

**Neuronale Mechanismen
der merkmalsbasierten Selektion
beim Menschen**

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades

doctor rerum naturalium

(Dr. rer. nat.)

genehmigt durch die Fakultät für Naturwissenschaften
der Otto-von-Guericke-Universität Magdeburg

von Dr. med. Kai Boelmans
geb. am 05.09.1977 in Nordhorn

Gutachter: Prof. Dr. med. Jens-Max Hopf
Prof. Dr. rer. nat. Uwe Mattler

Eingereicht am: 3. September 2008

Verteidigt am: 16. April 2009

Danksagung

Zuerst möchte ich sehr herzlich Herrn Prof. Dr. Jens-Max Hopf für die Betreuung dieser Arbeit danken, die neben der wertvollen Einführung in das wissenschaftliche Arbeiten auch zahlreiche konstruktive Anregungen und freundschaftliche Gespräche einschloss.

Für seine grosszügige Förderung bei der Umsetzung meiner Forschungsvorhaben und der Möglichkeit in einem aussergewöhnlich wissenschaftlichen Umfeld mitzuarbeiten, gilt mein besonderer Dank dem Direktor der neurologischen Universitätsklinik, Herrn Prof. Dr. Hans-Jochen Heinze. Desweiteren danke ich Herrn Prof. Steven Luck und Herrn Dr. Joo-Seok Hyun, ohne deren Unterstützung einen Teil der Experimente an der Universität von Iowa nicht hätte durchgeführt werden können.

Herrn Dr. Michael Scholz sowie dem MEG-Team (Laura Hermann, Dipl.-Ing. Nina Noennig, Dipl.-Inf. Stefan Knappe und Hans-Jürgen Warmbold) gilt mein aufrichtiger Dank für ihre unkomplizierte Hilfe bei der praktischen Durchführung der Experimente.

Ohne die aussergewöhnliche Unterstützung meiner Familie, insbesondere meiner Eltern, wäre die vorliegende Arbeit nicht durchführbar gewesen. Ihnen gilt mein aufrichtiger Dank. Gar nicht genug danken kann ich Kathrin für ihre Geduld, ihre Zuversicht und das Vertrauen während der Entstehung dieser Arbeit.

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	6
1.1	Selektiv visuelle Aufmerksamkeit	7
1.2	Nicht-invasive Untersuchung visueller Aufmerksamkeit	8
1.3	Neuronale Mechanismen der attentionalen Selektion	10
1.3.1	Lokalisationsbasierte Aufmerksamkeit	12
1.3.2	Merkmalsbasierte Selektion	14
1.3.3	Objektbasierte Aufmerksamkeit	18
1.4	Modelle der visuellen Suche	19
1.4.1	Biased Competition Model	21
1.4.2	Feature Similarity Gain Modell	22
1.5	Fragestellungen	24
2	Ergebnisse	26
2.1	Neuronale Korrelate der merkmalsbasierten Selektion	26
2.1.1	Methode	26
2.1.2	Ergebnisse	33
2.1.3	Diskussion	48
2.2	Der RME: Ausdruck stimulus-spezifischer Eigenschaften?	49
2.2.1	Methode	49
2.2.2	Ergebnisse	50
2.2.3	Diskussion	53
2.3	Der RME: Attentionale Verarbeitung oder perzeptueller Effekt?	54
2.3.1	Methode	54
2.3.2	Ergebnisse	56
2.3.3	Diskussion	57
2.4	Der Einfluss von Hinweisreizen auf den RME	58
2.4.1	Methode	58
2.4.2	Ergebnisse	61
2.4.3	Diskussion	70
2.5	Der Einfluss unterschiedlicher Diskriminationszeiten auf den RME	71
2.5.1	Methode	71
2.5.2	Ergebnisse	74
2.5.3	Diskussion	81

3	Allgemeine Diskussion	83
3.1	Globale merkmalsbasierte Aufmerksamkeit	84
3.2	Implikationen für Modelle der visuellen Suche	87
3.3	Vergleich mit den Ergebnissen früherer EKP Studien.....	88
3.4	Flexibilität der merkmalsbasierten Selektion.....	91
3.5	Fazit.....	92
4	Zusammenfassung.....	93
	Literaturverzeichnis.....	96
	Anhang.....	108
	Curriculum Vitae.....	109

Abkürzungsverzeichnis

ART	Ambiguity Resolution Theory
BEM	Boundary Element Model
BCM	Biased Competition Model
BOLD	Blood Oxygen Level Dependency
EEG	Elektroenzephalographie
EKP	Ereigniskorrelierte Potentiale
EKMF	Ereigniskorrelierte Magnetische Felder
ERPSS	Event-Related Potential Software System
FIT	Feature Integration Theory
GSM	Guided Search Model
IOD	Irrelevanter Orientierungsdistraktor
IPS	Intraparietaler Sulcus
ISI	Interstimulusintervall
IT	Inferior Temporaler Kortex
MEG	Magnetenzephalographie
MML	Master Map of Locations
MSE	Mean Square Error
FMRT	Funktionelle Magnetresonanztomographie
N2pc	Negativierung N2-Zeitbereich posterior contralateral
PSP	Postsynaptische Potentiale
RANOVA	Repeated Analysis of Variance
RF	Rezeptives Feld
ROD	Relevanter Orientierungsdistraktor
RME	Relevanter Merkmalseffekt
SDE	Source Density Estimates
SN	Selektionsnegativität
SNR	Signal to Noise Ratio
SOA	Stimulus Onset Asynchrony
SPL	Superiorer Parietalkortex
SQUID	Superconductive Quantum Interference Device
VF	Visuelles Feld

1 Einleitung

In der vorliegenden Arbeit werden neuronale Mechanismen der merkmalsbasierten Selektion mit Hilfe nicht-invasiver elektromagnetischer Ableitungen beim Menschen untersucht. Zahlreiche psychophysische Studien konnten zeigen, dass eine Fokussierung von Aufmerksamkeit im visuellen Raum unabhängig von den Augenbewegungen durchgeführt werden kann [Posner, 1980; Posner et al., 1980; Eriksen & Hoffman, 1973]. Die Zuweisung von Aufmerksamkeit bleibt allerdings nicht allein auf Lokalisationen begrenzt, sondern richtet sich auch auf nicht-räumliche Eigenschaften wie Farbe, Orientierung oder Bewegung [z.B. Duncan, 1984; Rossi & Paradiso, 1995; Corbetta et al., 1990; O'Craven et al., 1997]. Diese eigenschaftsbasierte Selektion kann unabhängig von der Lokalisation arbeiten und scheint besonders geeignet, visuelle Stimulusobjekte mit aufgaben-relevanten Merkmalen bevorzugt zu registrieren [Motter, 1994; Treue & Martinez-Trujillo, 1999]. Allerdings ist das (Abhängigkeits)Verhältnis dieser beiden Selektionsmechanismen, der lokalisations- und der eigenschaftsbasierten Selektion, nicht abschliessend geklärt. Es existiert eine Reihe von Befunden, die der lokalisationsbasierten Aufmerksamkeit eine Priorität gegenüber nicht-räumlichen Selektionsmechanismen einräumen [Hillyard & Münte, 1984; Anllo-Vento & Hillyard, 1996; Hillyard et al., 1998; Lavie & Driver, 1996; Cave & Pashler, 1995]. Im Gegensatz dazu zeigen mehrere Studien, dass Distraktoren mit aufgaben-relevanten Merkmalen Aufmerksamkeit attrahieren [Yantis & Egeth, 1999; Folk & Remington, 1998] und die frühe Selektion relevanter Merkmale einen Zugang zu ihren Lokalisationen bieten kann [Cohen & Ivry, 1989]. In zahlreichen Modellen zur visuellen Suche wird die Hypothese formuliert, dass es durch die merkmalsbasierte Selektion zu einer Eingrenzung des Suchraums kommen kann, auf deren Ergebnis dann die räumlich-fokale Aufmerksamkeit zu potentiellen Ziellokalisierungen ‚geführt‘ wird [Wolfe et al., 1989; Treisman & Sato, 1990; Wolfe, 1994; Cave, 1999]. Allerdings existieren für diese Strategie der Merkmalsführung bisher nur wenige experimentelle Befunde. Der Schwerpunkt der Arbeit liegt daher in der Untersuchung solcher neuronalen Selektionsmechanismen.

Dazu wird im ersten Teil der Einleitung der Begriff der selektiven visuellen Aufmerksamkeit eingeführt und die besondere Bedeutung der Selektion bei der Stimulusverarbeitung hervorgehoben. Im Folgenden werden die in der Arbeit benutzten nicht-invasiven Untersuchungsverfahren, die Elektroenzephalographie (EEG) und die Magnetenzephalographie (MEG), vorgestellt. Beide Verfahren bieten aufgrund ihrer hohen zeitlichen und guten lokalisatorischen Auflösung einen Zugang zu den neuronalen Generatoren, die der merkmalsbasierten Selektion zugrunde liegen. Im zweiten Teil der Einleitung werden ausgewählte Studien zur lokalisations- und merkmalsbasierten Selektion zusammengefasst. Dabei werden neben tierexperimentellen Befunden auch neuere Ergebnisse

beim Menschen berücksichtigt, die mit Hilfe der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT) erhoben wurden [Saenz et al., 2002; Beauchamp et al., 1997; O'Craven et al., 1999]. Die verschiedenen Selektionsstrategien werden auch in zentralen Modellen zur visuellen Suche berücksichtigt, wie im dritten Teil der Einleitung dargelegt. Im letzten Teil wird die Fragestellung der Arbeit formuliert: Es soll untersucht werden, ob der Fokussierung auf ein potentiell Zielobjekt tatsächlich eine merkmalsbasierte Selektion vorausgeht. Nach gegenwärtigen Theorien könnten bestimmte Suchprozesse auf genau solchen merkmalsbasierten Modulationen beruhen [vgl. *feature guidance*, Wolfe et al., 1989].

