verarbeitet (grün), das obere visuelle Feld (rot) nach Kreuzung im oberen Anteil der primären Sehrinde (gelb). Die primäre Sehrinde wird durch den Sulcus calcarinus in die beiden Anteile getrennt. Bei der neuronalen Verarbeitung kommt es zu einer Polaritätsumkehr mit einem negativen Vektor für das obere Gesichtsfeld und einem positiven Vektor für das untere Gesichtsfeld.

Die C1 ist eine der frühesten Komponenten von visuell-evozierten Potentialen im EEG und wurde erstmalig systematisch von Jeffreys und Axford beschrieben und abhängig von der Position des Stimulus im Gesichtsfeld untersucht (Jeffreys & Axford, 1972a, 1972b). Die C1 tritt ca. 50 ms nach Stimulus auf und erreicht ihr Maximum vor 100 ms (I. Clark, Biscay, Echeverria, & Virues, 1995; V. P. Clark, Fan, & Hillyard, 1994; Di Russo, Martinez, & Hillyard, 2003; Di Russo, Martinez, Sereno, Pitzalis, & Hillyard, 2002; Fu, Greenwood, & Parasuraman, 2005; Fu et al., 2008; Gomez Gonzalez, Clark, Fan, Luck, & Hillyard, 1994; Im & Lee, 2006; Jeffreys & Axford, 1972b, 1972a; Kelly, Gomez-Ramirez, & Foxe, 2008; Martínez et al., 1999; Pourtois, Grandjean, Sander, & Vuilleumier, 2004; Pourtois, Rauss, Vuilleumier, & Schwartz, 2008; Proverbio, Del Zotto, & Zani, 2010). Die Stimulation des oberen Gesichtsfelds ruft im EEG eine negative C1-Komponente an zentralen parieto-okzipitalen Elektroden hervor, die des unteren Gesichtsfelds eine positive C1-Komponente (I. Clark et al., 1995; V. P. Clark et al., 1994; Jeffreys & Axford, 1972a) (siehe Abbildung 2). Abhängig von der Position des Stimulus im Gesichtsfeld ergeben sich demzufolge Unterschiede im Kurvenverlauf und in der

## Einleitung

Topografie der visuell-evozierten Potentiale im EEG. Die C1-Komponente wird bei dieser Lokalisation mit ihrer Polaritätsumkehr sichtbar und gilt als Indikator für den Ursprung aus dem primären visuellen Kortex.

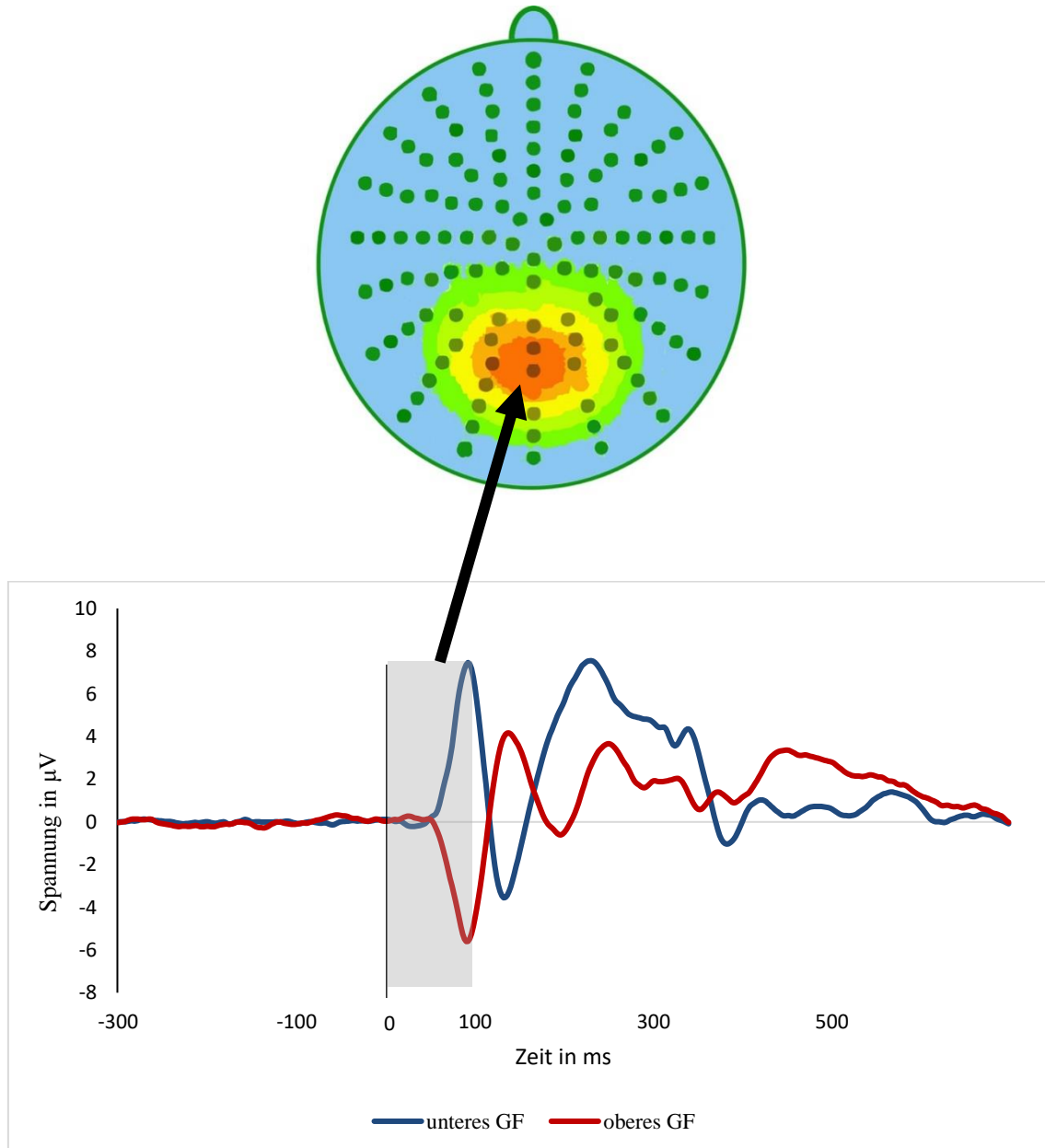


Abbildung 2 Polaritätsumkehr der C1-Komponente bei Stimulation der beiden Gesichtsfelder

Bei Stimuluspräsentation bei 0 ms erfolgt die maximale C1-Peak-Amplitude in einem Zeitfenster von 0-100 ms (grau unterlegt). Oben dargestellt sind die Elektrodenpositionen beim evozierten Potential im genannten Zeitfenster. Aufgrund der unterschiedlichen Verarbeitungsorte in der primären Sehrinde mit unterschiedlich polaren Neuronen, ist die C1-Komponente für das obere Gesichtsfeld negativ und für das untere Gesichtsfeld positiv.

### 1.2. Unterschiede des oberen und unteren Gesichtsfelds

Viele wissenschaftliche Arbeiten beschäftigen sich mit der Fragestellung, ob es anatomische und funktionelle Unterschiede zwischen dem oberen und unteren Gesichtsfeld gibt. Der einheitliche Konsens der Studien bestätigte das Vorhandensein von Unterschieden, die in verschiedenen Aufgaben mit unterschiedlichen Reizeigenschaften beobachtet wurden.

Für die Beschreibung von visuellen Stimuli gibt es in der Wahrnehmungspsychologie die Einheit räumliche Frequenz (RF, spatial frequency) mit der Einheit cpd (cycles per degree; Periode pro Grad bzw. pro Sehwinkel), die beschreibt, wie optisch dicht ein visueller Reiz ist (siehe Abbildung 3). Reize mit hoher räumlicher Frequenz sind detail- und kontrastreich im Gegensatz zu Reizen mit niedriger räumlicher Frequenz. Die Kontrastsensitivität ist daher entscheidend für die Wahrnehmung unterschiedlicher räumlicher Frequenzen. Bei der visuellen Verarbeitung sind die Neurone im Kortex auf bestimmte räumliche Frequenzen unterschiedlich gut spezialisiert (Maffei & Fiorentini, 1973).

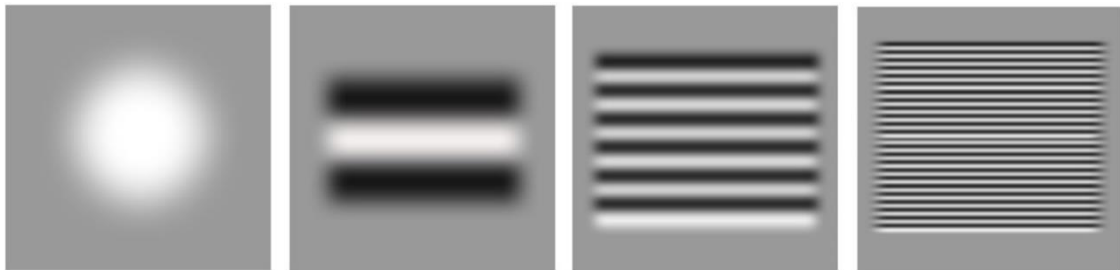


Abbildung 3 Darstellung von unterschiedlichen räumlichen Frequenzen

Abgebildet sind unterschiedliche Gabor-Muster. Von links nach rechts ist eine Zunahme der räumlichen Frequenz mit einer Zunahme der optischen Dichte erkennbar.

Die unterschiedliche Verarbeitung der sensorischen Information aus beiden visuellen Feldern erfolgt bereits auf Ebene der Retina. Skrandies stellte fest, dass beide Retinahälften unterschiedlich sensibel auf Helligkeit und räumliche Frequenz reagieren. Die obere Hälfte bzw. das untere Gesichtsfeld dominiert bezüglich der räumlichen und zeitlichen Auflösung (Previc, 1990; Rezac & Dobkins, 2004; Skrandies, 1987), Farbe (Levine & McAnany, 2005) und Bewegung der Stimuli (Edwards & Badcock, 1993;

## Einleitung

Lakha & Humphreys, 2005; Levine & McAnany, 2005; Raymond, 1994) und das untere Gesichtsfeld ist stärker in der Retina repräsentiert (Skrandies, 1987; Lehmann and Skrandies, 1979; Liu et al., 2006; Talgar and Carrasco, 2002). Ein Verarbeitungsvorteil des unteren Gesichtsfelds zeigte sich in vielen weiteren Studien in Form von schnelleren Reaktionszeiten (um ca. 10 ms) (Payne, 1967; Rezaul K. & Kojima, 2010), sowie kürzeren Latenzen und größeren Amplituden der visuell-evozierten Potenziale (VEP) (Fioretto et al., 1995; Hagler, 2014; Kremláček, Kuba, Chlubnová, & Kubová, 2004; Lehmann & Skrandies, 1979; Levine & McAnany, 2005; McAnany & Levine, 2007; Portin, Vanni, Virsu, & Hari, 1999; Skrandies, 1987). Dieser Verarbeitungsvorteil spiegelt sich in einigen Studien in einer Leistungsverbesserung im unteren Bereich des vertikalen Meridians im Vergleich zu dessen oberem Bereich wider, auch bekannt als vertikale-Meridian-Asymmetrie (Cameron, Tai, & Carrasco, 2002; Carrasco & Williams, 2002; Liu, Heeger, & Carrasco, 2006; Rezaul K. & Kojima, 2010; Talgar & Carrasco, 2002).

Die höhere Ganglienzell- und Photorezeptordichte in der oberen Retinahälfte (Croner & Kaplan, 1995; Curcio & Allen, 1990), sowie die größere neuronale Grundgesamtheit, die das untere Gesichtsfeld in Primaten repräsentiert (Hagler, 2014; Van Essen, Newsome, & Maunsell, 1984) könnten mögliche Ursachen für die beobachteten Unterschiede sein. Nach Hagler sind die größeren Amplituden der visuell evozierten Potentiale anatomisch-funktionell durch die dorsale Lage des Verarbeitungsortes des unteren Gesichtsfelds im Sulcus calcarinus erklärbar. Der Verarbeitungsort läge somit näher an der Schädeloberfläche und damit näher am Sensor eines EEG- oder MEG (Magnetenzephalogramm)-Geräts (Hagler, 2014).

Es gibt evolutionäre Argumente dafür, dass die größere Empfindlichkeit des unteren Gesichtsfelds mit höherer Sehschärfe bei Primaten auf das Arbeiten mit Händen und die zweibeinige Fortbewegung zurück geht (Hafed & Chen, 2016; Marigold & Patla, 2008; Previc, 1990; Timmis, Bennett, & Buckley, 2009). Das obere Gesichtsfeld habe die Aufgabe der visuellen Suche um aufkommende Gefahren zu erkennen (Previc, 1990). Mit anderen Worten erfüllen die beiden Gesichtsfelder das Modell der Nah- und Fernsicht (Christman & Niebauer, 1997; Previc, 1990).

Es gibt Hinweise darauf, dass die beiden Gesichtsfelder ungleich in parvo- und magnozellulären Leitungsbahnen repräsentiert sind (Bruce & Tsotsos, 2006; Christman

& Niebauer, 1997; Previc, 1990). Die Unterschiede der beiden Leitungsbahnen wurden vielfach beschrieben mit schnellleitenden Neuronen in der Retina beim magnozellulären System für Bewegungs- und Umrisswahrnehmung und Spezialisierung auf niedrige räumliche und hohe zeitliche Frequenzen, sowie langsam leitende Axone beim parvozellulären System für Form- und Farbwahrnehmung und Spezialisierung auf hohe räumliche und niedrige zeitliche Frequenzen (Blakemore & Vital-Durand, 1986; Christman & Niebauer, 1997; Derrington, Krauskopf, & Lennie, 1984; Derrington & Lennie, 1984; Dreher, Fukada, & Rodieck, 1976; Kaplan & Shapley, 1982; Marrocco, McClurkin, & Young, 1982; Schiller, 1986; Schiller & Malpeli, 1978). Parvozelluläre Leitungsbahnen projizieren dabei vorwiegend in die visuellen Areale, die mit dem oberen Gesichtsfeld korrespondieren, magnozelluläre Leitungsbahnen vorwiegend mit dem unteren Gesichtsfeld (Bruce & Tsotsos, 2006; Christman & Niebauer, 1997). Weitere Studien belegten, dass die Verarbeitung hoher räumlicher Frequenzen über den parvozellulären Signalweg und die niedriger räumlicher Frequenzen über den magnozellulären Signalweg verläuft (Bruce & Tsotsos, 2006; Christman & Niebauer, 1997; Legge, 1978; Lennie, Pokorny, & Smith, 1993; Leonova, Pokorny, & Smith, 2003; Previc, 1990).

### **1.3. Auswirkungen von Aufmerksamkeit auf die Wahrnehmung**

Unter Aufmerksamkeit versteht man die Fähigkeit des zentralen Nervensystems die Wahrnehmung auf bestimmte Reize zu lenken, um diese detailliert erfassen zu können. In der Psychologie wird auch der Begriff „konzentrierte Bewusstheit“ verwendet (Schüler & Dietz, 2004). Die Steuerung der Aufmerksamkeit in der visuellen Wahrnehmung ist für unsere beschränkte Aufnahmekapazität wichtig, um aus der ständig einwirkenden Reizflut bestimmte Reize herauszufiltern oder auszublenden. Die selektive Aufmerksamkeit beschreibt, dass nur ein bestimmter Reiz beachtet wird und andere Reize ignoriert werden. Eine selektive Manipulation von Aufmerksamkeit erfolgte auch in unserer Studie.

Lavie stellte diesbezüglich die Theorie der Wahrnehmungsanforderung („*perceptual load*“) bei selektiver Aufmerksamkeit auf, die von der Komplexität der Stimuli abhängig ist und besonders die Verarbeitung von aufgabenunrelevanten

## Einleitung

Distraktoren miteinbezieht (Lavie, 2005). Grundlage der Theorie ist unsere begrenzte Wahrnehmungskapazität. Bei hoher Wahrnehmungsanforderung werden vorrangig die aufgabenrelevanten Stimuli verarbeitet und somit schneller entdeckt (frühe Selektion). Aufgabenunrelevante Distraktoren werden dabei nicht verarbeitet, da die volle Wahrnehmungskapazität bereits beansprucht wird. Bei geringer Wahrnehmungsanforderung sind die Wahrnehmungsressourcen nicht erschöpft und es werden Zielstimuli und Distraktoren gleichermaßen verarbeitet (späte Selektion). Eine erhöhte Wahrnehmungslast wird anhand der Stimuluseigenschaften definiert, die erkannt werden müssen.

Vor mehr als hundert Jahren berichtete bereits William James über eine Verbesserung des Signal-Rausch-Verhältnisses bzw. über eine Intensivierung des sensorischen Eindrucks (James, 1890) durch Aufmerksamkeit. Eine Verbesserung der visuellen Leistung durch Aufmerksamkeit stellten Cameron und Kollegen ebenfalls bei einer Orientierungs- und Diskriminationsaufgabe in Form einer geringeren Fehlerquote und schnelleren Antworten fest (Cameron et al., 2002). Aufmerksamkeit wirke dabei als Kontrastverstärker durch Präzisierung der Wahrnehmung und Senkung der Reizschwelle. Die Leistungsverbesserung war nicht Gesichtsfeldbezogen und besonders ausgeprägt bei Stimuli am horizontalen Meridian. Die Verbesserung der Kontrastsensitivität an verschiedenen Positionen im Gesichtsfeld beschrieben auch weitere Studiengruppen (Cameron et al., 2002; Carrasco & McElree, 2001; Talgar & Carrasco, 2002).