1.1 Selektiv visuelle Aufmerksamkeit

Der Mensch wird in seiner Umwelt permanent mit einer enormen Menge an visueller Information konfrontiert. Um ein einheitliches und konsistentes Bild der visuellen Umgebung wahrzunehmen und sich zielgerichtet in der Umwelt zu bewegen, muss die visuelle Information gefiltert und auf relevante Aspekte reduziert werden. Der neuronale Mechanismus, der diese Integrationsleistung ausführt, wird als selektive visuelle Aufmerksamkeit bezeichnet. Einschränkungen oder Störungen der visuellen Aufmerksamkeit können zu einer dramatischen Reduktion alltagspraktischer Fähigkeiten führen. Verletzungen des Parietallappens z.B. führen häufig zu einem visuellen Neglekt, der sich in einer fehlerhaften Aufmerksamkeitslenkung und einer Vernachlässigung des kontralateralen visuellen Gesichtsfeldes äußert [Bisiach & Vallar, 1988; Rafal, 1994; Halligan et al., 2003].

Visuelle Aufmerksamkeit lässt sich nicht auf ein einzelnes Modul reduzieren, sondern setzt sich aus einer ganzen Reihe unterschiedlicher Subsysteme und ihren Teilleistungen zusammen. Moderne Konzepte versuchen, diese unterschiedlichen Subsysteme in einem einheitlichen Modell zusammenzufassen [Zomeren & Brouwer, 1994]: Zu den wichtigsten Komponenten der visuellen Aufmerksamkeit gehören sowohl Aspekte der Intensität als auch der Selektivität. Mit dem Begriff der Intensität werden grundlegende Prozesse der kurzfristigen und längerfristigen Aufmerksamkeitsaktivierung bzw. der Aufrechterhaltung von Aktivierung beschrieben (Alertness und Vigilanz). Um zum Ausdruck zu bringen, dass es sich bei der Aufmerksamkeitsleistung um eine willentliche Anstrengung handelt, werden auch energetische Aspekte in dieses Konzept einbezogen. Der Begriff der Selektivität dagegen umfasst als Unterformen die fokussierte Aufmerksamkeit sowie die geteilte Aufmerksamkeit. Die fokussierte Aufmerksamkeit beschreibt die Fähigkeit, einen bestimmten Ausschnitt der visuellen Szene zu isolieren und verhaltensrelevante Stimulusmerkmale zu erkennen. Der attentionale Fokus wird dabei auch unter ablenkbaren Bedingungen, z.B. durch interferierende Störinformationen, aufrechterhalten.

Schon die klassische Definition von William James [1890] betont besonders den Selektionsaspekt von Aufmerksamkeit. Damals wurden für das Verständnis von

Aufmerksamkeit allerdings überwiegend phänomenologische Konzepte verwendet. Auch in den Aufmerksamkeitstheorien der 50iger Jahre des letzten Jahrhunderts wurde die Selektion als zentrale Aufgabe von Aufmerksamkeit gesehen. So formulierte Broadbent [1958] auf der Basis experimenteller Befunde beim dichotischen Hören seine Filtertheorie. Er erkannte, dass es bei binauralen Diskriminationsleistungen zu einem Informationsverlust kommt, der ursächlich auf eine begrenzte zentrale Verarbeitungskapazität zurückzuführen ist. Diese Begrenzung in der Informationsverarbeitung wurde bildlich auch als Flaschenhals-Theorie bezeichnet. Broadbent [1958] ging davon aus, dass die Filter auf frühen Stufen der Stimulusverarbeitung lokalisiert sind (*early selection theory*). In anderen Theorien dagegen wurde abhängig von den Befunden argumentiert, dass die Filter in hierarchisch höheren Verarbeitungsstufen liegen (*late selection theory*) [Deutsch & Deutsch, 1963; Treisman, 1964]. Unabhängig von der Diskussion über die Lokalisation der Filter in der visuellen Verarbeitungshierarchie wird aber deutlich, dass die attentionale Selektion ein aktiver Prozess ist, bei dem das Gehirn mit Hilfe von Aufmerksamkeit eine visuelle Repräsentation der Umwelt aufbaut.

Eine Voraussetzung für die Selektion eines potentiellen Zielstimulus ist die räumliche Verschiebung des Aufmerksamkeitsfokus. Dazu wurden u.a. von Posner [1980] systematische Untersuchungen durchgeführt, die zwei unterschiedliche Orientierungssysteme beschrieb: Ein offenes System (*overt attention*), bei dem relevante Objekte mit Hilfe von Augenbewegungen ins Zentrum der Aufmerksamkeit gelangen und ein verdecktes System (*covert attention*), bei dem die Selektion des Ortes ohne Blickbewegung erfolgt. Um in experimentellen Untersuchungen eine gegenseitige Beeinflussung durch beide Systeme zu unterbinden, wird den Versuchspersonen in der Regel ein zentraler Punkt gezeigt, der dauerhaft mit den Augen fixiert werden muss. Nach Posner [1980] kommt es zu einer verbesserten neuronalen Verarbeitung von Stimulusobjekten, die innerhalb des räumlichen Aufmerksamkeitsfokus liegen. Diese Idee wird auch mit der populären Lichtkegel-Metapher (*spotlight*) verglichen, wonach Aufmerksamkeit den Raum ähnlich wie ein Lichtkegel abtastet und Informationen innerhalb des Kegels schneller und besser verarbeitet werden [Posner, 1980; Tsal, 1983]. Schon Neisser [1967] hatte vermutet, dass die Positionsselektion eine Voraussetzung für eine detaillierte Informationsanalyse am selektierten Ort ist. Die Lichtkegel-Metapher hat lange im Zentrum der Aufmerksamkeitsforschung gestanden.

1.2 Nicht-invasive Untersuchung visueller Aufmerksamkeit

Durch die enorme technische Entwicklung wurden verschiedene Untersuchungsmethoden etabliert, um neuronale Mechanismen der selektiven Aufmerksamkeit zu untersuchen. So können z.B. durch extrazelluläre Einzelzelleitungen in Rhesusaffen Aufmerksamkeits-effekte direkt auf der zellulären Ebene gemessen werden [Motter, 1993; Luck et al., 1997b;

Maunsell & Newsome, 1987; Cook & Maunsell, 2002]. Auf makroskopischer Ebene gehören u.a. die Positronenemissionstomographie [Corbetta et al., 1991] oder die fMRT [Kastner et al., 1999] zu den etablierten Methoden der Aufmerksamkeitsforschung. Beim Menschen spielen auch die ereigniskorrelierten Potentiale (EKP) und ereigniskorrelierten magnetischen Felder (EKMF) eine wichtige Rolle, weil sie nicht-invasiv und mit hoher zeitlicher Auflösung registriert werden können [Übersicht z.B. in Luck et al., 2000]. Die EKP Signale sind elektrische Potentiale, die stimuluskorreliert zu einer Aktivierung im Kortex auftreten. Bei einer synchronen Aktivierung von zahlreichen Neuronen summieren sich die postsynaptischen Potentiale (sowohl exzitatorische und inhibitorische PSP). Die stärksten neuronalen Generatoren liegen in der III. und V. Schicht des Neokortex, wo eine besonders homogene Ausrichtung der Pyramidenzellen vorliegt. Die elektrischen Felder können mit Abschwächungen bis an die Kopfoberfläche reichen und dort erfasst werden. Das EKP eines Einzelstimulus ist in der Regel zu klein und wird von der Grundaktivität des EEG überlagert. Erst bei wiederholter Stimulation können die EKPs aus dem Grundrauschen des EEG isoliert werden. Der EKP Spannungsverlauf wird in Abhängigkeit von der Zeit dargestellt. Die Sequenz des Spannungsverlaufes reflektiert dabei die einzelnen neuronalen Verarbeitungsprozesse, die durch den Stimulus hervorgerufen werden. Ein wesentlicher Vorteil der EKP Untersuchungen gegenüber der fMRT liegt darin, dass die zugrunde liegenden neuronalen Prozesse mit sehr hoher zeitlicher Auflösung abgebildet werden.

Jede Bewegung elektrischer Ladungen ruft auch ein magnetisches Feld hervor. Die magnetischen Feldlinien umgeben dabei die longitudinale Achse eines durch einen elektrischen Dipol hervorgerufenen Stroms. Da die Stärke des hirneigenen Magnetfeldes mit 1-2 pT (10^{-12} T) extrem gering und um den Faktor 10^{-8} schwächer ist als das Erdmagnetfeld, werden an die Messtechnik besondere Anforderungen gestellt. Dazu gehören u.a. der Einsatz supraleitender Sensoren (*Super Conducting Quantum Interference Device*) sowie eine elektrisch und magnetisch abgeschirmte Messkammer aus μ -Metall. Ohne diese Massnahmen der Störunterdrückung würden externe Magnetfelder eine erfolgreiche MEG-Registrierung unmöglich machen. In modernen MEG Geräten sind bis zu 256 Magnetometer im MEG-Dewar untergebracht, die eine simultane und gute räumliche Aufzeichnung von MEG Signalen ermöglichen. Wichtig ist, dass beim MEG die extrazellulären Ströme im Gegensatz zum EEG eine untergeordnete Rolle spielen. Das ausserhalb des Kopfes gemessene Magnetfeld wird vorwiegend durch den Strom bestimmt, der innerhalb der Neurone fließt. Die unterschiedlichen Leitfähigkeiten der verschiedenen Gewebetypen (Liquor, Dura, Kalotte) können dabei weitgehend vernachlässigt werden, so dass die Ausbreitung der magnetischen Felder weniger verzerrt ist. Dies verbessert u.a. die Voraussetzungen für eine Bestimmung der Quellenlokalisierung. Durch die Anordnung der MEG-Sensoren über der Kopfoberfläche werden vor allem Potentialquellen mit einer tangentialen Orientierung erfasst. Das EEG bildet sowohl die Potentiale radialer als auch tangentialer Quellen ab. Die

Kombination aus EEG und MEG erscheint daher besonders geeignet, um kortikale Generatoren mit hoher zeitlicher und guter räumlicher Auflösung zu erfassen. Während die zeitliche Analyse kein Problem darstellt, lassen sich von extrakraniell gemessenen magnetischen Feldverteilungen nicht immer eindeutig die kortikalen Generatoren der zugrunde liegenden Stromquellen konstruieren (inverses Problem). Ein prinzipielles Problem ergibt sich aus der Tatsache, dass die extrakraniell gemessene Magnetfeldverteilung theoretisch auf eine beliebig grosse Anzahl von Quellenkonfigurationen zurücktransformiert werden kann. Eine eindeutige Lösung des inversen Problems ist nicht möglich. Um die Zahl der plausiblen Lösungen dennoch einzuschränken, müssen zusätzliche Informationen über die anatomische Struktur des Volumenleiters sowie die individuelle Kortexgeometrie berücksichtigt werden.

1.3 Neuronale Mechanismen der attentionalen Selektion

Die Zuweisung von Aufmerksamkeit ist bei begrenzten Verarbeitungskapazitäten im visuellen Kortex eine Voraussetzung, um relevante Informationen bevorzugt zu verarbeiten. Dabei kann die Aufmerksamkeitsorientierung im visuellen Kortex durch zwei verschiedene Prozesse vermittelt werden: Saliente Stimuli können innerhalb visueller Suchprozesse besonders effizient verarbeitet werden, weil sie die Aufmerksamkeit automatisch und unmittelbar attrahieren (*bottom-up*). Diese automatische Aufmerksamkeitsorientierung tritt z.B. auf, wenn ein einzelner roter Stimulus zwischen multiplen grünen Distraktoren präsentiert wird. Die Verarbeitung des roten Stimulus ist dramatisch beschleunigt, weil die rote Farbe zu einer erhöhten Salienz und damit einer bevorzugten Verarbeitung führt (sog. Pop-out Effekt). Die Stimulussalienz kann auf unterschiedlichen Eigenschaften wie der Orientierung, der Farbe oder Gruppierungseffekten beruhen [Treisman & Gelade, 1980; Treisman & Gormican, 1988; Duncan, 1984, Driver & Baylis, 1989]. Die zweite Verarbeitungsstrategie ist eine willensgesteuerte, attentionale Fokussierung aus höheren visuellen Arealen (*top-down*). Durch top-down gesteuerte Prozesse kann die neuronale Reaktion auf Stimulusattribute so moduliert werden, dass ein Stimulus an einer attendierten Lokalisationen oder mit aufgaben-relevanten Eigenschaften bevorzugt verarbeitet wird [Desimone & Duncan, 1995; Desimone, 1998]. Die top-down und bottom-up vermittelten Kontrollprozesse interagieren schon auf elementaren Stufen der visuellen Verarbeitung miteinander. Es gibt allerdings unterschiedliche Mechanismen, wie top-down Prozesse mit Hilfe visueller Aufmerksamkeit die neuronale Antwort beeinflussen: Dazu gehören u.a. eine Verstärkung der neuronalen Antwort gegenüber dem attendierten Stimulus (*enhancement*) [Motter, 1993; Luck et al., 1997a; Treue & Maunsell, 1996], sowie das Filtern irrelevanter Informationen (*suppression*), z.B. umgebender Störinformationen [Reynolds et al., 1999; Kastner et al., 1997].

Insbesondere die Verstärkung der neuronalen Antwort gegenüber einem attendierten Stimulus wurde u.a. mit Hilfe von Einzelzelleitungen bei Rhesusaffen intensiv untersucht. Die Tiere richteten dabei ihre Aufmerksamkeit entweder auf einen einzelnen Stimulus innerhalb des rezeptiven Feldes (RF) oder auf eine Lokalisation ausserhalb des RF. Ein Aufmerksamkeitseffekt konnte sowohl in den ventralen Verarbeitungsarealen V2 [Motter, 1993; Luck et al., 1997b] und V4 [Connor et al., 1996; Luck et al., 1997b; McAdams & Maunsell, 1999] als auch in parietalen Arealen wie MT [Treue & Maunsell, 1996; Treue & Martinez, 1999] nachgewiesen werden. Vergleichbare Effekte wurden auch in EKP Ableitungen beim Menschen gefunden. Die lokalisationsbasierte Aufmerksamkeit führte zu einer erhöhten neuronalen Aktivität im extrastriären Kortex zwischen 80 bis 130 ms nach der Stimuluspräsentation [Heinze et al., 1994; Mangun, 1995; Hillyard et al., 1998; Mangun et al., 1998]. Die bevorzugte Selektion trat aber nicht nur gegenüber Stimulusobjekten an der attendierten Lokalisation auf, sondern auch gegenüber aufgaben-relevanten Stimuluseigenschaften. So wurden bei tierexperimentellen und bildgebenden Untersuchungen beim Menschen verstärkte neuronale Antworten gegenüber den Attributen Farbe und Luminanz [Corbetta et al., 1991; Motter 1994; O'Craven et al., 1997], Orientierung [Haenny & Schiller, 1988; Maunsell et al., 1991] und Bewegungsrichtung [Ferrera et al., 1994; Schoenfeld et al., 2002; Schoenfeld et al., 2003] nachgewiesen. In EKP Studien von Hillyard und Kollegen traten die eigenschaftsbasierten Modulationen gegenüber Stimulusattributen wie Farbe oder Orientierung dabei ~60 ms nach der lokalisationsbasierten Selektion auf [Hillyard & Anllo-Vento, 1998; Anllo-Vento et al., 1998; Hillyard & Münte, 1984]. Aufgrund dieses Latenzunterschiedes postulierten Hillyard und Kollegen ein hierarchisch aufgebautes Aufmerksamkeitsmodell, bei dem die eigenschaftsbasierte Verarbeitung der Stimulusattribute auf der vorherigen Selektion des Ortes aufbaut. Dagegen argumentierten alternative Modelle, dass die Selektion der Lokalisation und die Selektion der Merkmalseigenschaften zeitlich parallel ablaufen können [Desimone & Duncan, 1995], aber die Selektion des Ortes schneller abgeschlossen ist [Bundesen, 1990; Nissen, 1985]. Mit Hilfe der vorliegenden Experimente sollen u.a. diese konträren Positionen näher untersucht werden.

Visuelle Aufmerksamkeit kontrolliert sowohl die einlaufenden sensorischen Informationen als auch die willentlich-attentionale Erwartung, die sich u.a. aus den aufgabenspezifischen Anforderungen ergibt. Die neuronalen Generatoren, die diese Kontrolle ausüben, lassen sich nicht auf ein einzelnes Kortexareal reduzieren, sondern setzen sich aus einem komplexen Netzwerk frontaler und parietaler Strukturen zusammen [Corbetta & Shulman, 2002; Yantis & Serences, 2003]. Bei fMRT Studien wurden u.a. zwei Kortexareale identifiziert, die eine hervorgehobene Rolle bei der attentionalen Kontrolle spielen: Der superiore Parietalkortex (SPL) [Vandenberghe et al., 2001; Yantis et al., 2002] und der intraparietale Sulcus (IPS) [Corbetta & Shulman, 2002]. Während der SPL überwiegend kurze, transiente Aktivierungsmuster zeigt (Initiierung und Steuerung von Aufmerksamkeit),

werden im IPS eher kontinuierliche Aktivierungsmuster gefunden (Aufrechterhaltung der Aufmerksamkeit). Die Kontrollmechanismen treten dabei sowohl gegenüber der lokalisations- als auch der merkmalsbasierten Selektion auf.

1.3.1 Lokalisationsbasierte Aufmerksamkeit

Die neuronalen Grundlagen räumlicher Aufmerksamkeit gehören zu den am längsten bekannten und am besten untersuchten Mechanismen visueller Aufmerksamkeit. Bereits Helmholtz [1910] konnte nachweisen, dass eine Fokussierung von Aufmerksamkeit unabhängig von den Augenbewegungen möglich ist. Sowohl bei psychophysischen als auch bei neurophysiologischen Untersuchungen gelang es auf verschiedenen strukturellen Ebenen, die Mechanismen der lokalisationsbasierten Aufmerksamkeit zu erforschen [Posner, 1980; Hillyard & Münte, 1984; Moran & Desimone, 1985; Motter, 1993; Heinze et al., 1994; Brefczynski & DeYoe, 1999].

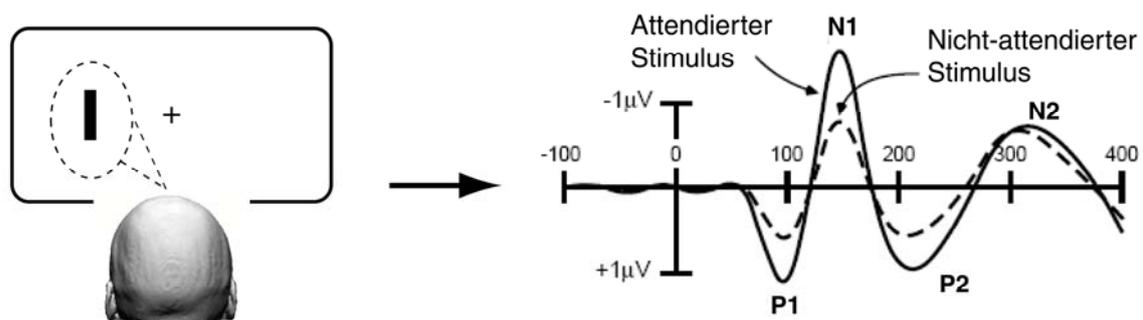


Abb. 1.1 Untersuchung visueller Aufmerksamkeit mit Hilfe ereigniskorrelierter Potentiale.

Eine bestimmte Eigenschaft des Zielstimulus (z.B. die Orientierung des Balkens) im linken VF soll diskriminiert werden: Dazu fixieren die Probanden aktiv das Kreuz in der Bildmitte, während sie ihren Aufmerksamkeitsfokus auf das linke Hemifeld lenken (dargestellt durch die gestrichelte Linie). Die Stimulusobjekte werden zufällig und in schneller Abfolge im linken und rechten VF präsentiert. Während der Präsentation wird kontinuierlich das EEG abgeleitet und nachfolgend ein EKP mit Hilfe der Signalmittelung isoliert: Es findet sich ein charakteristischer Spannungsverlauf mit frühen (P1 und N1) und späteren (P2 und N2) visuellen Komponenten. Die frühen stimulus-provozierten Komponenten zeigen dabei konstant grössere Amplituden, wenn die Stimulusobjekte an der attendierten Lokalisation präsentiert werden im Vergleich zur nicht-attendierten Lokalisation [modifiziert nach Luck & Vecera, 2002).