In einer Studie von Carrasco und Kollegen überschätzen die Probanden den Kontrast eines Reizes, wenn ihre Aufmerksamkeit auf die Lokalisation gelenkt wurde, wo der Reiz kurz danach erschien. Aufmerksamkeit steigere demnach sowohl die neuronale Antwort, als auch die räumliche Auflösung (Carrasco, Ling, & Read, 2004).

Zugrundliegende Mechanismen der aufmerksamkeitsbedingten Erhöhung der räumlichen Auflösung könnten eine Ausblendung von externen Störreizen (Lu & Doshier, 2000; Palmer, 1994; L. P. Shiu & Pashler, 1995; L. Shiu & Pashler, 1994; Solomon, Lavie, & Morgan, 1997) oder eine Signalverstärkung (Carrasco, Penpeci-talgar, & Eckstein, 2000; Lu & Doshier, 2000) sein. Die Hypothesen konnten bis heute noch nicht eindeutig bestätigt werden. Carrasco und Williams berichteten von einer Signalverstärkung auch ohne vorhandene Störreize (Carrasco & Williams, 2002), was für die Theorie der Signalverstärkung spräche. Die Autoren plädieren für eine Kombination

beider Mechanismen. Die durch Aufmerksamkeit beobachteten Effekte waren umso größer, je geringer die Auflösung der Reize und je dezentraler die Position der Reize waren (Carrasco & Williams, 2002; Yeshurun & Carrasco, 1998, 1999). Abhängig von der Position im visuellen Feld, berichteten Yeshurun und Carrasco von einer Leistungsverschlechterung durch Aufmerksamkeit (Yeshurun & Carrasco, 1998). An peripheren Orten verbesserte Aufmerksamkeit die Leistung, wohingegen sie an zentralen Orten verschlechtert wurde, da die räumliche Auflösung zu hoch war. Eine zu hohe räumliche Auflösung kann daher kontraintuitiv mit einer verminderten Leistung einhergehen. Dies könnte daran liegen, dass die Fovea zentral sensitiver für hohe räumliche Frequenzen ist und die verlängerte neuronale Verarbeitung mit einer Leistungsverschlechterung einhergeht. Eine Leistungsabnahme durch selektive Aufmerksamkeit beschrieb die Arbeitsgruppe um Carrasco in weiteren Studien (Talgar & Carrasco, 2002; Yeshurun & Carrasco, 2000).

### **1.4. Aufmerksamkeitseffekte in der frühen visuellen Wahrnehmung**

Es bestehen unterschiedliche Meinungen darüber, wann im Wahrnehmungsprozess Aufmerksamkeitseffekte sichtbar werden. Lange Zeit galt die frühe visuelle Verarbeitung und die C1-Komponente als resistent gegenüber dem Einfluss durch Aufmerksamkeit (Baumgartner, Groult, Hillyard, & Pitts, 2018; Fu et al., 2008; Handy, Green, Klein, & Mangun, 2001; Heinze et al., 1994; Martínez et al., 1999; Noesselt et al., 2002). Kognitive Prozesse, wie Aufmerksamkeit oder Lernen, ermöglichen eine selektive Verstärkung und Filterung von Reizen (Kandel, Schwartz, & Jessell, 2000), sowie eine Interpretation der Sinneseindrücke (Gerrig & Zimbardo, 2008; Kandel et al., 2000; Müsseler, 2017). Entgegen der Theorie einer ersten Stufe völliger Unbeeinflussbarkeit durch Kognition (Pylyshyn, 1999), gehen Gerrig und Kollegen davon aus, dass Top-down-Prozesse auf allen Stufen der visuellen Verarbeitung nachweisbar sind (Gerrig & Zimbardo, 2008). Bestmann und Kollegen konnten anhand transkranieller Magnetstimulation zeigen, dass räumliche Aufmerksamkeit die Erregbarkeit im primären visuellen Kortex steigert (Bestmann, Ruff, Blakemore, Driver, & Thilo, 2007).

Eine immer größer werdende Anzahl an Studien berichtet darüber, dass die frühe visuelle Verarbeitung durch Aufmerksamkeit (Kelly et al., 2008; Rauss, Pourtois,

## Einleitung

Vuilleumier, & Schwartz, 2009), Emotionen (Halgren, Raij, Marinkovic, Jousmaki, & Hari, 2000; Pourtois et al., 2004; Stolarova, Keil, & Moratti, 2006) und perzeptuelles Lernen (Pourtois et al., 2008) beeinflusst wird. Einige fMRT-Studien zeigten den Einfluss von Aufmerksamkeit auf den primären visuellen Kortex, konnten jedoch nicht differenzieren, ob die frühe oder späte visuelle Verarbeitung betroffen war (Bahrami, Lavie, & Rees, 2007; O'Connor, Fukui, Pinsk, & Kastner, 2002; Pinsk, Doniger, & Kastner, 2004; Schwartz et al., 2005). Anhand von elektrophysiologischen Untersuchungen bei Affen wurde festgestellt, dass Aufmerksamkeit die frühesten Stadien des Sehens beeinflussen kann (Crist, Li, & Gilbert, 2001; C. Gilbert, Ito, Kapadia, & Westheimer, 2000; Ito & Gilbert, 1999; Li, Piëch, & Gilbert, 2006).

Mögliche Gründe für die Annahme der Unbeeinflussbarkeit der C1 durch Aufmerksamkeit waren eine ineffektive Stimuluspräsentation auf der horizontalen Mittellinie (Martínez et al., 1999), unklare Reizunterschiede zwischen Aufmerksamkeitsbedingungen (Fu et al., 2008), oder die Verwendung von relativ klein skalierten Stimuli (Handy et al., 2001), sowie die fehlende Berücksichtigung der hohen Variabilität der individuellen anatomischen Unterschiede des visuellen Kortex (Amunts, Malikovic, Mohlberg, Schormann, & Zilles, 2000; Dougherty et al., 2003). Es zeigte sich nämlich, dass einige Probanden eine atypische Topografie der C1-Komponente aufwiesen. Diese Atypie ist eine Normvariante gesunder Menschen und liegt z.B. an der unterschiedlichen Ausdehnung verschiedener anatomisch-funktioneller Bereiche des visuellen Kortex.

Folgendes Studienprotokoll von Schwartz und Kollegen, das klare Antworten des primären visuellen Kortex unter Aufmerksamkeitsanforderung hervorrief, wurde auch in unserer Studie angewandt. Die Wissenschaftler verwendeten in ihrer fMRT-Studie großskalierte, hochkontrastierte Stimuli, die im oberen oder unteren peripheren Gesichtsfeld präsentiert wurden, während die Probanden zwei Fixierungsaufgaben mit unterschiedlicher Aufmerksamkeitsanforderung zu bewältigen hatten (Schwartz et al., 2005). Die Stimuli im peripheren Gesichtsfeld waren für die Fixierungsaufgabe irrelevant. In nachfolgenden Studien konnte bestätigt werden, dass die beiden Fixierungsaufgaben geeignet sind, um unterschiedliche Aufmerksamkeitslevels zu erreichen (Rauss et al., 2009; Rauss, Pourtois, Vuilleumier, & Schwartz, 2012). Rauss und Kollegen beobachteten mit oben beschriebenem Studienprotokoll im EEG bei hohem



Aufmerksamkeitsbedarf der zentralen Aufgabe für das obere Gesichtsfeld eine verringerte C1-Amplitude auf die im peripheren Gesichtsfeld präsentierten Stimuli. Die peripheren Stimuli erschienen, wenn keine für die Fixierungsaufgabe relevanten Reize gezeigt wurden (Rauss et al., 2009). Mit gleicher Methodik, jedoch mit zeitgleicher Präsentation des zentralen Fixationsreizes und der peripheren Stimuli zeigte sich in einer darauffolgenden Studie, entgegen der bisherigen Ergebnisse, eine Erhöhung der C1-Amplitude bei hoher Aufmerksamkeitsleistung (Rauss et al., 2012). Die Studien zeigten, dass Aufmerksamkeit die C1-Komponente beeinflussen kann und dabei die zeitliche Präsentation der Stimuli eine entscheidende Rolle spielt (Rauss et al., 2009, 2012; Schwartz et al., 2005). Die Ergebnisse der berichteten Studien bilden die Grundlage für das Design unserer Studie.

### **1.5. Hypothesen und Ziele der Dissertation**

Da EEG-Studien nahe legen, dass die Auswirkungen von Aufmerksamkeit auf die C1-Komponente gesichtsfeldspezifisch sind (Rauss et al., 2009), testeten wir die von uns aufgestellte Hypothese, dass asymmetrische Aufmerksamkeitseffekte auf die C1 auf anatomische und funktionelle Unterschiede des visuellen Systems zurückzuführen sind. Wir erwarteten, dass unter Berücksichtigung der individuellen Unterschiede in der C1-Amplitude des primären visuellen Kortex, keine asymmetrischen Aufmerksamkeitseffekte in der frühen visuellen Wahrnehmung auftreten und demnach eine Verringerung der C1-Amplitude in beiden Gesichtsfeldern zu beobachten ist.

Hierfür kartierten wir in einer ersten Sitzung die Reaktionen des visuellen Kortex auf Reize mit drei unterschiedlichen räumlichen Frequenzen, die im oberen oder unteren Gesichtsfeld präsentiert wurden. Aus diesen Daten identifizierten wir eine probandenspezifische räumliche Frequenz für jedes Gesichtsfeld, die maximale C1-Amplituden auslöste. In einer zweiten Sitzung wurden diese probandenspezifischen räumlichen Frequenzen verwendet, während die Probanden in verschiedenen Versuchsblöcken eine Fixierungsaufgabe mit geringer und hoher Aufmerksamkeitsanforderung durchführten.

Da eine systematische Erfassung der frühen Antworten des visuellen Kortex auf die drei in unserer Studie verwendeten räumlichen Frequenzen beim Menschen bisher noch

## Einleitung

nicht durchgeführt wurde, sollte unsere Studie weitere Erkenntnisse bezüglich dieser kortikalen Verarbeitung liefern, besonders in Bezug auf hohe räumliche Frequenzen (Foxy et al., 2008; Musselwhite & Jeffreys, 1985). Unserer Hypothese ist, dass das untere visuelle Feld auf höhere räumliche Frequenzen stärker reagiert und das obere visuelle Feld stärker auf niedrige räumliche Frequenzen. Bezüglich der Latenz der C1-Peak-Amplitude erwarteten wir mit Zunahme der räumlichen Frequenz eine Verlängerung der Latenz in beiden Gesichtsfeldern, wie es bereits beschrieben wurde (Bruce & Tsotsos, 2006; Christman & Niebauer, 1997; Foxy & Simpson, 2002; Previc, 1990; Vuilleumier, Armony, Driver, & Dolan, 2003).

Mit unserer Studie beabsichtigten wir einen Beitrag zur Entkräftung des langjährig bestehenden Dogmas der Unbeeinflussbarkeit der C1-Komponente durch Aufmerksamkeit zu leisten (Baumgartner et al., 2018; Fu et al., 2008; Handy et al., 2001; Heinze et al., 1994; Martínez et al., 1999; Noesselt et al., 2002).

## **2. Methoden**

### **2.1. Probanden**

Die Probanden wurden durch Aushänge an der Universität Tübingen und in der Stadt Tübingen rekrutiert. Potenzielle Teilnehmer wurden bei Interesse telefonisch ausführlich über den Ablauf der Studie informiert und über die Freiwilligkeit der Teilnahme aufgeklärt. Die Studie wurde von der Ethikkommission der Medizinischen Fakultät von Tübingen bewilligt (Ethikvotumnummer 261/2014302).

Insgesamt waren 35 rechtshändige Probanden im Alter zwischen 18 und 36 Jahren mit normalem oder auf normal korrigiertem Sehvermögen für die Studie vorgesehen. Zu den Ausschlusskriterien gehörten Linkshändigkeit, eine korrigierte Sehschärfe von weniger als 100%, eine mittel- oder hochgradige Schwerhörigkeit (Hörverlust über 40%), eine Deuteranopie bzw. Protanopie, eine psychiatrische oder neurologische Störung in der Vorgeschichte, die eine stationäre oder eine über einen Monat andauernde ambulante Behandlung erfordert (wie z.B. Migräne, Epilepsie, Autismus oder Depression), ein Schädel-Hirn-Trauma mit Bewusstseinsverlust oder neurologischen Ausfällen, sowie eine schwere körperliche Erkrankung in den letzten 4 Wochen vor Studienteilnahme mit dem Kriterium einer ärztlich bestätigten Arbeitsunfähigkeit von mehr als einer Woche. Außerdem wurde Koffein- und Alkoholabstinenz an den Untersuchungstagen vorausgesetzt. Nach schriftlicher Einwilligung zur Teilnahme wurden Alter, Geschlecht, Beruf, aktuelle Medikamenteneinnahme und Kopfgröße erfasst.

### **2.2. Stimuli und deren zeitliche Präsentation**

Die Stimuli wurden in zwei Sitzungen auf schwarzem Hintergrund auf einem 19 Zoll LED-Bildschirm (Auflösung 1280 x 1024; Bildwiederholungsrate 60 Hz) bei einem Sichtabstand von 57 cm mit der Software Presentation® Version 16.1 (Neurobehavioral Systems, 2004) dargestellt um eine genaue Synchronisation von Verhaltensexperiment und EEG-Daten zu ermöglichen. Basierend auf Protokollen vorheriger Studien (Pourtois et al., 2008; Rauss et al., 2009, 2012; Rossi & Pourtois, 2012) erstellten wir mithilfe der

## Methoden

Matlab Toolbox Cogent 2000 (Laboratory of Neurobiology, 2013) Stimuli mit drei unterschiedlichen räumlichen Frequenzen (RF): RF 1 mit 0,5 Perioden pro Grad visuellem Winkel (cycles per degree of visual angle, cpd) RF 2 mit 1,5 cpd und RF 3 mit 2,5 cpd (siehe Abbildung 4).

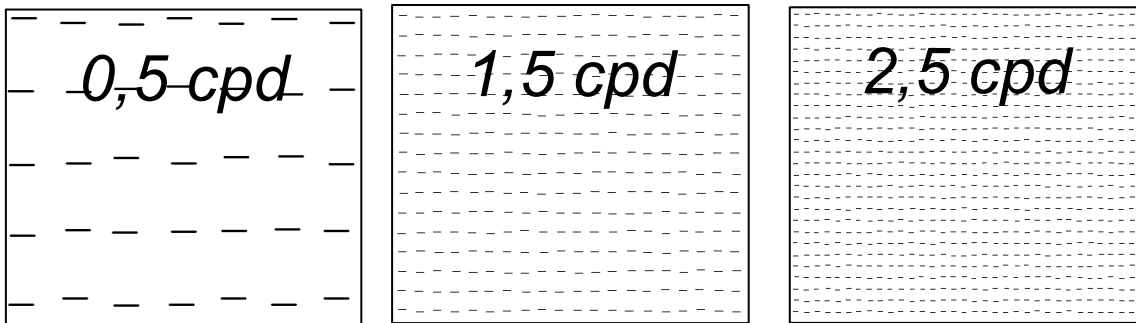


Abbildung 4 Räumliche Frequenzen RF 1 (0,5 cpd), RF 2 (1,5 cpd) und RF 3 (2,5 cpd)

*In der Abbildung sind die drei räumlichen Frequenzen dargestellt, die in unserer Studie angewandt wurden. Die niedrigste Frequenz war RF 1 0,5 cpd, die mittlere RF 2 1,5 cpd und die höchste RF 3 2,5 cpd. Diese wurden im oberen und unteren Gesichtsfeld dargestellt und waren aufgabenunabhängig. Zur deutlicheren Darstellung sind die schwarz-weiß-Werte invertiert.*

Alle peripheren Stimuli waren weiß mit  $96,1 \text{ cd/m}^2$  (Candela pro Quadratmeter) und wurden vor schwarzem Hintergrund mit  $0,21 \text{ cd/m}^2$  präsentiert. Die Stimuli deckten einen Sichtwinkel von  $13,1^\circ$  bis  $10,6^\circ$  pro Quadranten ab. Sowohl der horizontale und vertikale Meridian (15% des Anzeigebereichs), als auch die Bildschirmränder (7,5% des Anzeigebereichs) blieben frei.

Für jede der drei räumlichen Frequenzen wurden 34 unterschiedliche Stimuli jeweils für das obere und das untere Gesichtsfeld erstellt (d.h.  $34 \text{ Stimuli} \times 3 \text{ räumliche Frequenzen} \times 2 \text{ Lokalisationen} = 204 \text{ Stimuli}$  insgesamt).

Die Stimuli erschienen am oberen oder unteren Bildschirmrand in Form von weißen horizontalen Linien und wurden in pseudo-randomisierter Reihenfolge präsentiert, mit nicht mehr als drei aufeinanderfolgenden Stimuli pro Gesichtsfeld und nicht mehr als drei aufeinanderfolgenden Reizen derselben räumlichen Frequenz, um Adaptationseffekte zu verringern (Ofen, Moran, & Sagi, 2007).