So konnte u.a. mit Hilfe nicht-invasiver elektrophysiologischer Verfahren wie EKP- und MEG-Ableitungen gezeigt werden, dass es zu einer signifikanten Änderung der Potentialantwort gegenüber einem Stimulus an der attendierten Lokalisation im Vergleich zur

nicht-attendierte Lokalisation kommt [Harter et al., 1982; Hillyard & Mangun, 1987]. Im Spannungsverlauf zeigt sich eine stärkere Positivierung im Zeitintervall zwischen 60 bis 100 ms (P1 Komponente) [Mangun, 1995] und eine stärkere Negativierung im Zeitintervall zwischen 140 bis 190 ms nach dem Stimulusbeginn (N1 Komponente) [Hillyard & Münte, 1984; Mangun & Hillyard, 1988] (s. Abbildung 1.1). Die Amplitudenmodulationen dieser frühen visuellen EKP Komponenten spiegeln dabei unterschiedliche Aspekte der visuellen Selektion wieder: Die P1 Komponente reflektiert eine Erhöhung der perzeptuellen Sensitivität in extrastriären visuellen Arealen, ein Mechanismus der als ‚*sensory gain amplification*‘ bezeichnet wird [Mangun, 1995; Hillyard et al., 1996; 1998; Wijers et al., 1997; Eimer, 1997]. Auch bei Verwendung peripherer Hinweisreize (*cueing*) vor der eigentlichen Stimuluspräsentation kann eine Erhöhung der P1 Amplitude für Stimuli an vorbekannten Lokalisationen nachgewiesen werden. Eine signifikante Änderung der P1 Latenz dagegen tritt nicht auf. Der P1 Aufmerksamkeitseffekt reflektiert im Wesentlichen eine Modulation der räumlichen Aufmerksamkeitsverteilung. Die Modulation der N1 Komponente dagegen ist vielschichtiger und tritt nicht automatisch auf. N1 Modulationen fehlen z.B. bei einfachen Reaktionszeitaufgaben und treten vor allem dann auf, wenn bei begrenzten Verarbeitungskapazitäten eine Diskrimination des attendierten Stimulus erforderlich ist (N1 Diskriminationseffekt) [Ritter et al., 1988; Mangun & Hillyard, 1991; Vogel & Luck, 2000; Hopf et al., 2004].

Neben der zeitlichen Auflösung wurden auch die neuronalen Generatoren der P1 und N1 Komponente mit Hilfe von Stromdipolmodellen untersucht. Die neuronalen Generatoren der P1 wurden im ventralen Areal des extrastriären Kortex (Gyrus fusiformis) beschrieben [Heinze et al., 1994]. Der kortikale Ursprung des N1 Diskriminationseffekts dagegen konnte im ventralen okzipito-temporalen Kortex lokalisiert werden. Durch die P1/N1 Modulation konnte auch gezeigt werden, dass die attentionalen Effekte Ausdruck aktiver sensorischer Verarbeitungsprozesse sind (*stimulus set selection*) [Luck et al., 1994b] und nicht durch eine einfache Änderung von Reaktionskriterien bei den Versuchspersonen hervorgerufen werden. Die systematische Untersuchung des EKP Verlaufs zeigt neben den frühen visuellen Komponenten auch Amplitudenmodulationen im N2 Zeitbereich (200 bis 300 ms). Eine zentrale Komponente bei der visuellen Suche ist die N2pc, die attentionale Filter- und Selektionsprozesse reflektiert [Luck & Hillyard, 1994b; 1995]. Die Nomenklatur der N2pc Komponente ergibt sich aus ihrer Negativierung im Zeitintervall zwischen 200 und 300 ms über dem okzipitalen Kortex in der zum Zielstimulus kontralateralen Hemisphäre. Die N2pc wird typischerweise bei visuellen Suchaufgaben beobachtet, die eine Diskrimination des Zielstimulus in Anwesenheit von interferierenden Distraktoren erfordern. Sie kann auch gegenüber einzelnen Stimulusobjekten auftreten, allerdings mit kleinerer Amplitude [Luck & Hillyard, 1990; Luck et al., 1990].

Die N2pc Komponente reflektiert einen attentionalen Filterprozess, bei dem Kodierungsambiguitäten zwischen dem Zielstimulus und irrelevanten Distraktoren aufgelöst werden (*Ambiguity Resolution Theory*) [Luck et al., 1997a]. Eine kombinierte EEG/MEG Studie [Hopf et al., 2002a] konnte nachweisen, dass es eine positive Korrelation zwischen der N2pc Amplitudengrösse mit der Stärke der Interferenz von Distraktoren und Zielstimulus gibt. Darüber hinaus zeigte sich, dass die N2pc in einem frühen Zeitintervall ipsilateral zu den Distraktoren auf der Nichtziel-Seite und in einem späteren Intervall kontralateral zu den Distraktoren auf der Zielseite auftrat (ipsi-kontra-Sequenz). Die Fokussierung auf den Zielstimulus läuft demnach in einer räumlich hierarchischen, von grob-zu-fein gehenden Sequenz ab, bei der das irrelevante Hemifeld zuerst supprimiert wird. Diese Beobachtung legt nahe, dass die Selektion eines potentiellen Zielstimulus primär lokalisationsbasiert erfolgt [Cave & Pashler, 1995]. Die räumlich sequentielle Verarbeitung wird in einflussreichen Theorien zur visuellen Suche aufgegriffen [Treisman & Sato, 1990; Wolfe, 1994; Olshausen et al., 1993], eine systematische Untersuchung solcher Selektionsmuster steht allerdings noch aus.

Vergleichbare Befunde zur N2pc wurden zuvor auch bei Einzelzelleableitungen in Rhesusaffen beschrieben [Chelazzi et al., 1993; 1998; 2001]. Die Suppression von irrelevanten Distraktoren führte bei den Tieren zu einer erhöhten neuronalen Aktivität in extrastriären Kortexarealen (V4, IT). Diese Aktivierungen scheinen auf makroskopischem Niveau vergleichbar zu sein mit der gemessenen N2pc Aktivität beim Menschen [Luck et al., 1997a]. Mit Hilfe einer MEG Quellenanalyse wurden die neuronalen Quellen der N2pc näher untersucht [Hopf et al., 2000]. Diese lässt sich in zwei Subkomponenten unterteilen: Einen frühen parietalen Anteil (180-220 ms) und einen späteren okzipito-temporalen Anteil (250-300 ms). Die Beteiligung des Parietalkortex legt nahe, dass es sich bei der N2pc um einen mehrstufigen Selektionsprozess handelt, bei dem es initial zu einem attentionalen Shift auf den potentiellen Zielstimulus kommt, gefolgt von der eigentlichen Stimulusdiskrimination [Woodman & Luck, 1999]. Zusammenfassend zeigen die hier vorliegenden Ergebnisse, dass die lokalisationsbasierte Aufmerksamkeit eine zentrale Rolle bei der attentionalen Selektion spielt.

1.3.2 Merkmalsbasierte Selektion

Neben der räumlichen Aufmerksamkeitslenkung wurden auch neuronale Mechanismen der eigenschaftsbasierten Selektion bzw. der Merkmalsführung auf verschiedenen strukturellen Ebenen intensiv untersucht: bei extrazellulären Einzelzelleableitungen in Rhesusaffen [Motter, 1994; Treue & Martinez-Trujillo, 1999], mit Hilfe funktionell bildgebender Verfahren (PET, fMRT) [Corbetta et al., 1990; Kastner et al., 1999; Saenz et al., 2002] sowie nicht-invasiver elektrophysiologischer Untersuchungen beim Menschen (EKP, EKMF) [Anllo-Vento et al.,

1998]. Eine Fokussierung von Aufmerksamkeit tritt demnach nicht nur gegenüber Lokalisationen, sondern auch gegenüber nicht-räumlichen Eigenschaften auf [Corbetta et al., 1990; O'Craven et al., 1997]. Diese eigenschaftsbasierte Selektion kann unabhängig von der lokalisationsbasierten Aufmerksamkeit arbeiten [Motter, 1994; Treue & Martinez-Trujillo, 1999]. Allerdings sind neuronalen Mechanismen, die der eigenschaftsbasierten Selektion zugrunde liegen, insgesamt weniger erforscht. Im Folgenden sollen wesentliche Befunde zur merkmalsbasierten Selektion zusammengefasst werden:

Motter [1994] konnte erstmals bei Zelleitungen im extrastriären visuellen Kortex (V4 Areal) von Rhesusaffen zeigen, dass farbverarbeitende Neurone selektiv gegenüber einer bestimmten Farbe reagieren (effektives Merkmal), wenn dieses Merkmal im RF der Zelle präsentiert wurde, *unabhängig* von der Lokalisation des räumlichen Aufmerksamkeitsfokus. Im Detail wurden den Tieren farbige Stimulusobjekte in variabler Reihenfolge präsentiert. Vor dem eigentlichen Zielstimulus wurde ein Hinweisreiz präsentiert, der die zu attendierende Farbe anzeigte. Die Aktivität der V4 Neurone war erhöht, wenn die Farbe des Hinweisreizes für die Zelle effektiv war und mit der Farbe des Zielstimulus im RF übereinstimmte. Bemerkenswert war, dass dieser Effekt auch ausserhalb des räumlichen Aufmerksamkeitsfokus auftrat. Motter schlussfolgerte, dass die Modulation der V4 Aktivität Ausdruck einer eigenschaftsbasierten Selektion sein könnte, die geeignet wäre, um räumlich-fokale Aufmerksamkeit auf potentielle Ziellokalisierungen zu lenken.

Auch Treue & Martinez-Trujillo [1999] fanden vergleichbare merkmalspezifische Modulationen im bewegungssensitiven MT/V5 Areal bei Rhesusaffen. In ihrem Experiment wurde im RF eines bewegungssensitiven Neurons eine Punktwolke präsentiert, die sich in die vom Neuron präferierte Richtung bewegte, aber von den Tieren ignoriert wurde. Der Aufmerksamkeitsfokus wurde auf eine zweite Punktwolke im kontralateralen visuellen Feld gelenkt, die sich im Vergleich zum ersten Stimulus entweder in die präferierte oder die anti-präferierte Richtung bewegte. Der Affe musste kurze Wechsel in der Bewegungsrichtung des zweiten Stimulus detektieren. Treue & Martinez-Trujillo konnten nachweisen, dass MT Zellen im ipsilateralen Feld verstärkt aktiviert wurden, wenn sich gleichzeitig der attendierte Stimulus im kontralateralen Feld in die präferierte Richtung bewegte. Die Zuwendung von Aufmerksamkeit gegenüber einem präferierten Merkmal (Bewegungsrichtung) führte offensichtlich multiplikativ zu einer Erhöhung der Feuerraten von allen MT-Zellen, die das präferierte Merkmal im gesamten visuellen Feld kodieren. Bei der anti-präferierten Bewegungsrichtung dagegen wurde die Zellantwort der ipsilateralen Neurone supprimiert. Merkmalsbasierte Aufmerksamkeit moduliert offensichtlich Zellantworten im gesamten visuellen Feld, auch wenn der räumliche Aufmerksamkeitsfokus nur auf einen Ausschnitt in der visuellen Szene gerichtet wird. Der Nachweis einer selektiven Aktivierung gegenüber einem aufgaben-relevanten Merkmal gelang auch bei weiteren tierexperimentellen

Untersuchungen [Chelazzi et al., 1993; 1998; Haenny et al., 1988; Haenny & Schiller, 1988; Maunsell et al., 1991].

Befunde beim Menschen

Auch beim Menschen sind die neuronalen Mechanismen der merkmalsbasierten Selektion Gegenstand zahlreicher Studien [Corbetta et al., 1991; Beauchamp et al., 1997; Saenz et al., 2002; 2003]. So untersuchten Saenz und Kollegen [2002; 2003] in Analogie zu den Experimenten von Treue & Martinez-Trujillo [1999] mit Hilfe der fMRT eigenschaftsbasierte Aufmerksamkeitseffekte im menschlichen visuellen Kortex. Dazu wurden Versuchspersonen zwei Stimulusobjekte im linken und rechten VF präsentiert, von denen einer zu attendieren und der andere zu ignorieren war. Der zu attendierende Stimulus enthielt eine kreisförmige Öffnung, in der sich zwei transparente Punktwolken aufwärts und abwärts bewegten (Linearbewegung). Der zu ignorierende Stimulus enthielt eine vergleichbare Öffnung, in der sich nur eine Punktwolke (aufwärts oder abwärts) bewegte. Die Aufgabe der Versuchspersonen bestand darin, auf der attendierten Seite Geschwindigkeitsunterschiede der Punktwolken zu detektieren. Weil sich die Punktwolken auf der attendierten Seite transparent überlappten, war es möglich, eine Bewegungsrichtung zu detektieren, ohne den räumlichen Aufmerksamkeitsfokus zu verändern oder den Stimulus zu wechseln.

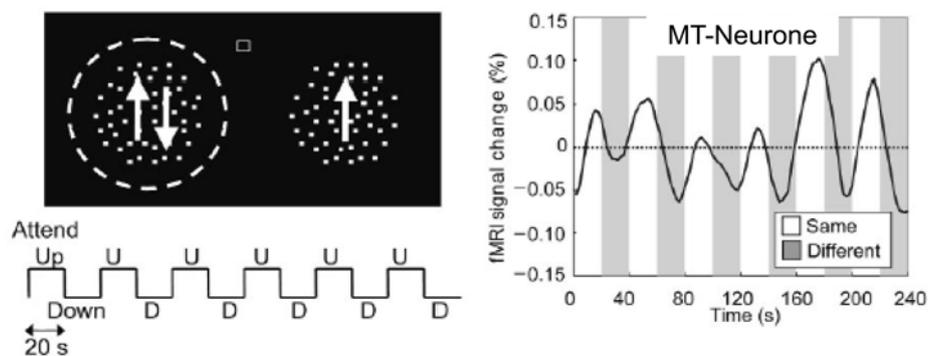


Abb. 1.2 BOLD-Nachweis eines globalen Merkmalseffekts.

Die Stimulusobjekte bestehen aus einer Wolke von 50 Punkten im linken VF, die sich linear in zwei entgegengesetzte Richtungen bewegt. Eine Fixierung einzelner Punkte ist nicht möglich. Der gestrichelte Kreis (im Experiment nicht sichtbar) zeigt den Fokus der räumlichen Aufmerksamkeit. Der Zeitverlauf des BOLD-Signals aus dem MT-Areal ist für den ignorierten Stimulus rechts dargestellt (rechtes VF, gleiche oder ungleiche Bewegungsrichtung im Verhältnis zum attendierten Stimulus) (adaptiert nach Saenz et al., 2002).

Saenz und Kollegen konnten zeigen, dass das BOLD-Signal für den Stimulus im kontralateralen VF erhöht war, wenn die Versuchspersonen im ipsilateralen Feld die gleiche

Bewegungsrichtung attendierten im Vergleich zu einer entgegengesetzten Bewegung. Dieser merkmalspezifische Aufmerksamkeitseffekt wurde in mehreren Arealen der visuellen Verarbeitungshierarchie (V1, V2, V3, V3a und V5/MT) nachgewiesen, auch dann, wenn anstelle der Bewegungsrichtung die Farbe das zu attendierende Merkmal war. Saenz und Kollegen formulierten die Hypothese, dass merkmalsbasierte Aufmerksamkeit global zu einer bevorzugten Verarbeitung von Stimuli führt, die aufgabenrelevante Merkmale enthalten.

Neben den oben genannten funktionell-bildgebenden Studien beim Menschen wurden auch zahlreiche EKP Experimente durchgeführt, um die Rolle der merkmalsbasierten Selektion bei der visuellen Suche näher zu untersuchen. Im Gegensatz zur lokalisationsbasierten Aufmerksamkeit ist die Selektion von Stimulusobjekten auf der Basis ihrer nicht-räumlichen Merkmalen wie der Farbe oder Form nicht assoziiert mit einer Modulation der P1 Komponente. Dafür findet sich im N1 Zeitbereich beginnend eine länger andauernde Negativierung gegenüber Stimulusobjekten, die aufgabenrelevante Merkmale enthalten. Diese Komponente wird als Selektionsnegativität (*selection negativity*) bezeichnet und beginnt ~140 bis 180 ms nach der Stimuluspräsentation und dauert für ~200 ms an. Die SN wird besonders deutlich bei Differenzverläufen abgebildet, in denen der EKP Verlauf eines nicht-attendierten Merkmals (z.B. blauer Stimulus, wenn rot zu attendieren ist) von dem Potentialverlauf eines attendierten Merkmals (z.B. blauer Stimulus, wenn blau zu attendieren ist) subtrahiert wird. Da die evozierten Potentiale eine hohe zeitliche Auflösung haben, lässt sich der exakte Beginn der SN bestimmen. Dies erlaubt einen Rückschluss, wann das attendierte Merkmal diskriminiert und in Abhängigkeit von der Aufgabe selektiv verarbeitet wird. Anllo-Vento & Hillyard [1996] und Anllo-Vento und Kollegen [1998] führten für das Stimulusattribut ‚Farbe‘ systematische Untersuchungen durch und bestimmten den Zeitverlauf sowie die neuronalen Generatoren der SN. Sie fanden eine Aktivierung über dem posterioren visuellen Kortex in einem Zeitintervall zwischen 160–350 ms nach der Stimuluspräsentation. Die Ergebnisse einer Dipolanalyse zeigten, dass die Farbselektion zweigestuft abläuft: Eine initiale Aktivierung im dorsalen okzipitalen Kortex ~100 ms nach der Stimuluspräsentation sowie eine zweite Aktivierung im posterioren Gyrus fusiformis ~160 ms nach der Stimuluspräsentation. Aus zahlreichen Bildgebungsstudien ist bekannt, dass der posteriore Gyrus fusiformis farbselektiv ist [Wade et al., 2002]. Dieses Areal entspricht wahrscheinlich auch dem visuellen V4 Areal beim Rhesusaffen und gilt dort als die wichtigste Schnittstelle bei der Dekodierung und Analyse von Farbinformationen [Schein & Desimone, 1990; Bartels & Zeki, 2000].

Die SN wurde für verschiedene, nicht-räumliche Merkmale untersucht, wie z.B. die Farbe [Hillyard & Münte, 1984; Wijers et al., 1989], die Orientierung [Harter & Guido, 1980], die Ortsfrequenz [Harter & Previc, 1978; Kenemans et al., 1993], die Bewegungsrichtung [Schoenfeld et al., 2003; Anllo-Vento & Hillyard, 1996] und die Form [Harter et al., 1982, Smid et al., 1992]. Die Latenzen der SN und ihre Quellenlokalisationen

variierten dabei abhängig von der jeweiligen Diskriminationsaufgabe. Z.B. fanden Hillyard & Münte [1984] in ihren Experimenten eine prominente SN für Stimuli mit aufgaben-relevanter Farbe nur dann, wenn die Stimuli gleichzeitig an einer attendierten Lokalisation lagen. Für Stimuli an nicht-attendierten Lokalisationen konnte eine SN nicht nachgewiesen werden. Da die Aufmerksamkeitsfokussierung gegenüber einer Lokalisation (reflektiert durch die P1 und N1) zeitlich vor der SN liegt, wurde argumentiert, dass die Selektion nicht-räumlicher Merkmale hierarchisch auf der vorherigen Lokalisation des Ortes aufbauen muss. Zusammenfassend zeigt sich, dass auch für die eigenschaftsbasierte Selektion eine spezifische EKP Komponente nachgewiesen werden kann. Allerdings steht die Interpretation, dass die Selektion des Ortes gegenüber der Selektion nicht-räumlicher Merkmale eine Priorität hat, in Widerspruch zu anderen Studien [Desimone & Duncan, 1995; Duncan et al., 1997; Treue & Martinez Trujillo, 1999] und bleibt – wie im Folgenden dargelegt - umstritten.