## Methoden

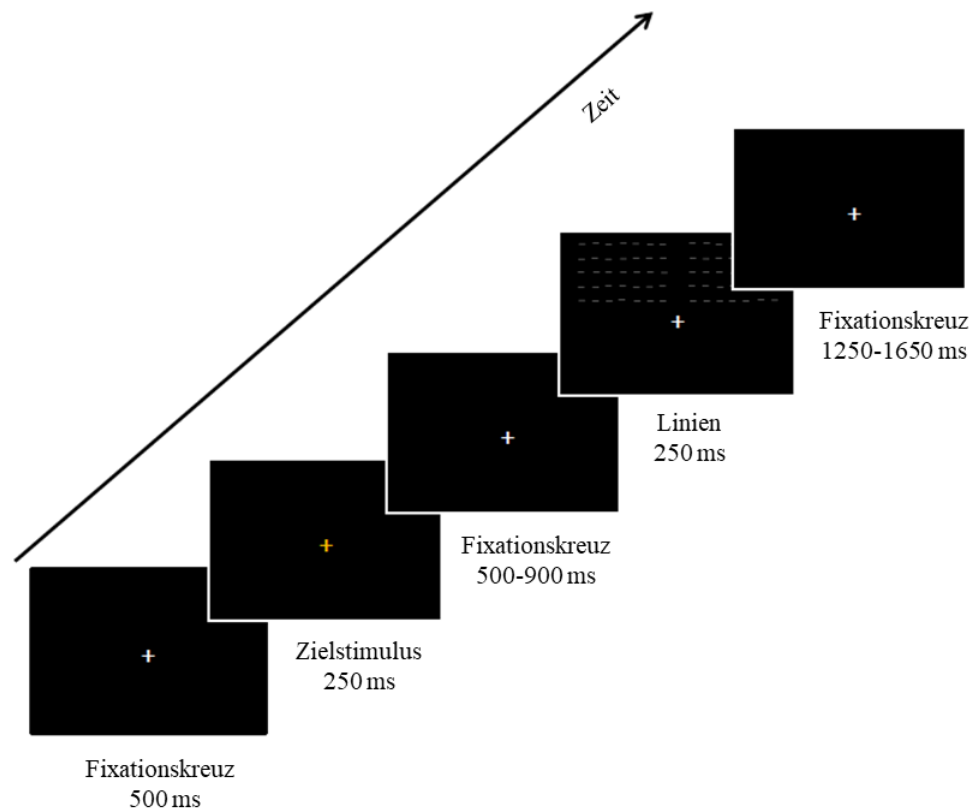


Abbildung 5 Zeitleiste Mapping-Sitzung

Dargestellt ist die Abfolge und Anzeigedauer des Fixationskreuzes, des Zielstimulus, sowie der peripheren Stimuli (Linien) am Computerbildschirm in der ersten Sitzung.

Wie in Abbildung 5 gezeigt, startete jeder Durchgang der ersten Mapping-Sitzung mit einem zentralen Fixationskreuz, das für 500 ms gezeigt wurde. Um die Fixation in der Bildschirmmitte sicherzustellen, veränderte sich in zufällig ausgewählten 20% der Durchgänge die Farbe des Fixationskreuzes zu orange (Zielreiz) oder grün (Distraktor) für 250 ms mit gleicher Wahrscheinlichkeit. Anschließend folgte das weiße Fixationskreuz mit variabler Dauer zwischen 500 und 900 ms. Für 250 ms wurden dann zusätzlich zum Fixationskreuz, entweder im oberen oder im unteren Gesichtsfeld, die bereits beschriebenen peripheren Stimuli pseudozufällig mit einer der drei räumlichen Frequenzen gezeigt. Abschließend wurde für 1250 - 1650 ms erneut das Fixationskreuz allein präsentiert, bevor der nächste Durchgang begann. Die zeitlich variablen Episoden der anfänglichen Fixierungsperiode sowie des Intervalls zwischen den Durchgängen wurden zufällig aus einer gleichmäßigen Verteilung ausgewählt.

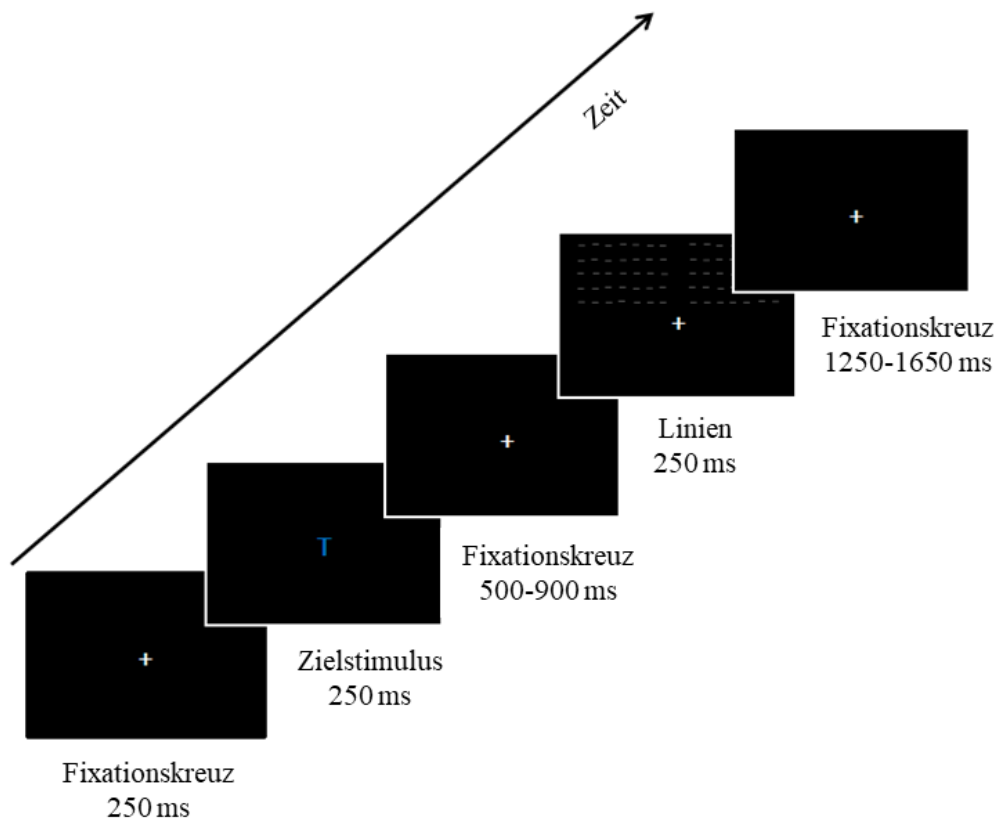


Abbildung 6 Zeitleiste Aufmerksamkeits-Sitzung











Dargestellt ist die Abfolge und Anzeigedauer des Fixationskreuzes, des Zielstimulus, sowie der peripheren Stimuli (Linien) am Computerbildschirm in der zweiten Sitzung.

In der zweiten Aufmerksamkeit-Sitzung wurde wieder, wie aus Abbildung 6 ersichtlich, zu Beginn das weiße Fixationskreuz für 250 ms präsentiert. Es folgte daraufhin ein T-förmiger Zielreiz für 250 ms in zehn potenziellen Farben (siehe Tabelle 1) und in zwei Orientierungen (aufrecht oder auf dem Kopf stehend). Der Zielreiz erschien in zwei experimentellen Blöcken in Form einer Fixierungsaufgabe mit unterschiedlicher Aufmerksamkeitsanforderung. Niedrige Aufmerksamkeitsanforderung erforderte die Einzelmerkmalserkennung Farbe, hohe Aufmerksamkeitsanforderung erforderte die Verknüpfung Farbe und Orientierung (siehe Tabelle 2), wie bereits in vorherigen Studien beschrieben (Rauss et al., 2009, 2012; Schwartz et al., 2005)

## Methoden


*Tabelle 1 Farbtabelle der 10 potentiellen Farben der Zielstimuli*

*In der Tabelle sind die 10 möglichen Farbtöne der Zielstimuli mit ihren jeweiligen Farbcodes (RGB) aufgeführt.*

deep pink: 255, 20, 147	
blue: 0, 0, 255	
yellow: 255, 255, 0	
red: 255, 0, 0	
green: 5, 205, 50	
dark orange: 255, 140, 0	
purple: 125, 38, 205	
cyan: 0, 255, 255	
light coral: 240, 128, 128	
dark green: 0, 100, 0	

*Tabelle 2 Darstellung der Zielstimuli in den zwei unterschiedlichen Aufgabenblöcken mit niedriger und hoher Aufmerksamkeitsanforderung*

*In der Tabelle sind die T-förmigen Zielreize in den beiden Aufgabenblöcken mit unterschiedlicher Aufmerksamkeitsanforderung zu sehen. Niedrige Aufmerksamkeit erforderte die Einzelmerkmalerkennung Farbe, hohe Aufmerksamkeit erforderte die Verknüpfung Farbe und Orientierung.*

Niedrige Aufmerksamkeit		
Hohe Aufmerksamkeit		

Nach einer variablen Dauer von 500 - 900 ms wurde anschließend zusammen mit dem Fixationskreuz nur die räumliche Frequenz, die nach Auswertung der EEG-Daten der ersten Sitzung die höchste C1-Amplitude hervorgerufen hatte, für jeden Proband im oberen und unteren Gesichtsfeld aufgabenunabhängig verwendet (zur Auswahl der Stimuli siehe 1. Einleitung, 1.5. Hypothesen und Ziele der Dissertation). Die peripheren Stimuli erschienen zusammen mit dem weißen Fixationskreuz für 250 ms. Die beiden Blöcke wechselten sich mit randomisierten Startbedingungen unter den Probanden ab. Nach einer variablen Dauer von 1250 - 1650 ms der Präsentation des Fixationskreuzes startete der nächste Durchgang. Der Bildschirmhintergrund blieb während der Dauer beider Sitzungen schwarz.

### **2.3. Design und experimenteller Ablauf**

Unser EEG-Experiment bestand aus zwei Sitzungen, die im Abstand von mindestens einer und maximal vier Wochen absolviert wurden. In beiden Sitzungen absolvierten die Probanden eine Fixierungsaufgabe in der Bildschirmmitte am Computer. In der ersten Mapping-Sitzung untersuchten wir die Reaktionen des visuellen Kortex anhand der C1-Komponente auf drei unterschiedliche räumliche Frequenzen (0,5 cpd, 1,5 cpd und 2,5 cpd) (Auswahl siehe 2. Methoden, 2.2. Stimuli und deren zeitliche Präsentation) die entweder im oberen oder unteren Gesichtsfeld präsentiert wurden. Aus diesen Daten identifizierten wir für jeden Probanden und für jedes Gesichtsfeld eine individuelle räumliche Frequenz, die maximale C1-Amplituden auslöste. In der zweiten Sitzung wurde ausschließlich diese individuelle räumliche Frequenz aufgabenunabhängig verwendet, während die Probanden eine Fixierungsaufgabe mit niedriger und hoher Aufmerksamkeitsanforderung in zwei experimentellen Blöcken durchführten, basierend auf dem bereits beschriebenen Studienprotokoll von Schwartz und Kollegen (Schwartz et al., 2005), (siehe auch 2. Methoden, 2.2. Stimuli und deren zeitliche Präsentation).

Die erste Sitzung basierte auf einem drei (räumliche Frequenzen) x zwei (unteres und oberes Gesichtsfeld) Innersubjektdesign und die räumlichen Frequenzen und die Gesichtsfelder waren die unabhängigen Variablen. Die zweite Sitzung basierte auf einem zwei (unteres und oberes Gesichtsfeld) x zwei (hohe versus niedrige Aufmerksamkeitsanforderung) Innersubjektdesign. Die unabhängigen Variablen waren



## Methoden

die individuelle räumliche Frequenz und die zweistufige Innersubjektvariable Aufmerksamkeit.

Die erste Sitzung war in neun Blöcke mit jeweils 75 Durchgängen eingeteilt. Ein Block dauerte etwa vier Minuten. Die zweite Aufmerksamkeits-Sitzung bestand aus zehn Blöcken mit je 120 Durchgängen mit ca. 5-minütiger Block-Dauer.

In beiden Sitzungen war die Aufgabe der Probanden, bei bestimmten Zielreizen (siehe 2. Methoden 2.2. Stimuli und deren zeitliche Präsentation) so schnell und so richtig wie möglich mit der Null-Taste der Zehnertastatur einer deutschen QWERTZ-Standardastatur zu reagieren. Auf andere Farben und Orientierungen sollten sie nicht reagieren. Um welche Zielreize es sich handelte, wurde in Form eines Textes und einer Abbildung am Bildschirm mitgeteilt. Zu Beginn der zweiten Sitzung wurde eine Farbübersicht der zehn potenziellen Farbtöne der Stimuli gezeigt. Die peripher präsentierten Stimuli waren in beiden Sitzungen aufgabenunabhängig und die Probanden wurden angewiesen, diese zu ignorieren.

Für beide Sitzungen wurden die Probanden in einen ruhigen Raum mit konstanten Lichtverhältnissen platziert und vor Beginn des Experiments nach ihrer Stimmung und ihrer körperlichen Befindlichkeit anhand der Fragebögen „Mehrdimensionale Befindlichkeitsfragebogen – Kurzform A (MDBF-K)“ und „Befindlichkeitsskala“ befragt. Dann wurde den Probanden eine EEG-Kappe entsprechend ihrer Kopfgröße aufgesetzt und das Signal jeder einzelnen Elektrode an der Kopfhaut überprüft. Eine Kinn-Stütze wurde verwendet, um einen stabilen Sichtabstand zum Bildschirm zu erreichen. Die Probanden wurden instruiert, sich nur auf die Mitte des Bildschirms zu konzentrieren und die peripheren Linien zu ignorieren. Um Artefakte im EEG-Signal zu vermeiden, sollten die Probanden möglichst ruhig sitzen, versuchen den Körper (v.a. Beine, Arme und Kiefer) nicht anzuspannen und so wenig wie möglich zu blinzeln.

Um Ermüdungseffekte zu minimieren, gab es in beiden Sitzungen zwischen den Blöcken eine programmierte Pause von 30 s. Nach den Pausenintervallen konnten die Probanden den nächsten Block selbst initiieren und bei Bedarf längere Pausen einlegen. Am Ende jedes Blocks erschien die Fehleranzahl bei der Aufgabe zur Leistungskontrolle und es erfolgte ein mündliches Feedback zur Datenqualität durch den Untersucher. Die gesamte Aufnahmedauer einschließlich Pausen in der ersten Sitzung betrug etwa 40 min, in der zweiten Sitzung etwa 90 min. Nach Abschluss jeder Sitzung wurden die Probanden

systematisch bezüglich ihrer subjektiv eingeschätzten Leistung, ihrer Aufmerksamkeit während der Aufgabe und ihrer Ablenkung durch die peripher gezeigten Linien befragt. Nach der zweiten Sitzung wurde zusätzlich der Fragebogen „Attentional Control Scale“ in englischer Sprache vorgelegt, um die subjektive Aufmerksamkeitskapazität im Alltag zu erfassen.

### **2.4. Datenaufzeichnung und Analyse**

Das EEG-Signal wurde von 129 Elektroden aufgezeichnet, die nach einem modifizierten 10-10-Schema (siehe Abbildung 7 und Abbildung 8) mittels HydroCel Geodesic Sensor Net angebracht wurden (Electrical Geodesics Inc., 2015). Das Signal wurde kontinuierlich mit 500 Hz gesampelt und auf den Vertex (Scheitelpunkt) bezogen. Die Impedanzen wurden gemäß den Empfehlungen des Herstellers unter 100 k $\Omega$  gehalten. Die Datenqualität wurde während des gesamten Experiments überprüft und Impedanzschwächen bei unzureichender Datenqualität zwischen den Blöcken z.B. mit erneutem Auftragen von Elektrodengel behoben.

Die Rohdaten wurden mithilfe der Matlab FieldTrip-Toolbox (Oostenveld, Fries, Maris, & Schoffelen, 2011) konvertiert und hochpassgefiltert (0,1 Hz). Mit BrainVision Analyzer 2.1 (BrainProducts, München, Deutschland) wurden die Daten dann bei 70 Hz tiefpassgefiltert und ein Notchfilter bei 50 Hz angewandt. Eine unabhängige Komponentenanalyse (Independent Component Analysis, ICA) wurde verwendet, um Augenartefakte (Blinzeln und Sakkaden) zu korrigieren und andere Artefakte (z. B. Herzschlag) eindeutig zu identifizieren. Pausen und Episoden mit starken Artefakten (z.B. starke Drifts) wurden vor der Anwendung der ICA ausgeschlossen. Nach der Eliminierung von Artefakten durch die ICA wurden verbliebene Artefakte auf Grundlage folgender Kriterien semiautomatisch identifiziert und ausgeschlossen: maximal zulässige Spannungsunterschiede 50  $\mu$ V / ms, maximale Spannungsdifferenzen 200  $\mu$ V / 200ms, minimal / maximal zulässige Amplitude -100 / + 100  $\mu$ V, minimale Spannungsdifferenz 0,5  $\mu$ V / 100 ms.

## Methoden

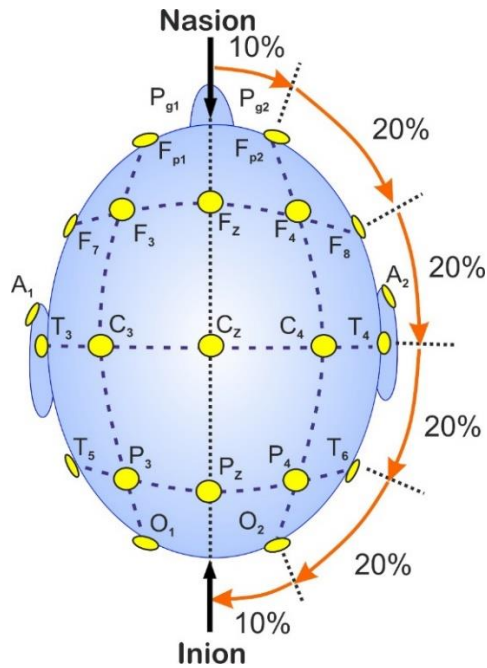


Abbildung 7 Positionierung der Elektroden nach dem internationalen 10-20-System beim EEG

Dargestellt ist das 10-20-System beim EEG, welches eine Standardisierung der Maße des Kortex ermöglicht. Dabei wird der Abstand zwischen Nasion und Inion als 100 % angesehen, sowie der Abstand zwischen den Ohren (präaurikulär). Diese werden in 10%- und 20%-Anteile aufgeteilt. Anhand dieser Aufteilung werden die Elektroden an der Kortexoberfläche angebracht. In unserer Studie wurde ein modifiziertes 10-10-System angewandt, in dem die Elektroden enger bestückt sind.