1.3.3 Objektbasierte Aufmerksamkeit

Obwohl die Interaktion von merkmals- und eigenschaftsbasierter Selektion Gegenstand der vorliegenden Arbeit ist, sollen einige wichtige Aspekte der objektbasierten Aufmerksamkeit aufgeführt werden. Dass sich Aufmerksamkeit auch auf Objekte richten kann, haben zahlreiche Verhaltensstudien und bildgebende Studien sowie EKP Untersuchungen beim Menschen gezeigt [O'Craven et al., 1999; Schoenfeld et al., 2003; Yantis & Serences, 2003; Serences et al., 2004]. Wenn von einem Betrachter die Diskrimination eines einzelnen Merkmals innerhalb eines Objektes verlangt wird (z.B. dessen Farbe), werden simultan auch andere Merkmale innerhalb dieses Objektes (z.B. die Orientierung oder Bewegung) mitverarbeitet. So fanden O'Craven & Kollegen [1999], dass es bei der Merkmalsdiskrimination innerhalb eines Objektes zu einer erhöhten Blutflussrate in denjenigen Kortexarealen kommt, die andere Merkmale desselben Objektes kodieren, aber für die eigentliche Diskriminationsaufgabe nicht relevant sind. Zusätzlich erhöht sich offensichtlich die Reizschwelle in den Kortexarealen, die Merkmale eines nicht-attendierten, aber räumlich überlappenden Objektes kodieren. Dies interferiert aber nicht mit der eigentlichen Diskriminationsleistung [Blaser et al., 2000; Duncan, 1984; Mitchell et al., 2003; Reynolds et al., 2003; Valdes-Sosa et al., 1998].

In Anlehnung an diese Befunde haben Schoenfeld & Kollegen [2003] Untersuchungen zur objektbasierten Aufmerksamkeit durchgeführt, bei denen sie fMRT mit EEG und MEG Ableitungen kombinierten. Bei der Stimuluspräsentation wurden Versuchspersonen zwei Punktwolken präsentiert, die sich räumlich überlagerten, aber in entgegengesetzte Richtungen bewegten. Für den Betrachter imponierten sie wie zwei transparente Oberflächen. Die Versuchspersonen wurden aufgefordert, eine der Oberflächen zu attendieren und mögliche Geschwindigkeitswechsel zu detektieren. In einer Oberfläche änderte sich zusätzlich die

Farbe, wobei der Farbwechsel für die eigentliche Aufgabe irrelevant war. Schoenfeld und Kollegen fanden eine BOLD-Aktivierung im Gyrus fusiformis, die zeitlich an den Farbwechsel gekoppelt war. Dieses Areal wurde stärker aktiviert, wenn der Farbwechsel innerhalb der attendierten Oberfläche stattfand gegenüber einem Farbwechsel in der nicht-attendierten Oberfläche. Offensichtlich führt gerichtete Aufmerksamkeit gegenüber einem Objektmerkmal (hier: Bewegung) automatisch zu einer verstärkten Aktivierung gegenüber weiteren Merkmalen innerhalb des attendierten Objektes. Die neuronalen Modulationen traten 40 bis 60 ms früher auf bei einem Farbwechsel in der attendierten im Gegensatz zur nicht-attendierten Oberfläche. Die genauen Mechanismen, wie gerichtete Aufmerksamkeit gegenüber einem Merkmal auf weitere Merkmale eines Objektes ‚überspringt‘, während die sensorische Verarbeitung von Merkmalen aus nicht-attendierten Objekten unterdrückt wird, sind noch nicht abschliessend geklärt.

Eine Stimulusanordnung mit überlappenden Objekten hat den Vorteil, dass lokalisationsbasierte Aufmerksamkeitseffekte besser kontrolliert werden können. In diesem Zusammenhang kommen Valdes-Sosa und Kollegen [1998] in ihrer EKP Studie zu einem zunächst überraschenden Ergebnis: Sie präsentierten eine rote und eine grüne rotierende Punktvolke, die als zwei transparente Oberflächen wahrgenommen wurden. Die Probanden mussten kurze Änderungen der Bewegungsrichtung in einer der beiden Oberflächen detektieren. Die EKP Antworten wurden getrennt dargestellt nach der farblich attendierten und der nicht-attendierten Punktvolke. Eine Bewegungsänderung im nicht-attendierten Objekt führte zu einer deutlichen Suppression der P1/N1 Komponente. Diese wurde nicht mehr nachgewiesen, wenn die Rotationsbewegung der beiden Oberflächen aufgehoben und nur stationäre Punkte präsentiert wurden. Die EKP Modulation hing offensichtlich mit der Verarbeitung der Bewegungs-Farb-Kombination zusammen. Interessant ist, dass ähnlich frühe EKP Modulationen beschrieben wurden, die bisher nur bei der lokalisationsbasierten Aufmerksamkeit bekannt waren. Daraus folgerten Valdes-Sosa und Kollegen [1998], dass die objektbasierte Aufmerksamkeit bereits auf ähnlich frühen Stufen der visuellen Verarbeitung auftreten kann wie räumliche Aufmerksamkeitseffekte.

1.4 Modelle der visuellen Suche

Zahlreiche EKP Studien [z.B. Hillyard & Münte, 1984; Anllo-Vento & Hillyard, 1996] argumentieren für eine hierarchische Gliederung der attentionalen Selektion, bei der räumlich-fokale Aufmerksamkeit eine übergeordnete Rolle gegenüber der Selektion nicht-räumlicher Eigenschaften spielt. Diese Interpretation basiert u.a. auf der Beobachtung, dass keine Merkmalseffekte ausserhalb des räumlichen Aufmerksamkeitsfokus gefunden wurden. In ihrer ursprünglichen Version der *Feature Integration Theory* hat Anne Treisman eine solche Priorität der lokalisationsbasierten Aufmerksamkeit postuliert [Treisman & Gelade, 1980].

Die FIT geht davon aus, dass die einzelnen Objektmerkmale zuerst prä-attentiv, d.h. ohne die Zuweisung fokaler Aufmerksamkeit, als freie und ungebundene Merkmale in elementarer Form repräsentiert werden (*if focused attention is prevented, the features of unattended objects may be free floating spatially, as well as unrelated to one another*) [Treisman & Gelade, 1980]. Die so gewonnene Information wird in räumlich organisierten Merkmalskarten gespeichert, unabhängig von der Objektzuordnung oder der Raumlokalisierung. In einem zweiten Schritt werden die Einzelmerkmale dann durch die Zuweisung fokaler Aufmerksamkeit zu einem Objekt zusammengebunden und in einer Hauptkarte (*master map of locations*) gespeichert. Treisman vergleicht die Aufmerksamkeitsfunktion metaphorisch mit einem Bindemittel (*glue*).

Die FIT macht nun die zentrale Annahme, dass die räumliche Distribution der Einzelmerkmale im visuellen System nur über diese merkmalsbasierten Lokalisationskarten (*feature-based location maps*) zugänglich ist. Innerhalb dieser Karten hat die lokalisationsbasierte Selektion eine Priorität im Sinne eines *location pointers*. Danach ist die Zuweisung von Aufmerksamkeit gegenüber Lokalisationen notwendig für eine korrekte Integration der Merkmale [Treisman, 1996; Treisman & Gelade, 1980]. Dazu passen auch die Ergebnisse der oben genannten EKP Studien, in denen die selektive Verarbeitung nicht-räumlicher Eigenschaften erst nach der Selektion der Lokalisation auftrat. Diese Ergebnisse passen auch zu anderen psychophysischen Studien, die zeigen, dass Aufmerksamkeit selbst dann lokalisationsbasiert arbeitet, wenn die Selektion nicht-räumlicher Eigenschaften effektiver wäre [Cave & Pashler, 1995].

Einige Aspekte der FIT mussten aufgrund neuer experimenteller Befunde revidiert werden [Treisman & Sato, 1990]. So konnte u.a. gezeigt werden, dass bereits in der prä-attentiven Phase bestimmte attentionale Ordnungsmechanismen auftreten, die gegen eine freie und ungebundene Repräsentation der Objektmerkmale sprechen [Wolfe, 2000; Wolfe et al., 2002]. Komplexe Suchprozesse können durchaus effizient sein, wenn sich die Merkmale günstig gruppieren lassen [Nakayama & Silverman, 1986; Wolfe et al., 1989]. Alternativ zur FIT entwickelte Wolfe [1989] das *Guided Search* Modell. Danach kann es durch eine günstige Merkmalsverteilung zu einer Suchraumeinschränkung noch vor der Zuweisung von fokaler Aufmerksamkeit kommen. Wolfe postuliert, dass durch eine solche Merkmalsführung (*feature guidance*) potentielle Ziellokalisierungen hervorgehoben werden können. Eine vergleichbare Interpretation wurde auch in der revidierten Fassung der FIT entwickelt. Danach wird die räumliche Aufmerksamkeit zu denjenigen Lokalisationen hingeleitet, an denen aufgaben-relevante Merkmale präsentiert werden [Treisman & Sato, 1990]. Auch Duncan & Humphreys [1989; 1992] zeigen in ihren Arbeiten, dass Gruppierungs- und Segmentierungseffekte bei der attentionalen Selektion nicht unberücksichtigt bleiben dürfen. Bundesen [1990] teilt in seiner *Theory of Visual Attention* die Stimulusattribute in perzeptuelle Kategorien wie Farbe, Form und Lokalisation ein. Diese Kategorien werden bei

der Stimulusselektion unabhängig voneinander verarbeitet [vgl. Bundesen, 1990, S.523]. Die Selektion des Ortes wird dabei nach den gleichen Prinzipien verarbeitet wie die Selektion nicht-räumlicher Eigenschaften. Der einzige Unterschied zu den anderen perzeptuellen Kategorien ist, dass die Selektion des Ortes extrem schnell abläuft. Ein besonderer Status der Lokalisation innerhalb der attentionalen Selektion existiert aber nicht.

Mehrere Modelle sind entwickelt worden, die die Bedeutung der eigenschaftsbasierten Selektion bei der visuellen Suche zu beschreiben. Während einige Aufmerksamkeitstheorien von einer Gleichwertigkeit der lokalisations- und merkmalsbasierten Aufmerksamkeit ausgehen, postulieren andere Modelle, dass die Selektion des Ortes eine dominierende Rolle gegenüber der Selektion nicht-räumlicher Eigenschaften spielt. Nach dem bisherigen Wissensstand kann die Rolle der eigenschaftsbasierten Selektion nicht einheitlich beurteilt werden. Nur wenige dieser Modelle sind auf der Grundlage von physiologischen Daten entwickelt worden und die meisten neurophysiologischen Studien haben entweder die eigenschaftsbasierte oder die lokalisationsbasierte Selektion untersucht [Motter, 1993; 1994; Luck et al., 1997; Connor et al., 1997].

1.4.1 Biased Competition Model

Die Präsentation multipler Stimulusobjekte innerhalb der visuellen Szene führt zu Ambiguitäten in der neuronalen Kodierung (z.B. durch überlappende Merkmale zwischen Zielstimulus und Distraktoren), was die Selektion eines potentiellen Zielstimulus erschweren kann. Eine zentrale Funktion visueller Aufmerksamkeit liegt nun darin, diese Mehrdeutigkeiten aufzulösen und Störinformationen zu supprimieren [Moran & Desimone, 1985; Chelazzi et al., 1993; 2001; Kastner et al., 1997; Luck et al., 1997a]. Das *Biased Competition Model* von Desimone & Duncan [1995] greift diese Funktionsweise auf und sieht die Bedeutung der Selektion vor allem darin, den Aufmerksamkeitsfokus auf miteinander konkurrierende Reize zu verschieben. Moran & Desimone [1985] konnten tierexperimentell erstmals zeigen, dass selektive Aufmerksamkeit irrelevante Informationen supprimieren kann. Bei Rhesusaffen wurden die Antworten von V4 und IT Neuronen gemessen, während der räumliche Aufmerksamkeitsfokus ausserhalb des RF lag. Eine erhöhte neuronale Antwort wurde gegenüber dem effektiven Stimulus gemessen, wenn er allein präsentiert wurde im Vergleich zur Präsentation des nicht-effektiven Stimulus. Bei der gemeinsamen Präsentation beider Stimulusobjekte entsprach die Feuerrate des Neurons dem Betrag des Mittelwerts aus effektivem und nicht-effektivem Stimulus. Wenn die Aufmerksamkeit jetzt auf den effektiven Stimulus gerichtet wurde, erhöhte sich die Feuerrate. Wurde dagegen die Aufmerksamkeit auf den nicht-effektiven Stimulus gerichtet, zeigte sich eine reduzierte Feuerrate, obwohl der effektive Stimulus weiterhin im selben RF lag. Dieser wichtige Befund legt nahe, dass Aufmerksamkeit auf der Ebene der Einzelneurone durch eine Unterdrückung von nicht-attenderter Information operieren kann. Aufmerksamkeit wichtet demnach die neuronale

Antwort gegenüber einem von zwei Stimuli innerhalb eines RF so, als ob nur der attendierte Stimulus im RF präsentiert wird [Desimone, 1998]. Die Zuweisung von Aufmerksamkeit führt gewissermaßen zu einer Einengung des Verarbeitungsfokus um den attendierten Stimulus [Womelsdorf et al., 2006]. Dagegen konnten Moran & Desimone keine aufmerksamkeitsabhängigen Effekte in den Zellantworten finden, wenn ein Stimulus innerhalb und der zweite ausserhalb des RF lag. In einer Folgestudie [Reynolds et al., 1999] konnten die Ergebnisse bei vergleichbaren Untersuchungen aus dem V2 und V4 Areal des Rhesusaffen mit Hilfe farbiger Balken repliziert werden. Zusätzlich gelang es, die Feuerrate der Einzelbedingungen (Aufmerksamkeit gegenüber dem effektiven und nicht-effektiven Stimulus) mit Hilfe des BCM exakt vorzuberechnen.

Chelazzi und Kollegen [1993; 1998; 2001] präsentierten weitergehende Befunde, die mit dem BCM gut vereinbar waren: So wurden die Zellantworten von V4 und IT Neuronen in Rhesusaffen untersucht, während ein effektiver und ein ineffektiver Stimulus innerhalb des RF präsentiert wurden [Chelazzi et al., 1993]. Initial kam es zu einem Anstieg der Feuerraten gegenüber beiden Stimulusobjekten. Diese Aktivierung scheint die Anwesenheit des effektiven Stimulus im RF zu reflektieren, unabhängig ob dieser Stimulus das Zielobjekt war oder nicht. Erst ~160 ms nach der Stimuluspräsentation entwickelten sich die Feuerraten unterschiedlich, abhängig davon ob der effektive Stimulus das Zielobjekt war oder nicht. Das BCM wurde vor allem entwickelt, um zu erklären, warum Aufmerksamkeit die Verarbeitung von Einzelreizen kaum beeinflusst und erst zu deutlichen Effekten führt, wenn multiple Reize in der visuellen Szene auftreten: Danach führen multiple Reize innerhalb eines RF zu einer gesteigerten Konkurrenzsituation um neuronale Ressourcen [Desimone, 1998; Desimone & Duncan, 1995; Reynolds et al., 1999]. Effektive Reize erhöhen die Feuerrate, ineffektive reduzieren sie. Das Ergebnis führt zu einer Nettoaktivierung, die die Aufmerksamkeit zugunsten des effektiven oder des ineffektiven Reizes wichten kann. Aufmerksamkeit steigert demnach die Signalübertragung für jene Reize, die momentan attendiert werden, und supprimiert gleichzeitig konkurrierende, nicht-attendierte Stimuli [Reynolds et al., 1999]. Diese Funktionsweise wird auch als ‚lokaler‘ merkmalsbasierter Effekt bezeichnet, da diese Effekte innerhalb des räumlichen Aufmerksamkeitsfokus auftreten [Reynolds et al., 2000]. Allerdings gehen die globalen eigenschaftsbasierten Effekte, die im gesamten VF auftreten können, über die lokale Verarbeitung innerhalb des räumlichen Aufmerksamkeitsfokus hinaus [Treue & Martinez-Trujillo, 1999].

1.4.2 Feature Similarity Gain Modell

Treue & Martinez-Trujillo [1999] entwickelten auf der Grundlage ihrer Ergebnisse bei Einzelzelleableitungen in Rhesusaffen das *Feature Similarity Gain* Modell. Dieses Modell geht davon aus, dass der Betrag der neuronalen Aktivität (Verstärkung oder Suppression) davon

abhängt, ob die attendierten Eigenschaften mit der Stimulusselektivität des entsprechenden Neurons übereinstimmen oder nicht. Danach beeinflusst die Kongruenz zwischen der momentan beachteten Stimuluseigenschaft und der Selektivität des Neurons die Stärke des Aufmerksamkeitseffekts. Die neuronale Modulation tritt auch in den Zellen auf, deren RFs ausserhalb des räumlichen Aufmerksamkeitsfokus liegen. Es wird ein durch Aufmerksamkeit vermittelter globaler Merkmalseffekt beschrieben, der die Selektion aufgaben-relevanter Stimulusobjekte im gesamten VF ermöglicht und so die Diskrimination eines potentiellen Zielstimulus erleichtern kann. Die Effekte sind besonders stark ausgeprägt, wenn Aufmerksamkeit zwischen zwei Stimulusobjekten innerhalb des rezeptiven Feldes wechselt, und beide Mechanismen, Aktivierung und Inhibition, kombiniert werden müssen.

Diese scheinbar gegensätzlichen Positionen (BCM: lokaler Effekt vs. Feature Similarity Gain: globale Effekte) versucht Boynton [2005] in seinem Modell zusammenzufügen. Er formuliert die Hypothese, wonach dieselben eigenschaftsbasierten Aufmerksamkeitseffekte sowohl innerhalb als auch ausserhalb des RF auftreten können. Im Boynton-Modell kann die Zellantwort von zwei Stimuli innerhalb eines RF als Mittelwert gegenüber den Einzelantworten von jedem der beiden Stimuli bestimmt werden. Bei Zuweisung von Aufmerksamkeit gegenüber einem Stimulusmerkmal wird zusätzlich ein Verstärkungsfaktor (*feature-based gain*) eingeführt, der mit dem ursprünglichen Mittelwert der Zellantworten multipliziert wird. Dieser Verstärkungsfaktor ist grösser, wenn der attendierte Stimulus auch der effektive Stimulus der Zelle ist. Diese Aussagen stimmen qualitativ mit den Aussagen des BCM überein. Allerdings wird im Boynton-Modell selektive Aufmerksamkeit dazu benutzt, um die neuronale Antwort vom Mittelwert weg zu erhöhen oder zu erniedrigen. Dies wird u.a. durch die Studienergebnisse von Reynolds und Kollegen [1999; 2000] bestätigt.

1.5 Fragestellungen

Neben der räumlichen Orientierung von Aufmerksamkeit auf verhaltensrelevante Objekte, spielt die rein merkmalsbasierte Selektion von Objekteigenschaften eine entscheidende Rolle bei der visuellen Wahrnehmung. Die Existenz einer globalen merkmalsbasierten Aufmerksamkeit konnte wie oben dargelegt u.a. durch Einzelzellableitungen im visuellen Kortex von Rhesusaffen nachgewiesen werden [Treue & Maunsell, 1996; Treue & Martinez-Trujillo, 1999; Martinez-Trujillo & Treue, 2004]. Auch beim Menschen wurden vergleichbare Befunde mit Hilfe der fMRT gefunden [Saenz et al., 2002; Serences & Boynton, 2007; Liu et al., 2007]. Die neuronalen Mechanismen merkmalsbasierter Selektion sind derzeit jedoch weit weniger verstanden als Prozesse der räumlichen Aufmerksamkeitsorientierung. Insbesondere Prinzipien der Interaktion von merkmals- und lokalisationsbasierten Selektionsoperativen sind auf der neuronalen Ebene bisher ungeklärt. Erste tierexperimentelle Befunde [z.B. Bichot et al., 2005] legen nahe, dass die globalen merkmalsbasierten Effekte zeitlich vor der räumlichen Fokussierung von Aufmerksamkeit auftreten können. Beim Menschen sind die Prinzipien der Prioritätsregulation, auch aufgrund methodischer Limitierungen, noch nicht abschliessend untersucht worden.

Frage 1: Sind neuronale Mechanismen der merkmalsbasierten Selektion beim Menschen in kombinierten elektromagnetischen Ableitungen nachweisbar?