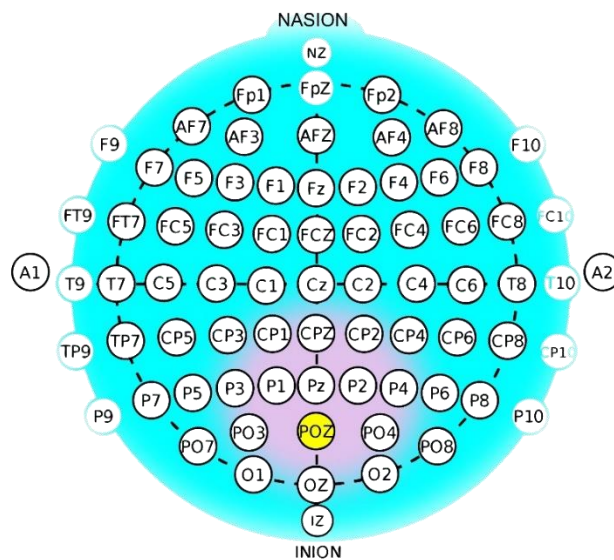


Abbildung 8 Darstellung der Elektroden-Positionen nach dem internationalen 10-20-System

In Anlehnung an das von uns benutzte EGI-EEG-System mit 129 Elektroden sind die Elektrodenpositionen mit dem rötlich hervorgehoben Bereich des primären visuellen Kortex dargestellt, dessen Elektroden um die POZ (entsprechend der Elektrode E72) speziell für die Analyse visueller Verarbeitung wichtig sind.

## Methoden

Durchschnittlich wurden  $2,4 \pm 0,55\%$  der Durchgänge pro Proband ausgeschlossen. Anschließend wurden alle Kanäle auf die gemittelten Mastoiden referenziert und Elektroden mit unzureichender Signalqualität mit einem sphärischen Splines-Verfahren vierter Ordnung (4th-order spherical-splines procedure) interpoliert, wie es in BrainVision Analyzer implementiert ist. Zur Berechnung der ERPs wurden Epochen von -200 bis +800 ms um den Beginn der Präsentation der peripheren Linien extrahiert und durch Subtraktion des Mittelwerts über die Baseline-Periode (-200 bis 0 ms) korrigiert. Die Durchschnittswerte für jede Bedingung wurden getrennt berechnet (siehe 2. Methoden, 2.3. Design und experimenteller Ablauf).

Die C1-Komponente wurde bei jedem Probanden auf der Grundlage ihrer Polarität, ihrer topografischen Eigenschaften und ihrer Latenz (Auftritt 60-120 ms nach Stimulusbeginn) identifiziert. Peak-Amplituden und Latenzen wurden an einzelnen Elektroden gemessen und maximale C1-Amplituden durch visuelle Inspektion der einzelnen ERPs für jeden Probanden und für jede Bedingung ermittelt. Dieser Ansatz erlaubte es uns, Probanden mit atypischer C1-Topografie miteinzuschließen.

Latenzwerte für Antworten des unteren Gesichtsfelds wurden durch Subtraktion von 8 ms korrigiert, um die mittlere Verzögerung zwischen der Reizdarstellung in der oberen und unteren Hälfte des Computerbildschirms bei 60 Hz zu berücksichtigen.

Es wurden Varianzanalysen (analysis of variance, ANOVA) mit wiederholten Messungen der Amplituden- und Latenzwerte und abschließend Post-hoc-t-Tests durchgeführt. Das Signifikanzniveau wurde auf 5 % gesetzt, die Testung erfolgte 2-seitig. Für Analysen, die C1-Amplitudenwerte aus den Positionen des unteren und des oberen Gesichtsfelds enthielten, wurden diese für das obere Gesichtsfeld invertiert, da sie im EEG eine negative Oberflächenspannung hervorrufen.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1. Probanden und eingeschlossene Fallzahl

Es wurden 35 normalgesunde Probanden (davon 27 Frauen), zwischen 18 und 32 Jahren getestet. Nach der ersten Sitzung mussten sechs Probanden aufgrund ungenügender EEG-Datenqualität (z.B. starke Drifts, ausgedehnte Muskelartefakte oder übermäßige Augenbewegungen), aufgrund einer atypischen C1 oder aufgrund zu hoher Fehlerquoten in der Aufgabe ausgeschlossen werden. Von den verbliebenen 29 Probanden in der zweiten Sitzung, mussten drei weitere Probanden wegen einer hohen Fehleranzahl in der Aufgabe, einer schlechten Datenqualität oder wegen berichteter Spannungskopfschmerzen ausgeschlossen werden. Insgesamt wurden die Datensätze von 26 Probanden (davon 20 Frauen, 78 %), die beide Sitzungen erfolgreich absolvierten, in unsere weiteren Analysen miteingeschlossen.

*Tabelle 3 Eingeschlossene Probandenanzahl*

Probandenanzahl	Geschlecht	Alter Durchschnitt	Alter Median	Alter Spannweite
N = 26	w:m = 20:6	23,62 (SD 3,58)	23	18-32

*Aus der Tabelle sind die 26 Probanden, die in die Auswertung der Daten eingeschlossen wurden, deren Geschlechterverteilung, sowie der Durchschnitt, der Median und die Spannweite des Alters ersichtlich.*

#### 3.2. Erste Sitzung - Mapping

##### 3.2.1. Verhaltensdaten

Die Auswertung der Datensätze der 26 Probanden zeigte, dass alle Probanden eine geringe Fehlerquote in der Farberkennungsaufgabe mit  $1,2 \pm 1,8$  % (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung) hatten. Die von ihnen erwarteten Reaktionen in der Aufgabe wurden mit  $0,8 \pm 1,3$  % der Fälle sehr selten versäumt. Die durchschnittliche Reaktionszeit für korrekte Reaktionen war  $486 \pm 36$  ms.

### 3.2.2. EEG-Daten

Für alle 26 Probanden wurde eine klare C1-Komponente für jede räumliche Frequenz sowohl im unteren als auch im oberen Gesichtsfeld identifiziert (siehe Abbildung 9 und Abbildung 10). Die gemittelten Daten zeigten ein C1-Amplituden-Maximum an der Elektrode E 72 (POz) (siehe Abbildung 8).

Ein Vergleich der C1-Amplituden-Maxima innerhalb der Probanden und innerhalb der Gesichtsfeldpositionen, sowie zwischen den räumlichen Frequenzen zeigte nur geringfügige topografische Verschiebungen.

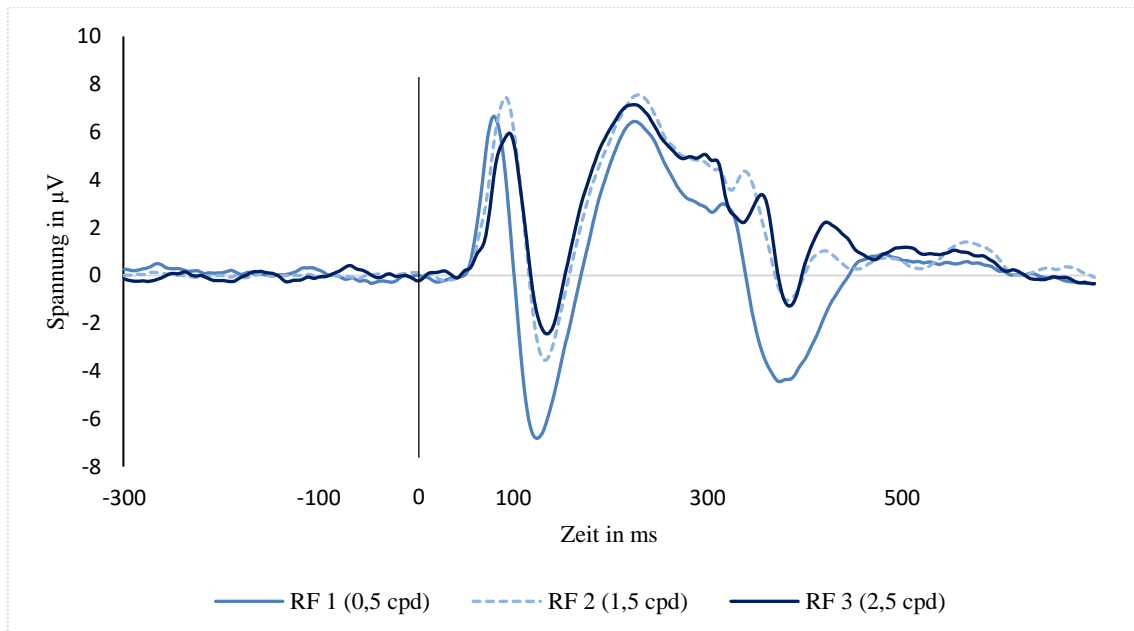


Abbildung 9 C1-Peak-Amplituden des unteren Gesichtsfelds in Abhängigkeit der räumlichen Frequenzen

In diesem Diagramm sind exemplarisch die maximalen Amplitudenwerte der C1-Komponente des unteren Gesichtsfelds in Abhängigkeit der drei räumlichen Frequenzen (RF 1 0,5 cpd, RF 2 1,5 cpd, RF 3 2,5 cpd) anhand der Elektrode E 72 dargestellt. Eine klare Polaritätsumkehr der C1 ist ersichtlich und die Peak-Amplitude liegt kurz vor 100 ms.

## Ergebnisse

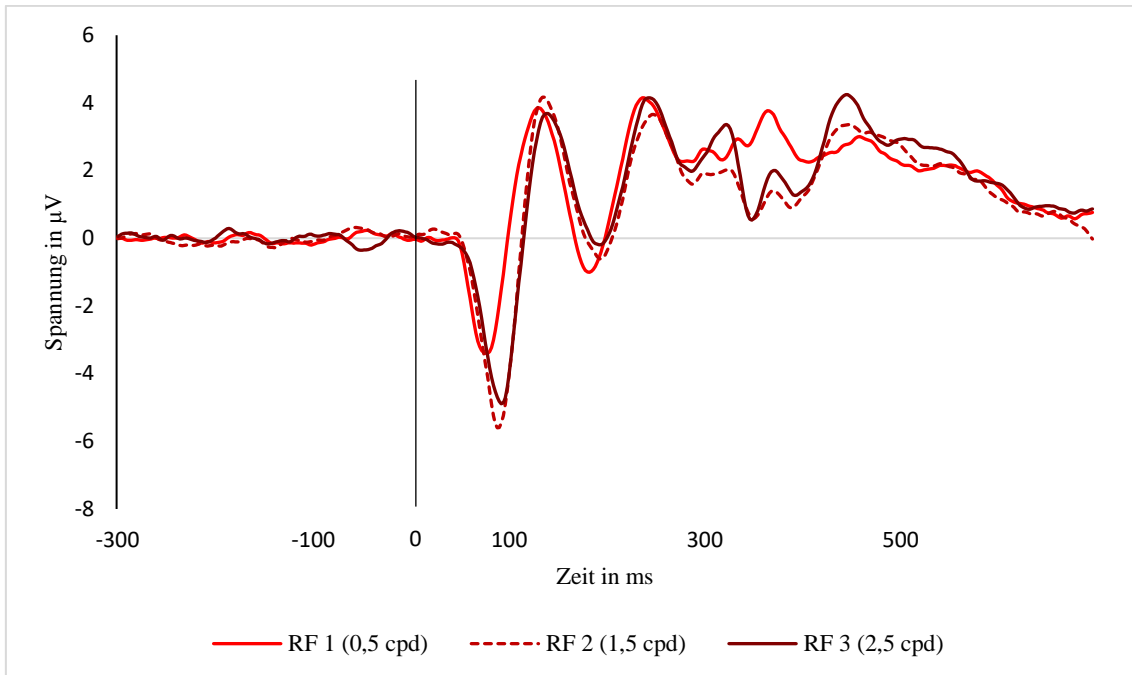


Abbildung 10 C1-Peak-Amplituden des oberen Gesichtsfelds in Abhängigkeit der räumlichen Frequenzen

In diesem Diagramm sind exemplarisch die maximalen Amplitudenwerte der C1-Komponente des oberen Gesichtsfelds in Abhängigkeit der drei räumlichen Frequenzen (RF 1 0,5 cpd, RF 2 1,5 cpd, RF 3 2,5 cpd) anhand der Elektrode E 72 dargestellt. Eine klare Polaritätsumkehr der C1 ist ersichtlich und die Peak-Amplitude liegt kurz vor 100 ms.

### Amplitudenwerte

Die ANOVA zur Untersuchung der C1-Amplituden der beiden visuellen Felder auf die räumlichen Frequenzen zeigte einen signifikanten Effekt  $F(1,50) = 8,50$ ,  $p = 0,0054$ .

Für das obere Gesichtsfeld zeigte sich beim Vergleich der Amplitudenwerte in Abhängigkeit der räumlichen Frequenzen eine signifikante Unterscheidung von RF 1 ( $4,36 \pm 2,54 \mu\text{V}$ ) zu RF 2 ( $6,65 \pm 3,28 \mu\text{V}$ ) und RF 3 ( $6,14 \pm 3,46 \mu\text{V}$ ) mit  $t(25) = -7,20$ ,  $p < 0,001$  für RF 1 zu RF 2 und mit  $t(25) = 3,76$ ,  $p = 0,003$  für RF 1 zu RF 3. RF 2 zu RF 3 zeigte keinen signifikanten Unterschied mit  $t(25) = 1,34$ ,  $p = 0,577$ .

Für das untere Gesichtsfeld zeigte sich für RF 2 ( $8,85 \pm 3,59 \mu\text{V}$ ) eine signifikante Unterscheidung in der Amplitude zu RF 3 ( $7,57 \pm 3,19 \mu\text{V}$ ) mit  $t(25) = -1,92$ ,  $p < 0,001$ . Für RF 2 zu RF 1 ( $7,98 \pm 3,19 \mu\text{V}$ ) mit  $t(25) = -1,92$ ,  $p = 0,201$  und für RF 1 zu RF 3 mit  $t(25) = -0,79$ ,  $p = 1,000$  zeigten sich keine signifikanten Unterscheidungen.

## Ergebnisse

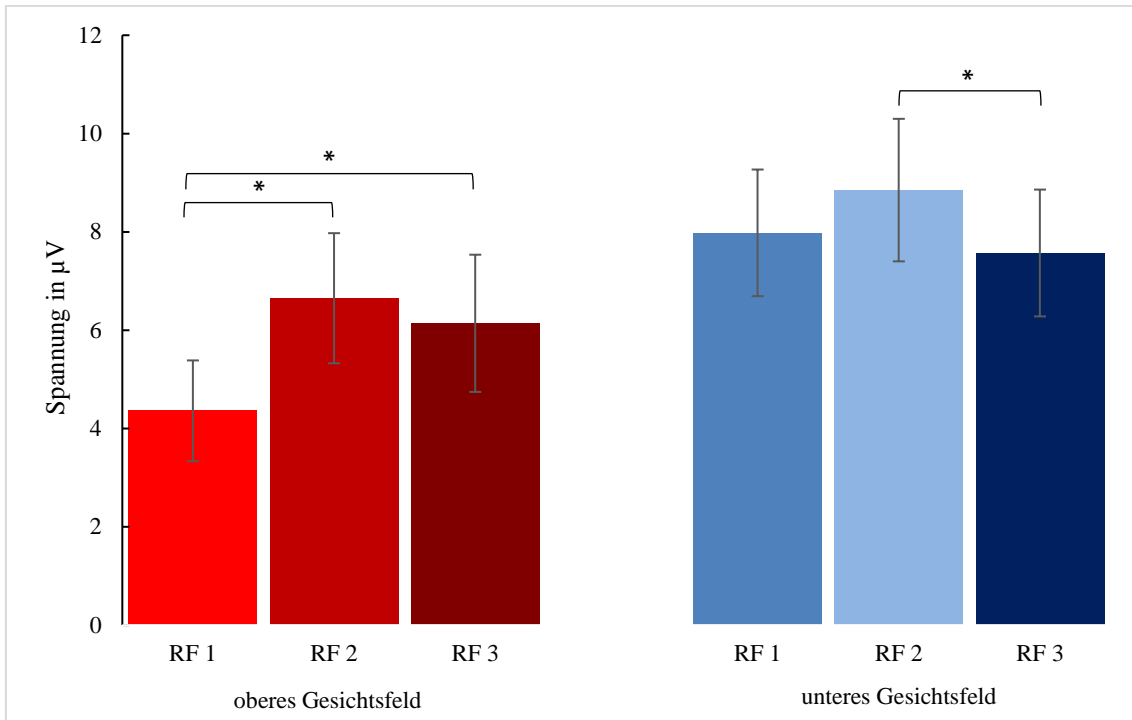


Abbildung 11 C1-Peak-Amplituden der beiden Gesichtsfelder in Abhängigkeit der drei räumlichen Frequenzen

Dargestellt sind die maximalen C1-Amplitudenwerte für das obere und untere Gesichtsfeld in Abhängigkeit der drei räumlichen Frequenzen ( RF 1 0,5 cpd, RF 2 1,5 cpd, RF 3 2,5 cpd). Für das obere Gesichtsfeld zeigte sich eine signifikante Unterscheidung von RF 1 zu RF 2 und RF 3. Für das untere Gesichtsfeld zeigte sich eine signifikante Unterscheidung für RF 2 zu RF 3.

### Latenzwerte

Bezüglich der Latenzwerte zeigten sich Unterschiede innerhalb der Gesichtsfelder mit folgenden Ergebnissen. Für das obere Gesichtsfeld zeigte sich zwischen RF 1 ( $78,69 \pm 7,50$  ms) und RF 2 ( $91,69 \pm 9,61$  ms) mit  $t(25) = -7,58$ ,  $p < 0,001$  eine signifikante Unterscheidung, sowie zwischen RF 3 ( $94,54 \pm 9,18$  ms) und RF 1 mit  $t(25) = 9,00$ ,  $p < 0,001$ . Für RF 2 zu RF 3 mit  $t(25) = -2,28$  mit  $p = 0,093$  ergab sich kein signifikanter Unterschied.

Für das untere Gesichtsfeld zeigten sich für RF 1 ( $82,23 \pm 5,52$  ms), RF 2 ( $94,31 \pm 5,84$  ms), RF 3 ( $95,77 \pm 7,05$  ms) folgende Ergebnisse. Der Vergleich der Latenzen von RF 1 zu RF 2 mit  $t(25) = -11,99$  und von RF 3 zu RF 1 mit  $t(25) = 11,95$  zeigte einen signifikanten Unterschied, beide Male mit  $p < 0,001$ . Für RF 2 zu RF 3 mit  $t(25) = -1,45$ ,  $p = 0,479$  ergab sich kein signifikanter Unterschied.



## Ergebnisse

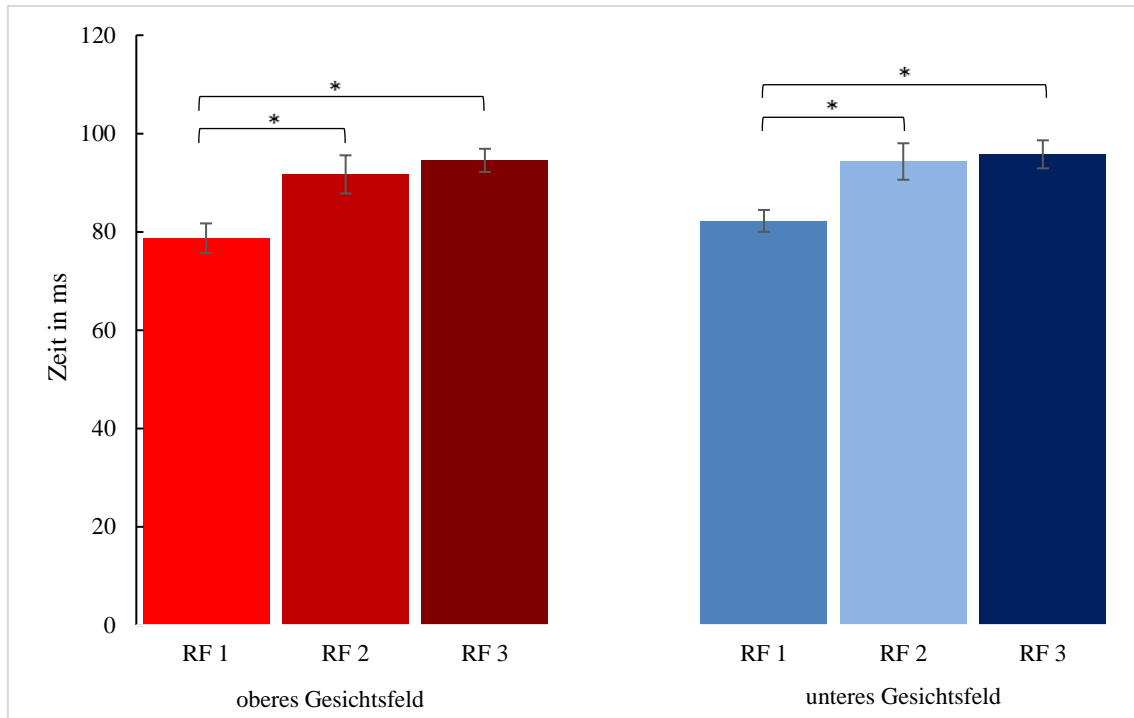


Abbildung 12 Latenzen der C1-Peak-Amplituden der beiden Gesichtsfelder in Abhängigkeit der räumlichen Frequenzen

In dem Balkendiagramm sind die Latenzen der C1-Peak-Amplituden des oberen und unteren Gesichtsfelds dargestellt. In beiden Gesichtsfeldern zeigte sich eine signifikante Verlängerung der Latenz mit Zunahme der räumlichen Frequenz.

Tabelle 4 Anzahl der Häufigkeit der räumlichen Frequenzen mit maximaler C1-Amplitude für jedes Gesichtsfeld

Darstellung der Häufigkeit der räumlichen Frequenzen für jedes visuelle Feld, bei denen die C1-Amplitude maximal war. Es zeigt sich, dass bei den meisten Probanden die mittlere räumliche Frequenz (RF 2 1,5 cpd) die höchsten Amplituden hervorrief.

	Oberes Gesichtsfeld	Unteres Gesichtsfeld
RF 1	1	7
RF 2	17	16
RF 3	8	3

### 3.3. Zweite Sitzung - Aufmerksamkeit

#### 3.3.1. Verhaltensdaten

Die 26 Probanden hatten bei niedrigem Aufmerksamkeitslevel eine geringe Fehlerrate mit  $0,2 \pm 0,6$  % und wenige versäumte Reaktionen mit  $0,6 \pm 0,8$  %. Bei hohem Aufmerksamkeitslevel waren die Fehlerrate mit  $3,0 \pm 2,1$  % und die Anzahl an verpassten Reaktionen mit  $3,6 \pm 2,8$  % höher.

#### 3.3.2. EEG-Daten

Für das untere visuelle Feld zeigte sich eine signifikante Reduktion der C1-Amplitude in Abhängigkeit von der Aufmerksamkeitsanforderung  $F(1,25) = 6,05$ ,  $p = 0,02$ .

Der gepaarte, zweiseitige t-Test zeigte einen signifikanten Unterschied der Amplitudenwerte für das untere Gesichtsfeld mit niedriger Aufmerksamkeitsanforderung für die individuell bestimmte Elektrode ( $6,22 \pm 3,21$   $\mu\text{V}$ ) im Vergleich zur hohen Aufmerksamkeitsanforderung ( $5,50 \pm 2,84$   $\mu\text{V}$ ) mit  $t(25) = 2,46$ ,  $p = 0,02$ , 95%-CI [0,12, 1,32]. Der t-Test für die Parameter oberes Gesichtsfeld mit niedriger Aufmerksamkeitsanforderung für die individuelle Elektrode mit invertierten Amplitudenwerten ( $5,08 \pm 2,22$   $\mu\text{V}$ ) und oberes Gesichtsfeld mit hoher Aufmerksamkeitsanforderung ( $5,33 \pm 2,89$   $\mu\text{V}$ ) lag über der Signifikanzschwelle von 5 %,  $t(25) = -0,88$ ,  $p = 0,39$ , 95%-CI [-0,85, 0,34].

## Ergebnisse

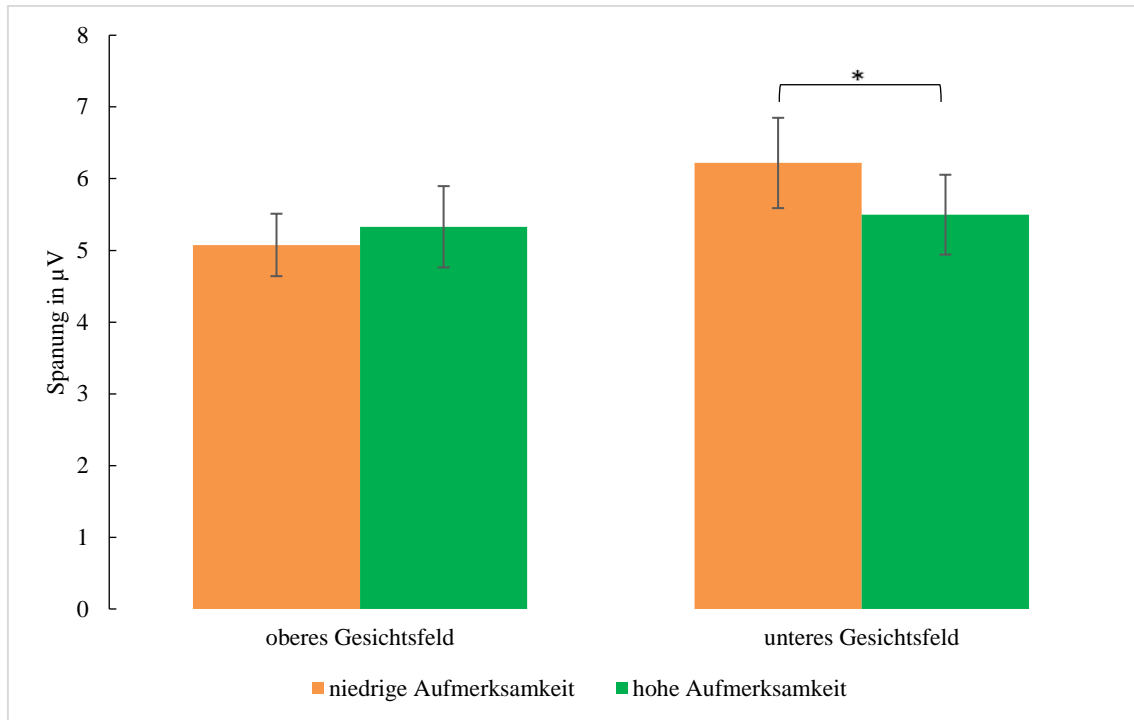


Abbildung 13 Maximale C1-Amplituden-Peaks der beiden Gesichtsfelder unter Aufmerksamkeitsanforderung

In der Abbildung sind das obere und untere Gesichtsfeld unter dem Einfluss von niedriger und hoher Aufmerksamkeitsanforderung zu sehen. Es zeigte sich im unteren Gesichtsfeld eine signifikante Reduktion der C1-Amplitude unter hoher Aufmerksamkeit. Im oberen Gesichtsfeld zeigte sich kein signifikanter Zusammenhang.

### 3.4. Fragebögen

In Fragebögen zur aktuellen Stimmung und körperlichen Verfassung gaben alle, bis auf zwei Probanden an sich wohl gefühlt zu haben. Die beiden Probanden berichteten über Müdigkeit und Erschöpfung. In beiden Fällen war die Verhaltensleistung sehr gut und die EEG-Datenqualität hoch, sodass beide in die Analyse miteinbezogen wurden.

## **4. Diskussion**

### **4.1. Die frühe visuelle Verarbeitung in Abhängigkeit unterschiedlicher räumlicher Frequenzen**

Wir beobachteten, dass die drei räumlichen Frequenzen einen signifikanten Effekt auf die C1-Amplitude und ihre Latenz haben und es eine signifikante Interaktion zwischen Gesichtsfeld und räumlicher Frequenz gibt. Es zeigte sich ein genereller Trend für beide Gesichtsfelder, dass mittlere räumliche Frequenzen (RF 2 1,5 cpd) die höchsten C1-Amplituden hervorriefen, verglichen mit der niedrigsten (RF 1 0,5 cpd) und der höchsten Frequenz (RF 3 1,5 cpd). Das obere Gesichtsfeld reagierte verstärkt auf hohe räumliche Frequenzen, das untere Gesichtsfeld stärker auf niedrige räumliche Frequenzen. Unsere aufgestellte Hypothese, dass das untere visuelle Feld stärker auf hohe räumliche Frequenzen im Vergleich zum oberen visuellen Feld reagiert, konnte nicht bestätigt werden. Unsere Ergebnisse zeigen jedoch, dass die beiden visuellen Felder unterschiedlich auf die räumlichen Frequenzen reagieren und die Asymmetrien der Gesichtsfelder ausgeprägter sind, wenn niedrige bis mittlere räumliche Frequenzen benutzt werden, im Vergleich zu räumlich hochfrequenten Reizen. Kelly benutzte ausschließlich hochfrequente Reize (6 cpd) und konnte deshalb möglicherweise keine Unterschiede der beiden Gesichtsfelder finden (Kelly et al., 2008).

Für das untere visuelle Feld zeigten sich in unserer Studie generell erhöhte C1-Amplituden auf alle drei räumlichen Frequenzen im Vergleich zum oberen visuellen Feld. Wie in der Einleitung beschrieben, zeigten auch weitere Studien bei der neuronalen Verarbeitung des unteren Gesichtsfelds schnellere Reaktionszeiten (Payne, 1967; Rezaul K. & Kojima, 2010), kürzere Latenzen und größere Amplituden der visuell-evozierten Potenziale (VEP) (Fioretto et al., 1995; Hagler, 2014; Kremláček et al., 2004; Lehmann & Skrandies, 1979; Levine & McAnany, 2005; McAnany & Levine, 2007; Portin et al., 1999; Skrandies, 1987).

Eine unerwartete Beobachtung für beide Gesichtsfelder war die Abnahme der C1-Amplitude auf die höchste räumliche Frequenz (RF 3). Dieses Ergebnis liegt vermutlich an den Unterschieden zwischen unseren texturartigen Reizen und Gabor-Mustern, die üblicherweise in solchen Studien verwendet werden. Unsere Hauptmotivation für das

Design unserer Stimuli war, dass es wiederholt zu asymmetrischen C1-Modulationen mit ähnlichen Stimuli kam (Pourtois et al., 2008; Rauss et al., 2009), während diese Asymmetrien mit Gabor-Mustern nicht berichtet wurden (Bao, Yang, Rios, He, & Engel, 2010; Kelly et al., 2008; Poghosyan & Ioannides, 2008). Unsere peripheren Stimuli mit drei räumlichen Frequenzen wurden so konstruiert, dass sie sowohl in horizontaler als auch in vertikaler Richtung äquivalente Raumfrequenzen liefern. Da die Linienelemente durchgehend horizontal sind, entsteht der dominierende Eindruck von parallelen, horizontalen Linien. Es könnte jedoch sein, dass die Abstände zwischen den Linienelementen unserer Stimuli zu neuronalen Antworten führen, die sich von denen unterscheiden, die von Gabor-Mustern mit durchgehenden Orientierungsachsen hervorgerufen werden, wie beispielsweise bei Kelly und Kollegen (Kelly et al., 2008). Die physiologische Grundlage dahinter könnte ein asymmetrisches Pooling längensensitiver Neuronen sein, die kurze Konturen bevorzugen und somit die Enden eines Stimulus identifizieren können („Endstopping“). Diese Neurone wurden erstmalig von Hubel und Wiesel beschrieben (Dobbins, Zucker, & Cynader, 1987). Schiller und Kollegen stellten fest, dass diese Neurone auch im primären visuellen Kortex existieren (Schiller, Finlay, & Volman, 1976). Für unsere designten Stimuli erwarten wir, dass diese längensensitiven Neurone, die für die horizontale Ausrichtung zuständig sind, inaktiviert werden, wenn die räumliche Frequenz zu- und damit der Abstand zwischen den Linienelementen abnimmt.

Mit den Ergebnissen unserer Studie zeigen wir, dass die Unterschiede des oberen und unteren Gesichtsfelds von der Eigenschaft der Stimuli abhängig sind und daher Ergebnisse von Studien mit Gabor-Mustern nicht direkt verglichen werden können. In nachfolgenden Studien wäre es interessant zu überprüfen, inwieweit sich die Ergebnisse von der Beschaffenheit unterschiedlicher Stimuli verändern. Hierbei könnten die in unserer Studie angewandten Stimuli gegen die klassischen Gabor-Muster oder gegen eine Kombination beider Stimuli-Klassen getestet werden.

Bezüglich der Latenz der C1-Amplitude zeigte sich für beide Gesichtsfelder eine signifikante Verlängerung der Latenz des C1-Amplituden-Peaks bei Zunahme der räumlichen Frequenz der Stimuli, wie auch in Vorstudien mehrfach beschrieben wurde (Bruce & Tsotsos, 2006; Christman & Niebauer, 1997; Foxe & Simpson, 2002; Previc, 1990; Vuilleumier et al., 2003). Die Zunahme der Latenz bei höherer räumlicher Frequenz

könnte die ungleiche Repräsentation in parvo- und magnozellulären Leitungsbahnen widerspiegeln. Unsere Daten stimmen mit den Ergebnissen mehrerer Studien überein, die bestätigen, dass höhere räumliche Frequenzen über den parvozellulären Signalweg und niedrige räumliche Frequenzen über den magnozellulären Signalweg verarbeitet werden (Bruce & Tsotsos, 2006; Christman & Niebauer, 1997; Legge, 1978; Lennie et al., 1993; Leonova et al., 2003; Previc, 1990). Die verlängerte Latenz bei Zunahme der räumlichen Frequenz spricht für eine längere kortikale Verarbeitungsdauer (Lee, Pokorny, Smith, Martin, & Valberg, 1990; Leonova et al., 2003; Yeh, Lee, & Kremers, 1995). Die Hinweise, dass parvozelluläre Leitungsbahnen hauptsächlich in die visuellen Areale projizieren, die mit dem oberen Gesichtsfeld korrespondieren und magnozelluläre Leitungsbahnen vorwiegend mit dem unteren Gesichtsfeld (Bruce & Tsotsos, 2006; Christman & Niebauer, 1997), könnte ein Grund dafür sein, warum das untere Gesichtsfeld stärker auf niedrige räumliche Frequenzen, das obere Gesichtsfeld dagegen stärker auf hohe räumliche Frequenzen reagierte.

### **4.2. Aufmerksamkeitseffekte auf die C1-Komponente**

Die Ergebnisse unserer Studie legen nahe, dass visuell-räumliche Aufmerksamkeit auf früher Ebene die kortikale visuelle Verarbeitung beeinflusst. Diese Effekte waren bislang in früheren Studien nur vereinzelt beschrieben worden (Kelly et al., 2008; Rauss et al., 2009, 2012) und waren in den meisten Studien nicht darstellbar (Baumgartner et al., 2018; Fu et al., 2008; Handy et al., 2001; Heinze et al., 1994; Martínez et al., 1999; Noesselt et al., 2002). Die Berücksichtigung der individuellen Anatomie des visuellen Kortex (Amunts et al., 2000; Dougherty et al., 2003) stellt ebenfalls eine wichtige Grundlage dar.

Kelly und Kollegen führten in ihrer Studie von 2008 ein individuelles Mapping-Verfahren durch und beobachteten so signifikante Aufmerksamkeitseffekte. Sie fanden steigende C1-Amplituden als Reaktion auf steigende räumliche Aufmerksamkeit in einer für jeden Probanden individualisierten Analyse der kortikalen C1-Amplituden mit Identifizierung eines topografischen Fokus (Kelly et al., 2008).

Durch die individuelle Vorauswahl der räumlichen Frequenz in unserer Studie, die maximale C1-Amplituden hervorrief, waren Auswirkungen von Aufmerksamkeit im unteren Gesichtsfeld in Form einer verringerten C1-Amplitude bei Fixation sichtbar. Im

Vergleich zu Kelly und Kollegen stellten sich diese Effekte nur im unteren Gesichtsfeld dar. Die hier gefundenen Unterschiede begründen sich am ehesten in der Aufgabenrelevanz der Stimuli, die zur Auslösung der C1 verwendet wurden. In der Studie von Kelly und Kollegen mussten die Probanden geringe Kontrastveränderungen in peripheren Reizen feststellen. Diese wurden zur Auslösung der C1-Antworten verwendet. In unserer vorliegenden Studie war der Aufmerksamkeitsfokus zentral ausgerichtet und die peripheren Reize waren aufgabenunabhängig. Durch den Aufmerksamkeitsfokus wurde die neuronale Verarbeitung der peripheren Reize unterdrückt, was sich in verringerten C1-Amplituden widerspiegelte. Dieses Ergebnis wurde ebenfalls in einer früheren Studie von Pourtois und Kollegen mit perzeptuellen Lernen festgestellt (Pourtois et al., 2008). Rauss und Kollegen beschrieben eine Verringerung der C1-Amplitude im oberen Gesichtsfeld bei erhöhter Aufmerksamkeitsanforderung bei zentraler Aufmerksamkeitsaufgabe (Rauss et al., 2009). Dieses Ergebnis ließ sich in unserer Studie nicht replizieren. Der wesentliche Unterschied bestand in der Analyse eines Grandaverages über mehrere Elektroden hinweg; ein individuelles Mapping war nicht durchgeführt worden. In der Studie aus dem Jahr 2009 präsentierten Rauss und Kollegen den Fixationspunkt und die peripheren Stimuli alternierend.

In ihrer nachfolgenden Studie von 2012 erfolgte die zeitgleiche Präsentation des zentralen Fixationsreizes und der peripheren Stimuli (Rauss et al., 2012). Hier zeigte sich eine Erhöhung der C1-Amplitude bei hoher Aufmerksamkeitsanforderung. Diese Ergebnisse zeigten sich mit den zuvor beschriebenen Ergebnissen von Kelly und Kollegen konform. Die Darbietung der Reize erfolgte in beiden Studien gesichtsfeldunabhängig. In unserer Studie erfolgte dagegen die gesichtsfeldspezifische Darstellung und so fanden wir C1-Amplitudenverringernngen unter Aufmerksamkeit im unteren Gesichtsfeld.

Die Erniedrigung der C1-Amplitude unter Aufmerksamkeit geht mit der Theorie des aufmerksamkeitsbedingten Filterns von Lavie einher (Lavie, Hirst, de Fockert, & Viding, 2004). Die Theorie besagt, dass die hohe Aufmerksamkeitsanforderung in der zentral präsentierten Aufgabe dazu führt, dass primär diese aufgabenrelevanten Reize kortikal verarbeitet werden und nicht die peripheren Reize. Die stärkere Unterdrückung der peripheren Reize spiegelt sich in der Erniedrigung der C1-Amplitude wider.

Unsere Hypothese, dass durch die individuelle Vorauswahl der räumlichen Frequenz in der Mapping-Sitzung Aufmerksamkeitseffekte in der zweiten Sitzung gleichermaßen für das obere und untere Gesichtsfeld zu einer Verringerung der C1-Amplitude führen, konnte nicht bestätigt werden. Unsere Daten deuten darauf hin, dass die Aufmerksamkeitsfilterung selbst in Hinblick auf eine geringe Aufmerksamkeitsanforderung im gesamten Gesichtsfeld asymmetrisch ist. Dies erinnert an asymmetrische Wirkungen von Aufmerksamkeit auf Verhaltensebene (Yeshurun & Carrasco, 1998). Wir vermuten, dass das unerwartete Ergebnis auf den Beitrag des magnozellulären Systems zurückzuführen ist. Der Umstand, dass räumliche Aufmerksamkeitsmechanismen vorwiegend über das magnozelluläre System funktionieren (Foxy et al., 2008) und das magnozelluläre System wiederum vorrangig mit dem unteren Gesichtsfeld korrespondiert (Bruce & Tsotsos, 2006; Christman & Niebauer, 1997), könnte den stärkeren Einfluss von Aufmerksamkeit auf das untere Gesichtsfeld erklären.

Eine weitere mögliche Ursache für die höhere Sensitivität für Aufmerksamkeit des unteren visuellen Feldes könnte der generelle Verarbeitungsvorteil des unteren Gesichtsfelds sein (Fioretto et al., 1995; Hagler, 2014; Kremláček et al., 2004; Lehmann & Skrandies, 1979; Levine & McAnany, 2005; McAnany & Levine, 2007; Portin et al., 1999; Skrandies, 1987), der mitunter auf der höheren Ganglienzell- und Photorezeptordichte in der oberen Retina (Croner & Kaplan, 1995; Curcio & Allen, 1990; Skrandies, 1987) und der stärkeren kortikalen Repräsentanz des unteren Gesichtsfelds (Hagler, 2014; Van Essen et al., 1984) beruht. Silva und Kollegen untersuchten in einer fMRT-Studie beim Menschen den visuellen Kortex auf die unterschiedlichen Größen der rezeptiven Felder und die kortikale neuronale Dichte (Silva et al., 2018). Sie fanden eine erhöhte neuronale Dichte und kleinere Rezeptionsfelder für das untere visuelle Feld im Vergleich zum oberen visuellen Feld. Dies deutet auf eine asymmetrische neuronale Repräsentation der Gesichtsfelder im primären visuellen Kortex hin und unterstützt unsere Forschungsergebnisse.

Weitere Forschungsfragen ergeben sich diesbezüglich, ob spezifische räumliche Frequenzen stärker von der aufmerksamkeitsbedingten Filterung betroffen sind und ob die Testung von Aufmerksamkeit, nicht nur in der mittigen Position, sondern an unterschiedlichen Lokalisationen im visuellen Feld Einfluss auf die kortikale



Verarbeitung hat, ähnlich der Methodik von Yeshurun und Carrasco (Yeshurun & Carrasco, 1998).

Die Fragestellung, ob Effekte von Aufmerksamkeit die initiale Verarbeitung im primären visuellen Kortex oder das nachfolgende Feedback beeinflussen, müsste weitergehend mit geeigneter Methodik untersucht werden. Anhaltspunkt bei der Konzipierung könnten die Daten von Baumgartner und Kollegen sein, die eine verlängerte Latenz der C1-Peak-Amplitude unter Aufmerksamkeitseinfluss als Hinweis für Top-down-Mechanismen beschrieben und die dies gegen eine Beeinflussung der anfänglichen Verarbeitung deuteten (Baumgartner et al., 2018). In diesem Zuge müsste die Feststellung von Foxe und Kollegen hinterfragt werden, die vermuteten, dass die C1 primär parvozellulären Ursprungs ist und diese somit eventuell kein geeignetes Maß für die magnozellanen Effekte von räumlicher Aufmerksamkeit darstelle (Foxe et al., 2008).

Unsere Daten deuten darauf hin, dass Top-down-Mechanismen, wie in unserer Studie durch Aufmerksamkeit, schon in der frühen visuellen Wahrnehmung auftreten. Der Umstand, dass die neuronale Verarbeitung im primären visuellen Kortex V1 von denselben visuellen Reizen durch höherliegende Prozesse kognitiv beeinflussbar ist, weist stark darauf hin, dass Top-down-Regulierung auf V1 stattfindet. Crist und Kollegen beschreiben diese Top-down-Mechanismen im Kontext des perzeptuellen Lernens (Crist et al., 2001). In einer Studie von Bestmann und Kollegen zeigte sich, dass Top-Down-Einflüsse die Erregbarkeit im primären visuellen Kortex beeinflussen können. Sie erzeugten mittels transkranieller Magnetstimulation (TMS) Lichtwahrnehmungen (Phosphene). Unter räumlicher Aufmerksamkeit war eine geringere TMS-Intensität nötig um Phosphene zu evozieren und die Erregbarkeit des visuellen Kortex somit gesteigert (Bestmann et al., 2007). Ruff und Kollegen hatten in einer vorangehenden Studie ähnliche Ergebnisse mittels kombinierter TMS-fMRT-Technik veröffentlicht (Ruff et al., 2006). Aufmerksamkeit zeigte ebenfalls Auswirkungen auf die Reaktionszeiten und die relativen Zeiten der ereigniskorrelierten Potentiale im EEG und spricht somit ebenso für eine Top-down-Regulation in der visuellen Verarbeitung (Di Russo et al., 2003; Heinze, Luck, Mangun, & Hillyard, 1990; Mangun & Buck, 1998; Mehta, Ulbert, & Schroeder, 2000; Schroeder, Mehta, & Foxe, 2001). Generell spricht die Studienlage dafür, dass Aufmerksamkeitssysteme im Rahmen von Top-down-Mechanismen die Erregbarkeit und

## Diskussion

Aktivität in unterschiedlichen kortikalen Bereichen, einschließlich des visuellen Kortex verändern können (Corbetta & Shulman, 2002; Gandhi, Heeger, & Boynton, 1999; Schroeder et al., 2001).

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass unsere Ergebnisse einen wichtigen Beitrag dazu liefern, den primären visuellen Kortex als einen flexiblen Prozessor anstelle eines unflexiblen Moduls zur Verarbeitung von visuellen Informationen auf niedriger Ebene zu sehen und unterstützen so das Modell von Gilbert und Kollegen (C. D. Gilbert & Sigman, 2007; C. D. Gilbert, Sigman, & Crist, 2001). Die frühe visuelle kortikale Verarbeitung scheint auf einem Zusammenspiel aus der funktionellen Anatomie des visuellen Kortex, den experimentellen Merkmalen der Stimuli und der Aufmerksamkeitsanforderung zu beruhen. Diese Flexibilität könnte erklären, warum es sich als schwierig erwiesen hat, Top-Down-Modulationen der frühen visuellen Kortexaktivität beim Menschen zu erfassen. Die Berücksichtigung der Asymmetrie des visuellen Systems ist also bei der Gestaltung von Stimuli wichtig, um signifikante Aufmerksamkeitseffekte auf die C1-Komponente zu erhalten.

Bei einer Reevaluation unserer Studie wäre der zusätzliche Einsatz eines Eye-Trackers zu erwägen, da es keine Überprüfung gab, ob die Fixation der Probanden auf die Bildschirmmitte beschränkt war. Anhand der Betrachtungsdauer wären zudem etwaige Rückschlüsse auf die Komplexität der kognitiven Prozesse möglich. Bezüglich der Stichprobengröße von 26 mit überwiegendem Frauenanteil, wäre zu bedenken, ob in weiteren Studien mit einem ausgeglichenen Verhältnis der Geschlechter gearbeitet und gegebenenfalls die Fallzahl gesteigert wird. Hinsichtlich der Probanden, bei denen wir eine atypische C1-Komponente festgestellt haben, wäre eine nachfolgende MRT-Diagnostik von Interesse, um anatomisch-funktionelle Daten zu erfassen.

### 4.3. Conclusio

Mit unserer Studie können wir das Vorhandensein von asymmetrischen Aufmerksamkeitseffekten in der frühen visuellen Verarbeitung der beiden visuellen Felder nachweisen.

Die beiden Gesichtsfelder reagierten unterschiedlich auf die drei räumlichen Frequenzen. Bei mittleren räumlichen Frequenzen zeigte sich bei den meisten Probanden für beide visuelle Felder die höchsten C1-Amplituden.

Eine probandenspezifische Vorauswahl der räumlichen Frequenz, die maximale C1-Amplituden hervorrief, führte bei hoher Aufmerksamkeitsanforderung zu einer signifikant niedrigeren C1-Amplitude im unteren Gesichtsfeld, nicht jedoch im oberen Gesichtsfeld.

Diese Veränderung durch Aufmerksamkeitsanforderung im unteren visuellen Feld ist am ehesten auf den vielfach beschriebenen Verarbeitungsvorteil dieses Feldes und die vorwiegende Korrespondenz mit dem magnozellulären System zurückzuführen.

## 5. Zusammenfassung

Sensorisch visuelle Informationen des oberen und unteren Teils der Retina werden in verschiedenen Teilen des primären visuellen Kortex verarbeitet. Die vorliegende Studie untersucht Aufmerksamkeitseffekte auf diese unterschiedlichen neuronalen Verarbeitungsorte anhand der C1-Komponente im EEG. Einige EEG-Studien legen nahe, dass die Auswirkungen von Aufmerksamkeit auf die C1-Komponente Gesichtsfeldspezifisch sind. Daher testeten wir die Hypothese, dass asymmetrische Aufmerksamkeitseffekte auf die C1 auf anatomische und funktionelle Unterschiede des visuellen Systems zurückzuführen sind. Wir erwarteten, dass unter Berücksichtigung der individuellen Unterschiede in der C1-Amplitude des primären visuellen Kortex, eine Reduktion der maximalen C1-Amplitude bei hoher zentraler Aufmerksamkeitsanforderung für beide Gesichtsfelder auftritt.

Hierfür führten die Probanden zunächst eine Mapping-Sitzung mit Reizen mit drei unterschiedlichen räumlichen Frequenzen durch, die im oberen oder unteren Gesichtsfeld präsentiert wurden. Die räumlichen Frequenzen waren RF 1 0,5 cpd (cycles per degree), RF 2 1,5 cpd und RF 3 2,5 cpd. Aus diesen Daten identifizierten wir die räumliche Frequenz, die eine maximale C1-Amplitude für jeden Probanden und für jedes Gesichtsfeld hervorrief. In einer zweiten Sitzung wurden diese probandenspezifischen räumlichen Frequenzen aufgabenunabhängig verwendet, während die Probanden in verschiedenen Versuchsblöcken eine Fixierungsaufgabe mit niedriger Aufmerksamkeitsanforderung (Farbdiskrimination) und hoher Aufmerksamkeitsanforderung (Farb- und Orientierungsdiskrimination) ausführten.

In die Studie eingeschlossen wurden 26 rechtshändige Probanden, davon 20 Frauen, mit normalem oder auf normal korrigiertem Sehvermögen. Bei einer geringen Fehlerquote zeigte sich in der Mapping-Sitzung der Trend, dass die mittlere räumliche Frequenz (1,5 cpd) die größten C1-Amplituden hervorrief. Die ANOVA zur Untersuchung der C1-Amplituden beider visuellen Felder auf die drei räumlichen Frequenzen zeigte einen signifikanten Effekt mit  $F(1,50) = 8,50$ ,  $p = 0,0054$ . Für das obere Gesichtsfeld zeigte RF1 die niedrigsten C1-Amplituden und unterschied sich signifikant zu RF 2 mit  $t(25) = -7,20$ ,  $p < 0,001$  und zu RF 3 mit  $t(25) = 3,76$ ,  $p = 0,003$ . Für das untere Gesichtsfeld zeigte sich eine signifikante Unterscheidung für RF 2 zu RF 3

## Zusammenfassung

mit  $t(25) = -1,92$ ,  $p < 0,001$ . Bezüglich der Latenzwerte der C1-Peak-Amplituden zeigte sich in beiden Gesichtsfeldern eine signifikante Verlängerung der Latenz mit Zunahme der räumlichen Frequenz. Für das obere Gesichtsfeld mit  $t(25) = -7,58$ ,  $p < 0,001$  für RF 1 und RF 2 und mit  $t(25) = 9,00$ ,  $p < 0,001$  für RF 1 und RF 3. Für das untere Gesichtsfeld mit  $t(25) = -11,99$ ,  $p < 0,001$  für RF 1 zu RF 2 und mit  $t(25) = 11,95$ ,  $p < 0,001$  für RF 1 zu RF 3. In der zweiten Sitzung zeigte sich unter hoher Aufmerksamkeitsanforderung im unteren Gesichtsfeld eine Verringerung der C1-Amplitude mit  $t(25) = 2,46$ ,  $p = 0,02$ , 95%-CI [0,12, 1,32]. Für das obere visuelle Feld stellte sich keine signifikante Reduktion der C1-Amplitude unter hoher Aufmerksamkeitsanforderung mit  $t(25) = -0,88$ ,  $p = 0,39$ , 95%-CI [-0,85, 0,34] dar.

Die Ergebnisse der Studie legen nahe, dass das untere Gesichtsfeld eine effektivere Filterung durch Aufmerksamkeit zeigt als das obere Gesichtsfeld. Dies könnte mit dem generellen Verarbeitungsvorteil des unteren visuellen Feldes und der vorwiegenden Korrespondenz mit dem magnozellulären System zusammenhängen.

## 6. Literaturverzeichnis

- Amunts, K., Malikovic, A., Mohlberg, H., Schormann, T., & Zilles, K. (2000). Brodmann's Areas 17 and 18 Brought into Stereotaxic Space—Where and How Variable? *NeuroImage*, *11*(1), 66–84. <https://doi.org/10.1006/nimg.1999.0516>
- Bahrami, B., Lavie, N., & Rees, G. (2007). Attentional Load Modulates Responses of Human Primary Visual Cortex to Invisible Stimuli. *Current Biology*, *17*(6), 509–513. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.01.070>
- Bao, M., Yang, L., Rios, C., He, B., & Engel, S. A. (2010). Perceptual learning increases the strength of the earliest signals in visual cortex. *Journal of Neuroscience*, *30*(45), 15080–15084. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5703-09.2010>
- Baumgartner, H. M., Grauly, C. J., Hillyard, S. A., & Pitts, M. A. (2018). Does spatial attention modulate the earliest component of the visual evoked potential? *Cognitive Neuroscience*, *9*(1–2), 4–19. <https://doi.org/10.1080/17588928.2017.1333490>
- Bestmann, S., Ruff, C. C., Blakemore, C., Driver, J., & Thilo, K. V. (2007). Spatial attention changes excitability of human visual cortex to direct stimulation. *Current Biology : CB*, *17*(2), 134–139. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.11.063>
- Blakemore, C., & Vital-Durand, F. (1986). Organization and post-natal development of the monkey's lateral geniculate nucleus. *The Journal of Physiology*, *380*(1), 453–491. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1986.sp016297>
- Bruce, N. D. B., & Tsotsos, J. K. (2006). A statistical basis for visual field anisotropies. *Neurocomputing*, *69*(10–12), 1301–1304. <https://doi.org/10.1016/j.neucom.2005.12.096>
- Cameron, E. L., Tai, J. C., & Carrasco, M. (2002). Covert attention affects the psychometric function of contrast sensitivity. *Vision Research*, *42*(8), 949–967. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(02\)00039-1](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(02)00039-1)
- Carrasco, M., Ling, S., & Read, S. (2004). Attention alters appearance. *Nat Neurosci*, *7*(3), 308–313. <https://doi.org/10.1038/nm1194>
- Carrasco, M., & McElree, B. (2001). Covert attention accelerates the rate of visual information processing. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *98*(9), 5363–5367. <https://doi.org/10.1073/pnas.081074098>
- Carrasco, M., Penpeci-talgar, C., & Eckstein, M. (2000). *Spatial covert attention increases contrast sensitivity across the CSF : support for signal enhancement*. *40*, 1203–1215.
- Carrasco, M., & Williams, P. E. (2002). *Covert attention increases spatial resolution with or without masks : Support for signal enhancement*. (2002), 467–479.
- Christman, S. D., & Niebauer, C. L. (1997). Chapter 9 The relation between left-right and upper-lower visual field asymmetries. or: What goes up goes right, while what's left lays low. *Advances in Psychology*, *123*(C), 263–296. [https://doi.org/10.1016/S0166-4115\(97\)80076-3](https://doi.org/10.1016/S0166-4115(97)80076-3)
- Clark, I., Biscay, R., Echeverria, M., & Virues, T. (1995). Multiresolution decomposition of non-stationary EEG signals: a preliminary study. *Computers in Biology and Medicine*, *25*(4), 373–382. [https://doi.org/10.1016/0010-4825\(95\)00014-u](https://doi.org/10.1016/0010-4825(95)00014-u)
- Clark, V. P., Fan, S., & Hillyard, S. A. (1994). Identification of early visual evoked potential generators by retinotopic and topographic analyses. *Human Brain*

- Mapping*, 2(3), 170–187. <https://doi.org/10.1002/hbm.460020306>
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews. Neuroscience*, 3(3), 201–215. <https://doi.org/10.1038/nrn755>
- Cowey, A., & Rolls, E. T. (1974). Human cortical magnification factor and its relation to visual acuity. *Experimental Brain Research*, 21(5), 447–454. <https://doi.org/10.1007/bf00237163>
- Crist, R. E., Li, W., & Gilbert, C. D. (2001). Learning to see: experience and attention in primary visual cortex. *Nature Neuroscience*, 4(5), 519–525. <https://doi.org/10.1038/87470>
- Croner, L. J., & Kaplan, E. (1995). Receptive fields of P and M ganglion cells across the primate retina. *Vision Research*, 35(1), 7–24. [https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989\(94\)E0066-T](https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989(94)E0066-T)
- Curcio, C. A., & Allen, K. A. (1990). Topography of ganglion cells in human retina. *Journal of Comparative Neurology*, 300(1), 5–25. <https://doi.org/10.1002/cne.903000103>
- Derrington, A. M., Krauskopf, J., & Lennie, P. (1984). Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *The Journal of Physiology*, 357(1), 241–265. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1984.sp015499>
- Derrington, A. M., & Lennie, P. (1984). Spatial and temporal contrast sensitivities of neurones in lateral geniculate nucleus of macaque. *The Journal of Physiology*, 357(1), 219–240. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1984.sp015498>
- Deyoe, E. A., Carman, G. J., Bandettini, P., Glickman, S., Wieser, J., Cox, R., ... Neitz, J. (1996). Mapping striate and extrastriate visual areas in human cerebral cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(6), 2382–2386. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.6.2382>
- Di Russo, F., Martinez, A., & Hillyard, S. A. (2003). Source analysis of event-related cortical activity during visuo-spatial attention. *Cerebral Cortex (New York, N.Y. : 1991)*, 13(5), 486–499.
- Di Russo, F., Martinez, A., Sereno, M. I., Pitzalis, S., & Hillyard, S. A. (2002). Cortical sources of the early components of the visual evoked potential. *Human Brain Mapping*, 15(2), 95–111.
- Dobbins, A., Zucker, S. W., & Cynader, M. S. (1987). Endstopped neurons in the visual cortex as a substrate for calculating curvature. *Nature*, 329(6138), 438–441. <https://doi.org/10.1038/329438a0>
- Dougherty, R. F., Koch, V. M., Brewer, A. A., Fischer, B., Modersitzki, J., & Wandell, B. A. (2003). Visual field representations and locations of visual areas V1/2/3 in human visual cortex. *Journal of Vision*, 3(10), 1. <https://doi.org/10.1167/3.10.1>
- Drasdo, N. (1977). The neural representation of visual space. *Nature*, 266(5602), 554–556. <https://doi.org/10.1038/266554a0>
- Dreher, B., Fukada, Y., & Rodieck, R. W. (1976). Identification, classification and anatomical segregation of cells with X-like and Y-like properties in the lateral geniculate nucleus of old-world primates. *The Journal of Physiology*, 258(2), 433–452. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1976.sp011429>
- Edwards, M., & Badcock, D. R. (1993). Asymmetries in the sensitivity to motion in depth: a centripetal bias. *Perception*, 22(9), 1013–1023. <https://doi.org/10.1068/p221013>
- Electrical Geodesics Inc. (2015). HydroCel Geodesic Sensor Net, <https://www.egi.com/>, eingesehen am 23.11.2019. Retrieved from <https://www.egi.com/>

- Engel, S. A., Glover, G. H., & Wandell, B. A. (1997). Retinotopic organization in human visual cortex and the spatial precision of functional MRI. *Cerebral Cortex (New York, N.Y. : 1991)*, 7(2), 181–192. <https://doi.org/10.1093/cercor/7.2.181>
- Engel, S. A., Rumelhart, D. E., Wandell, B. A., Lee, A. T., Glover, G. H., Chichilnisky, E. J., & Shadlen, M. N. (1994, June). fMRI of human visual cortex. *Nature*, Vol. 369, p. 525. <https://doi.org/10.1038/369525a0>
- Fioretto, M., Gandolfo, E., Orione, C., Fatone, M., Rela, S., & Sannita, W. G. (1995). Automatic perimetry and visual P300: differences between upper and lower visual fields stimulation in healthy subjects. *Journal of Medical Engineering & Technology*, 19(2–3), 80–83.
- Foxe, J. J., & Simpson, G. V. (2002). Flow of activation from V1 to frontal cortex in humans. A framework for defining “early” visual processing. *Experimental Brain Research*, 142(1), 139–150. <https://doi.org/10.1007/s00221-001-0906-7>
- Foxe, J. J., Strugstad, E. C., Sehatpour, P., Molholm, S., Pasiaka, W., Schroeder, C. E., & McCourt, M. E. (2008). Parvocellular and magnocellular contributions to the initial generators of the visual evoked potential: high-density electrical mapping of the “C1” component. *Brain Topography*, 21(1), 11–21. <https://doi.org/10.1007/s10548-008-0063-4>
- Fu, S., Greenwood, P. M., & Parasuraman, R. (2005). Brain mechanisms of involuntary visuospatial attention: an event-related potential study. *Human Brain Mapping*, 25(4), 378–390. <https://doi.org/10.1002/hbm.20108>
- Fu, S., Zinni, M., Squire, P. N., Kumar, R., Caggiano, D. M., & Parasuraman, R. (2008). When and where perceptual load interacts with voluntary visuospatial attention: an event-related potential and dipole modeling study. *NeuroImage*, 39(3), 1345–1355. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.09.068>
- Gandhi, S. P., Heeger, D. J., & Boynton, G. M. (1999). Spatial attention affects brain activity in human primary visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(6), 3314–3319. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.6.3314>
- Gerrig, R. J., & Zimbardo, P. G. (2008). *Psychologie. ps psychologie*, 18., aktua. München [u.a.]: Pearson Studium.
- Gilbert, C. D., & Sigman, M. (2007). Brain states: top-down influences in sensory processing. *Neuron*, 54(5), 677–696. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2007.05.019>
- Gilbert, C. D., Sigman, M., & Crist, R. E. (2001). The neural basis of perceptual learning. *Neuron*, 31(5), 681–697. [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(01\)00424-x](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(01)00424-x)
- Gilbert, C., Ito, M., Kapadia, M., & Westheimer, G. (2000). Interactions between attention, context and learning in primary visual cortex. *Vision Research*, 40(10–12), 1217–1226. [https://doi.org/10.1016/s0042-6989\(99\)00234-5](https://doi.org/10.1016/s0042-6989(99)00234-5)
- Gomez Gonzalez, C. M., Clark, V. P., Fan, S., Luck, S. J., & Hillyard, S. A. (1994). Sources of attention-sensitive visual event-related potentials. *Brain Topography*, 7(1), 41–51.
- Hafed, Z. M., & Chen, C.-Y. (2016). Sharper, Stronger, Faster Upper Visual Field Representation in Primate Superior Colliculus. *Current Biology : CB*, 26(13), 1647–1658. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.04.059>
- Hagler, D. J. J. (2014). Visual field asymmetries in visual evoked responses. *Journal of Vision*, 14(14), 13. <https://doi.org/10.1167/14.14.13>
- Halgren, E., Raji, T., Marinkovic, K., Jousmaki, V., & Hari, R. (2000). Cognitive response profile of the human fusiform face area as determined by MEG. *Cerebral*



- Cortex* (New York, N.Y. : 1991), 10(1), 69–81.  
<https://doi.org/10.1093/cercor/10.1.69>
- Handy, T. C., Green, V., Klein, R. M., & Mangun, G. R. (2001). Combined expectancies: event-related potentials reveal the early benefits of spatial attention that are obscured by reaction time measures. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 27(2), 303–317.
- Heinze, H. J., Luck, S. J., Mangun, G. R., & Hillyard, S. A. (1990). Visual event-related potentials index focused attention within bilateral stimulus arrays. I. Evidence for early selection. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 75(6), 511–527. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(90\)90138-a](https://doi.org/10.1016/0013-4694(90)90138-a)
- Heinze, H. J., Mangun, G. R., Burchert, W., Hinrichs, H., Scholz, M., Munte, T. F., ... Hundeshagen, H. (1994). Combined spatial and temporal imaging of brain activity during visual selective attention in humans. *Nature*, 372(6506), 543–546. <https://doi.org/10.1038/372543a0>
- Holmes, G. (1945). Ferrier Lecture: The Organization of the Visual Cortex in Man. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 132(869), 348–361. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/82307>
- Im, C.-H., & Lee, S. Y. (2006). A technique to consider mismatches between fMRI and EEG/MEG sources for fMRI-constrained EEG/MEG source imaging: a preliminary simulation study. *Physics in Medicine and Biology*, 51(23), 6005–6021. <https://doi.org/10.1088/0031-9155/51/23/004>
- Ito, M., & Gilbert, C. D. (1999). Attention modulates contextual influences in the primary visual cortex of alert monkeys. *Neuron*, 22(3), 593–604. [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(00\)80713-8](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(00)80713-8)
- James, W. (1890). *The Principles of Psychology*. New York: Henry, Holt.
- Jeffreys, D. A., & Axford, J. G. (1972a). Source locations of pattern-specific components of human visual evoked potentials. I. Component of striate cortical origin. *Experimental Brain Research*, 16(1), 1–21.
- Jeffreys, D. A., & Axford, J. G. (1972b). Source locations of pattern-specific components of human visual evoked potentials. II. Component of extrastriate cortical origin. *Experimental Brain Research*, 16(1), 22–40.
- Kandel, E. R., Schwartz, J. H., & Jessell, T. M. (2000). *Principles of neural science*. New York: McGraw-Hill, Health Professions Division.
- Kaplan, E., & Shapley, R. M. (1982). X and Y cells in the lateral geniculate nucleus of macaque monkeys. *The Journal of Physiology*, 330(1), 125–143. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1982.sp014333>
- Kelly, S. P., Gomez-Ramirez, M., & Foxe, J. J. (2008). Spatial attention modulates initial afferent activity in human primary visual cortex. *Cerebral Cortex*, 18(11), 2629–2636. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhn022>
- Kremláček, J., Kuba, M., Chlubnová, J., & Kubová, Z. (2004). Effect of stimulus localisation on motion-onset VEP. *Vision Research*, 44(26), 2989–3000. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2004.07.002>
- Laboratory of Neurobiology. (2013). Cogent 2000 MATLAB Toolbox, [http://www.vislab.ucl.ac.uk/cogent\\_2000.php](http://www.vislab.ucl.ac.uk/cogent_2000.php), eingesehen am 30.01.2018. Retrieved January 30, 2018, from [http://www.vislab.ucl.ac.uk/cogent\\_2000.php](http://www.vislab.ucl.ac.uk/cogent_2000.php)
- Lakha, L., & Humphreys, G. (2005). Lower visual field advantage for motion segmentation during high competition for selection. *Spatial Vision*, 18(4), 447–460.
- Lavie, N. (2005, February). Distracted and confused?: Selective attention under load.

- Trends in Cognitive Sciences*, Vol. 9, pp. 75–82.  
<https://doi.org/10.1016/j.tics.2004.12.004>
- Lavie, N., Hirst, A., de Fockert, J. W., & Viding, E. (2004). Load theory of selective attention and cognitive control. *Journal of Experimental Psychology. General*, 133(3), 339–354. <https://doi.org/10.1037/0096-3445.133.3.339>
- Lee, B. B., Pokorny, J., Smith, V. C., Martin, P. R., & Valberg, A. (1990). Luminance and chromatic modulation sensitivity of macaque ganglion cells and human observers. *Journal of the Optical Society of America. A, Optics and Image Science*, 7(12), 2223–2236.
- Legge, G. E. (1978). Space domain properties of a spatial frequency channel in human vision. *Vision Research*, 18(8), 959–969. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(78\)90024-x](https://doi.org/10.1016/0042-6989(78)90024-x)
- Lehmann, D., & Skrandies, W. (1979). Multichannel evoked potential fields show different properties of human upper and lower hemiretina systems. *Experimental Brain Research*, 35(1), 151–159.
- Lennie, P., Pokorny, J., & Smith, V. C. (1993). Luminance. *Journal of the Optical Society of America. A, Optics and Image Science*, 10(6), 1283–1293.
- Leonova, A., Pokorny, J., & Smith, V. C. (2003). *Spatial frequency processing in inferred PC- and MC-pathways*. 43, 2133–2139. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(03\)00333-X](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(03)00333-X)
- Levine, M. W., & McAnany, J. J. (2005). The relative capabilities of the upper and lower visual hemifields. *Vision Research*, 45(21), 2820–2830. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2005.04.001>
- Li, W., Piëch, V., & Gilbert, C. D. (2006). *cortex*. 7(6), 651–657.
- Liu, T., Heeger, D. J., & Carrasco, M. (2006). Neural correlates of the visual vertical meridian asymmetry. *Journal of Vision*, 6(11), 1294–1306. <https://doi.org/10.1167/6.11.12>
- Lu, Z. L., & Doshier, B. A. (2000). Spatial attention: different mechanisms for central and peripheral temporal precues? *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 26(5), 1534–1548.
- Maffei, L., & Fiorentini, A. (1973). The visual cortex as a spatial frequency analyser. *Vision Research*, 13(7), 1255–1267. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(73\)90201-0](https://doi.org/10.1016/0042-6989(73)90201-0)
- Mangun, G. R., & Buck, L. A. (1998). Sustained visual-spatial attention produces costs and benefits in response time and evoked neural activity. *Neuropsychologia*, 36(3), 189–200. [https://doi.org/10.1016/s0028-3932\(97\)00123-1](https://doi.org/10.1016/s0028-3932(97)00123-1)
- Marigold, D. S., & Patla, A. E. (2008). Visual information from the lower visual field is important for walking across multi-surface terrain. *Experimental Brain Research*, 188(1), 23–31. <https://doi.org/10.1007/s00221-008-1335-7>
- Marrocco, R. T., McClurkin, J. W., & Young, R. A. (1982). Spatial summation and conduction latency classification of cells of the lateral geniculate nucleus of macaques. *Journal of Neuroscience*, 2(9), 1275–1291.
- Martínez, A., Anllo-Vento, L., Sereno, M. I., Frank, L. R., Buxton, R. B., Dubowitz, D. J., ... Hillyard, S. (1999). Involvement of striate and extrastriate visual cortical areas in spatial attention. *Nature Neuroscience*, 2(4), 364–369. <https://doi.org/10.1038/7274>
- McAnany, J. J., & Levine, M. W. (2007). Magnocellular and parvocellular visual pathway contributions to visual field anisotropies. *Vision Research*, 47(17), 2327–2336. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2007.05.013>

- Mehta, A. D., Ulbert, I., & Schroeder, C. E. (2000). Intermodal selective attention in monkeys. I: distribution and timing of effects across visual areas. *Cerebral Cortex (New York, N.Y. : 1991)*, *10*(4), 343–358. <https://doi.org/10.1093/cercor/10.4.343>
- Müsseler, J. (2017). Visuelle Informationsverarbeitung. In *Allgemeine Psychologie*. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-53898-8\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-642-53898-8_2)
- Musselwhite, M. J., & Jeffreys, D. A. (1985). The influence of spatial frequency on the reaction times and evoked potentials recorded to grating pattern stimuli. *Vision Research*, *25*(11), 1545–1555. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(85\)90125-7](https://doi.org/10.1016/0042-6989(85)90125-7)
- Neurobehavioral Systems, I. (2004). Presentation, <https://www.neurobs.com/>, eingesehen am 22.11.2019. Retrieved November 22, 2019, from <https://www.neurobs.com/>
- Noesselt, T., Hillyard, S. A., Woldorff, M. G., Schoenfeld, A., Hagner, T., Jäncke, L., ... Heinze, H. J. (2002). Delayed striate cortical activation during spatial attention. *Neuron*, *35*(3), 575–587. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(02\)00781-X](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(02)00781-X)
- O'Connor, D. H., Fukui, M. M., Pinsk, M. A., & Kastner, S. (2002). Attention modulates responses in the human lateral geniculate nucleus. *Nature Neuroscience*, *5*(11), 1203–1209. <https://doi.org/10.1038/nn957>
- Ofen, N., Moran, A., & Sagi, D. (2007). Effects of trial repetition in texture discrimination. *Vision Research*, *47*(8), 1094–1102. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2007.01.023>
- Oostenveld, R., Fries, P., Maris, E., & Schoffelen, J. M. (2011). FieldTrip: Open source software for advanced analysis of MEG, EEG, and invasive electrophysiological data. *Computational Intelligence and Neuroscience*, *2011*. <https://doi.org/10.1155/2011/156869>
- Palmer, J. (1994). Set-size effects in visual search: the effect of attention is independent of the stimulus for simple tasks. *Vision Research*, *34*(13), 1703–1721.
- Payne, W. H. (1967). Visual reaction times on a circle about the fovea. *Science (New York, N.Y.)*, *155*(3761), 481–482.
- Pinsk, M. A., Doniger, G. M., & Kastner, S. (2004). Push-pull mechanism of selective attention in human extrastriate cortex. *Journal of Neurophysiology*, *92*(1), 622–629. <https://doi.org/10.1152/jn.00974.2003>
- Poghosyan, V., & Ioannides, A. A. (2008). Attention Modulates Earliest Responses in the Primary Auditory and Visual Cortices. *Neuron*, *58*(5), 802–813. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2008.04.013>
- Portin, K., Vanni, S., Virsu, V., & Hari, R. (1999). Stronger occipital cortical activation to lower than upper visual field stimuli. Neuromagnetic recordings. *Experimental Brain Research*, *124*(3), 287–294.
- Pourtois, G., Grandjean, D., Sander, D., & Vuilleumier, P. (2004). Electrophysiological correlates of rapid spatial orienting towards fearful faces. *Cerebral Cortex (New York, N.Y. : 1991)*, *14*(6), 619–633. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhh023>
- Pourtois, G., Rauss, K. S., Vuilleumier, P., & Schwartz, S. (2008). Effects of perceptual learning on primary visual cortex activity in humans. *Vision Research*, *48*(1), 55–62. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2007.10.027>
- Previc, F. H. (1990). Functional specialization in the lower and upper visual fields in humans: Its ecological origins and neurophysiological implications. *Behavioral and Brain Sciences*, *13*(03), 519–542. <https://doi.org/10.1017/S0140525X00080018>
- Proverbio, A. M., Del Zotto, M., & Zani, A. (2010). Electrical neuroimaging evidence that spatial frequency-based selective attention affects V1 activity as early as 40-60 ms in humans. *BMC Neuroscience*, *11*. <https://doi.org/10.1186/1471-2202-11-59>

- Pylyshyn, Z. (1999). Is vision continuous with cognition? The case for cognitive impenetrability of visual perception. *The Behavioral and Brain Sciences*, 22(3), 341–423.
- Rauss, K., Pourtois, G., Vuilleumier, P., & Schwartz, S. (2009). Attentional load modifies early activity in human primary visual cortex. *Hum Brain Mapp*, 30(5), 1723–1733. <https://doi.org/10.1002/hbm.20636>
- Rauss, K., Pourtois, G., Vuilleumier, P., & Schwartz, S. (2012). Effects of attentional load on early visual processing depend on stimulus timing. *Hum Brain Mapp*, 33(1), 63–74. <https://doi.org/10.1002/hbm.21193>
- Raymond, J. E. (1994). Directional anisotropy of motion sensitivity across the visual field. *Vision Research*, 34(8), 1029–1037.
- Rezul K., A. K. M., & Kojima, H. (2010). The what and why of perceptual asymmetries in the visual domain. *Advances in Cognitive Psychology*, Vol. 6, pp. 103–115. <https://doi.org/10.2478/v10053-008-0080-6>
- Rezec, A. A., & Dobkins, K. R. (2004). Attentional weighting: a possible account of visual field asymmetries in visual search? *Spatial Vision*, 17(4–5), 269–293.
- Rossi, V., & Pourtois, G. (2012). State-dependent attention modulation of human primary visual cortex: A high density ERP study. *NeuroImage*, 60(4), 2365–2378. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.02.007>
- Ruff, C. C., Blankenburg, F., Bjoertomt, O., Bestmann, S., Freeman, E., Haynes, J.-D., ... Driver, J. (2006). Concurrent TMS-fMRI and psychophysics reveal frontal influences on human retinotopic visual cortex. *Current Biology : CB*, 16(15), 1479–1488. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.06.057>
- Schiller, P. H. (1986). The central visual system. *Vision Research*, 26(9), 1351–1386. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(86\)90162-8](https://doi.org/10.1016/0042-6989(86)90162-8)
- Schiller, P. H., Finlay, B. L., & Volman, S. F. (1976). Quantitative studies of single-cell properties in monkey striate cortex. V. Multivariate statistical analyses and models. *Journal of Neurophysiology*, 39(6), 1362–1374. <https://doi.org/10.1152/jn.1976.39.6.1362>
- Schiller, P. H., & Malpeli, J. G. (1978). Functional specificity of lateral geniculate nucleus laminae of the rhesus monkey. *Journal of Neurophysiology*, 41(3), 788–797. <https://doi.org/10.1152/jn.1978.41.3.788>
- Schroeder, C. E., Mehta, A. D., & Foxe, J. J. (2001). Determinants and mechanisms of attentional modulation of neural processing. *Frontiers in Bioscience : A Journal and Virtual Library*, 6, D672-84. <https://doi.org/10.2741/schroed>
- Schüler, J., & Dietz, F. (2004). *Kurzlehrbuch Medizinische Psychologie*. Georg Thieme Verlag.
- Schwartz, S., Vuilleumier, P., Hutton, C., Maravita, A., Dolan, R. J., & Driver, J. (2005). Attentional load and sensory competition in human vision: Modulation of fMRI responses by load at fixation during task-irrelevant stimulation in the peripheral visual field. *Cerebral Cortex*, 15(6), 770–786. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhh178>
- Sereno, M. I., Dale, A. M., Reppas, J. B., Kwong, K. K., Belliveau, J. W., Brady, T. J., ... Tootell, R. B. (1995). Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging. *Science (New York, N.Y.)*, 268(5212), 889–893. <https://doi.org/10.1126/science.7754376>
- Shiu, L. P., & Pashler, H. (1995). Spatial attention and vernier acuity. *Vision Research*, 35(3), 337–343. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(94\)00148-F](https://doi.org/10.1016/0042-6989(94)00148-F)

- Shiu, L., & Pashler, H. (1994). Negligible effect of spatial precuing on identification of single digits. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 20(5), 1037–1054. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.20.5.1037>
- Silva, M. F., Brascamp, J. W., Ferreira, S., Castelo-Branco, M., Dumoulin, S. O., & Harvey, B. M. (2018). Radial asymmetries in population receptive field size and cortical magnification factor in early visual cortex. *NeuroImage*, 167, 41–52. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.11.021>
- Skrandies, W. (1987). The upper and lower visual field of man. *Progress in Sensory Physiology*, 8, 1–93. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-71060-5\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-642-71060-5_1)
- Solomon, J. A., Lavie, N., & Morgan, M. J. (1997). Contrast discrimination function: spatial cuing effects. *Journal of the Optical Society of America. A, Optics, Image Science, and Vision*, 14(9), 2443–2448.
- Stolarova, M., Keil, A., & Moratti, S. (2006). Modulation of the C1 visual event-related component by conditioned stimuli: evidence for sensory plasticity in early affective perception. *Cerebral Cortex (New York, N.Y. : 1991)*, 16(6), 876–887. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhj031>
- Talgar, C. P., & Carrasco, M. (2002). Vertical meridian asymmetry in spatial resolution: visual and attentional factors. *Psychonomic Bulletin & Review*, 9(4), 714–722.
- Timmis, M. A., Bennett, S. J., & Buckley, J. G. (2009). Visuomotor control of step descent: evidence of specialised role of the lower visual field. *Experimental Brain Research*, 195(2), 219–227. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-1773-x>
- Van Essen, D. C., Newsome, W. T., & Maunsell, J. H. (1984). The visual field representation in striate cortex of the macaque monkey: asymmetries, anisotropies, and individual variability. *Vision Research*, 24(5), 429–448. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(84\)90041-5](https://doi.org/10.1016/0042-6989(84)90041-5)
- Vuilleumier, P., Armony, J. L., Driver, J., & Dolan, R. J. (2003). Distinct spatial frequency sensitivities for processing faces and emotional expressions. *Nature Neuroscience*, 6(6), 624–631. <https://doi.org/10.1038/nn1057>
- Yeh, T., Lee, B. B., & Kremers, J. (1995). Temporal response of ganglion cells of the macaque retina to cone-specific modulation. *Journal of the Optical Society of America. A, Optics, Image Science, and Vision*, 12(3), 456–464. <https://doi.org/10.1364/josaa.12.000456>
- Yeshurun, Y., & Carrasco, M. (1998). Attention improves or impairs visual performance by enhancing spatial resolution. *Nature*, 396(6706), 72–75. <https://doi.org/10.1038/23936>
- Yeshurun, Y., & Carrasco, M. (1999). Spatial attention improves performance in spatial resolution tasks. *Vision Research*, 39(2), 293–306. <https://doi.org/S004269899800114X> [pii]
- Yeshurun, Y., & Carrasco, M. (2000). The locus of attentional effects in texture segmentation. *Nature Neuroscience*, 3(6), 622–627. <https://doi.org/10.1038/75804>

## **7. Erklärung zum Eigenanteil**

Die Dissertation wurde in der Medizinischen Fakultät der Eberhard Karls Universität zu Tübingen im Institut für Medizinische Psychologie und Verhaltensneurobiologie unter der Betreuung von Herrn Prof. Dr. Born durchgeführt.

Die Konzeption der Studie erfolgte durch Herrn Dr. Rauss und Frau Dipl.-Psych. Herde. Die Probandenrekrutierung und sämtliche experimentelle Untersuchungen wurden nach Einarbeitung durch Herrn Dr. Rauss und Frau Dipl.-Psych. Herde von mir eigenständig durchgeführt.

Die Datenaufbereitung erfolgte in Zusammenarbeit mit Herrn Dr. Rauss und Frau Dipl.-Psych. Herde und die statistische Auswertung erfolgte eigenständig durch mich.

Ich versichere, das Manuskript selbständig verfasst zu haben und keine weiteren als die von mir angegebenen Quellen verwendet zu haben.

Alle Abbildungen sind von mir selbst erstellt worden. Ihre Vervielfältigung oder Veröffentlichung ist ohne mein Einverständnis nicht gestattet.

---

Ort, Datum, Unterschrift der Doktorandin

## **8. Danksagung**

An dieser Stelle möchte ich mich bei allen nachstehenden Personen bedanken, ohne deren Hilfe meine Promotion nicht zustande gekommen wäre.

Ein großer Dank gilt meinem Doktorvater Herrn Prof. Dr. Born für die Betreuung dieser Arbeit und die Ermöglichung meines Einstiegs in die Wissenschaft.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. Rauss und Frau Dipl.-Psych. Herde für die stets freundliche und kompetente Unterstützung bei der Durchführung meiner gesamten Arbeit über die anfängliche Einarbeitung, die Durchführung des EEG-Experiments, der Datenauswertung bis hin zum Schreibprozess. Wenn ich Hilfe benötigte, standen die beiden mir immer mit Rat und Tat zur Seite und ein kollegialer Austausch war zu jeder Zeit möglich.

Ich bedanke mich bei den Mitarbeitern des Instituts für Medizinische Psychologie und Verhaltensneurobiologie in Tübingen, die mir eine sehr angenehme Arbeitsatmosphäre bei der Durchführung des EEG-Experiments ermöglicht haben.

Ein weiteres großes Dankeschön gebührt allen Probanden, die durch ihre Teilnahme diese Studie überhaupt erst ermöglicht haben.

Zutiefst dankbar bin ich meinem Mann Carl für seine unbeschreiblich hilfreiche Unterstützung bei meinem gesamten wissenschaftlichen Lernprozess. Ohne seine verlässliche und liebevolle Unterstützung in allen Lebensbereichen hätte ich diese Arbeit nicht schreiben können.

Mein größter Dank gilt jedoch meinen Eltern, die mich nicht nur über meine gesamte Studienzeit, sondern auf meinem gesamten bisherigen Lebensweg mit großem Engagement, Verständnis und Liebe unterstützt haben und immer für mich da sind. Durch ihre steten Ermutigungen, durch die ich einige Durststrecken überwinden konnte, haben sie einen großen Beitrag zu meinem Studienabschluss und zu dieser Dissertation geleistet. Um ihnen meine Dankbarkeit zu zeigen, widme ich ihnen diese Arbeit.

## 9. Lebenslauf

### Ausbildung

- 02/2019 Beginn der ärztlichen Weiterbildung im Zentrum für sexuelle Gesundheit in Berlin, Bezirksamt Mitte, Gesundheitsamt
- 04/2011 – 09/2018 Medizinstudium, Eberhard Karls Universität Tübingen
- 08.06.2018 Dritter Abschnitt der Ärztlichen Prüfung M3 (Note 2)
- 04/2016 Annahme als medizinische Doktorandin
- 06.04.2017 Zweiter Abschnitt der Ärztlichen Prüfung M2
- 10.09.2013 Erster Abschnitt der Ärztlichen Prüfung M1
- 10/2009 – 03/2011 Studium der Rechtswissenschaften Karl-Franzens-Universität Graz
- 07/2010 Erste Diplomprüfung Rechtswissenschaften
- 06/2009 Erwerb der allgemeinen Hochschulreife (Schnitt 1,1) Akademisches Gymnasium Graz

### Absolvierte Praktika

- 05/2017 – 04/2018 Praktisches Jahr: Klinikum am Steinenberg Reutlingen, Wahlfach Dermatologie Uniklinik Tübingen
- 02/2014 – 03/2015 Famulaturen: Dermatologie und Venerologie, Universitätsklinik Graz; Praxis für Allgemeinmedizin Drs. Wilms in Gottmadingen; Lehrpraxis für Allgemeinmedizin Dr. Wendler in Graz; Kinder- und Jugendpsychiatrie, Landesnervenklinik Sigmund Freud Graz, Ambulanz; Inneren Medizin, Albert Schweitzer Klinik, Graz Geriatriische Gesundheitszentren

### Hobbies und Interessen

- 1996-2011 Klavierunterricht Johann-Joseph-Fux-Konservatorium Graz
- Sprachen Abiturniveau: Englisch, Französisch, Latein; Grundkenntnisse: Italienisch

### Auszeichnungen

- 03/2009 Österreichische Preisträgerin von „Juvenes Translatores“, Übersetzerwettbewerb der Europäischen Kommission