Im ersten Experiment wird den Versuchspersonen eine visuelle Suchaufgabe gezeigt, bei der ein bestimmtes Merkmal des Zielstimulus (*Orientierungsrichtung*) in Anwesenheit von Distraktoren diskriminiert werden muss. Einige der Distraktoren enthalten das gleiche aufgaben-relevante Merkmal wie der Zielstimulus. Die räumliche Verteilung der Distraktoren mit aufgaben-relevantem Merkmal variiert unabhängig von der Lokalisation des Zielstimulus. Mit Hilfe der EKP und EKMF Ableitungen soll untersucht werden, inwieweit die Distraktoren unabhängig von der Lokalisation des Zielstimulus verarbeitet werden können. Eine Verarbeitung aufgaben-relevanter Merkmale an nicht attendierten Lokalisationen würde über die bisher bekannten Eigenschaften der Selektionsnegativität hinausgehen und die Existenz einer globalen eigenschaftsbasierten Selektion unterstützen. Die frühe Selektion aufgaben-relevanter Merkmale könnte dazu dienen, einen Zugang zu ihren räumlichen Lokalisationen zu bieten wie in einigen Modellen der visuellen Suche vorgeschlagen [vgl. *feature guidance*, Wolfe et al., 1989].

Frage 2: Tritt die merkmalsbasierte Selektion vor der räumlichen Fokussierung auf?

In einem zweiten Schritt soll die zeitliche Auflösung der merkmalsbasierten Selektion näher untersucht werden, um zu überprüfen, inwieweit der Fokussierung auf den Zielstimulus eine ortsunabhängige, merkmalsbasierte Selektion vorausgeht. Aus EKP Studien ist bekannt, dass

die N2pc die früheste Komponente ist, die die räumlich-attentionale Fokussierung auf eine potentielle Ziellokalisation reflektiert. Die zentrale Frage ist nun, ob der N2pc Komponente eine neuronale Aktivität vorausgeht, welche die Registrierung von aufgaben-relevanten Merkmalen im gesamten visuellen Feld widerspiegelt. Ein verlässlicher Nachweis für die zeitliche Priorität der merkmalsbasierten Selektion konnte bisher noch nicht nachgewiesen werden und würde die Grundannahmen einflussreicher kognitiver Modelle der visuellen Suche stützen.

Frage 3: Topographische Analyse von neuromagnetischen Feldern der merkmalsbasierten Selektion.

Mithilfe einer Lokalisationsanalyse sollen die neuronalen Generatoren der merkmalsbasierten Aufmerksamkeit untersucht werden. Aufgrund der Verarbeitungshierarchien im visuellen Kortex erscheint eine Modulation neuronaler Aktivität durch merkmalsbasierte Aufmerksamkeit im ventralen Verarbeitungspfad (z.B. inferior-temporaler Kortex) plausibel. Aus der präzisen Lokalisation der neuronalen Generatoren im Verhältnis zur N2pc können Rückschlüsse auf die relative Priorität der einzelnen Selektionsstrategien gezogen werden. Liegen die Quellen der merkmalsbasierten Selektion z.B. weiter posterior (also in niedrigeren visuellen Verarbeitungsarealen) könnte dies die *feature guidance* Interpretation zusätzlich unterstützen.

Frage 4: Analyse der Funktionsbeziehung zwischen merkmals- und lokalisations-basierter Selektion

In weiteren Experimenten soll die Interaktion zwischen der eigenschaftsbasierten Selektion und der lokalisationsbasierten Aufmerksamkeit näher untersucht werden: Dazu wird das bisherige Stimulusdesign durch lokalisatorische Hinweisreize vor der eigentlichen Stimuluspräsentation erweitert (*location precueing*). Die Probanden sind damit in der Lage, ihren Aufmerksamkeitsfokus bereits vor der eigentlichen Stimuluspräsentation auf die potentielle Ziellokalisation zu lenken. Es soll überprüft werden, inwieweit die lokalisationsbasierte Aufmerksamkeit – wie in einigen Modellen zur visuellen Suche vorgeschlagen – nicht-räumliche Selektionsstrategien kontrollieren kann. Sollten die Merkmalseffekte auch dann noch nachweisbar sein, ist der globale Charakter der Selektion offensichtlich weniger spezifisch, sondern reflektiert eine stärker mandatorische Selektion, die auch bei lokalisations-relevantem Vorwissen erfolgt. Im letzten Experiment wird der Einfluss einer verkürzten Diskriminationszeit auf die merkmalsbasierte Selektion untersucht.

2 Ergebnisse

2.1 Neuronale Korrelate der merkmalsbasierten Selektion

Im ersten Experiment werden neuronale Korrelate der merkmalsbasierten Selektion mit Hilfe kombinierter EEG und MEG Ableitungen untersucht. Dazu wird ein Stimulusdesign entwickelt, bei dem die räumliche Verteilung von Distraktoren mit aufgaben-relevanten Merkmalen unabhängig von der Lokalisation des Zielstimulus variiert. Es soll untersucht werden, inwieweit die Präsentation aufgaben-relevanter Merkmale in den Distraktoren zu einer Modulation der EKP/EKMF Antworten führt. Die lokalisatorischen Eigenschaften dieses Effekts werden mit Hilfe einer Quellenanalyse bestimmt. Im Detail soll untersucht werden, wie sich mögliche Mechanismen der merkmalsbasierten Selektion im Verhältnis zur lokalisationsbasierten Aufmerksamkeit verhalten. Es ist bekannt, dass die N2pc Komponente [Luck & Hillyard, 1994a, 1994b; Luck et al., 1997a], die ab ~180 ms nach der Stimuluspräsentation auftritt, die früheste attentionale Fokussierung auf einen potentiellen Zielstimulus reflektiert. Nicht abschliessend geklärt ist allerdings, ob bereits vor der N2pc eine neuronale Aktivität nachgewiesen werden kann, welche die räumliche Distribution von relevanten Merkmalen widerspiegelt.

2.1.1 Methode

Stimulusbedingungen

Die C-förmigen Zielobjekte in diesem Experiment setzen sich aus zwei relevanten Merkmalen zusammen: Zielfarbe und Orientierungsrichtung. Die Zielfarbe (rot oder grün) wird innerhalb eines Versuchsdurchgangs konstant beibehalten und wechselt nur zwischen den Versuchsblöcken; die Öffnungen sind randomisiert rechts/links orientiert. Die Orientierungsrichtung der blauen Distraktoren dagegen kann variieren, indem die C's entweder rechts/links oder oben/unten geöffnet sind. C's mit einer Öffnung rechts/links sind spiegelbildlich zur vertikalen Achse ausgerichtet, C's mit einer Öffnung oben/unten sind spiegelbildlich zur horizontalen Achse ausgerichtet. Damit können die Distraktorgruppen entweder in ihrer Orientierungsrichtung mit dem zentralen Zielstimulus übereinstimmen (Zielstimulus und Distraktoren rechts/links geöffnet) oder eine orthogonale Orientierungsrichtung aufweisen (Zielstimulus links/rechts geöffnet, Distraktoren oben/unten geöffnet). Bei einer einheitlichen Orientierungsrichtung mit dem Zielstimulus werden die Distraktoren im Folgenden als *relevante Orientierungsdistraktoren* (RODs) bezeichnet, bei einer orthogonalen Ausrichtung als *irrelevante Orientierungsdistraktoren* (IODs). Aus der Kombination von RODs und IODs ergeben sich für das experimentelle Design insgesamt vier mögliche Verteilungsmuster:

- Die Orientierungsrichtung des Zielstimulus stimmt mit der Orientierungsrichtung der ipsilateralen Distraktoren überein (Öffnungen rechts/links), aber nicht mit den Distraktoren auf der kontralateralen Seite, d.h. die RODs sind nur auf der Seite des Zielstimulus (*zROD*, Abb. 2.1a).
- Die Orientierungsrichtung des Zielstimulus stimmt mit der Orientierungsrichtung der kontralateralen Distraktoren überein (Öffnungen rechts/links), aber nicht mit den Distraktoren auf der ipsilateralen Seite, d.h. die RODs sind nur auf der Seite des Nicht-Zielstimulus (*nzROD*, Abb. 2.1b).
- Der Zielstimulus sowie die ipsi- und kontralateralen Distraktoren stimmen in der Orientierungsrichtung überein, d.h. die RODs sind in beiden visuellen Feldern (*bROD*, Abb. 2.1c).
- Der Zielstimulus stimmt weder mit den ipsi- noch den kontralateralen Distraktoren in der Orientierungsrichtung überein, d.h. die RODs sind in keinem visuellen Feld (*kROD*, Abb. 2.1d).

Mit Hilfe dieser vier Stimulusbedingungen soll der Effekt des relevanten Orientierungsmerkmals untersucht werden, sowohl wenn die RODs direkt um den Zielstimulus herum lokalisiert sind als auch wenn sie im kontralateralen VF liegen. Im Experiment werden ausschliesslich Rot und Grün, aber niemals Blau als Zielfarben verwendet. Es könnte daher möglich sein, dass eventuelle Verarbeitungsunterschiede nicht exklusiv aus den unterschiedlichen Verteilungsmustern von RODs und IODs resultieren, sondern auch durch die Lateralisation der Zielfarben bedingt sind. Aus diesem Grund werden für die Datenanalyse identische Bedingungen (*zROD*, *nzROD*, *bROD* und *kROD*) unabhängig von der Zielfarbe zusammengefasst. Damit können Effekte wie z.B. räumliche Inhomogenitäten, die aus der Auswahl der Zielfarben selbst resultieren, kontrolliert und gemittelt werden.

Obwohl innerhalb eines visuellen Feldes sechs Distraktoren zu einem ringförmigen Cluster zusammengefasst sind und die Distraktorgruppen insgesamt eine einheitliche horizontale oder vertikale Ausrichtung haben, variiert die Öffnung der einzelnen Distraktoren innerhalb der Gruppe und von Bild zu Bild (rechts/links oder oben/unten geöffnet). Zu beachten ist, dass für die Lokalisation und Diskrimination des Zielstimulus allein die individuelle Zielfarbe (rot oder grün) ausreichend ist. Für die eigentliche Aufgabe (Diskrimination des roten bzw. grünen Zielstimulus) bieten die Distraktoren selbst keine Information über die Eigenschaften des Zielstimulus (Lokalisation und Orientierungsrichtung). Für die Versuchspersonen liegt damit eigentlich keine Notwendigkeit vor, die Distraktoren aktiv zu attendieren. Im Gegenteil, die aktive Verarbeitung von RODs könnte sich sogar negativ auf das Antwortverhalten gegenüber dem potentiellen Zielstimulus auswirken.

Stimuluskonfiguration

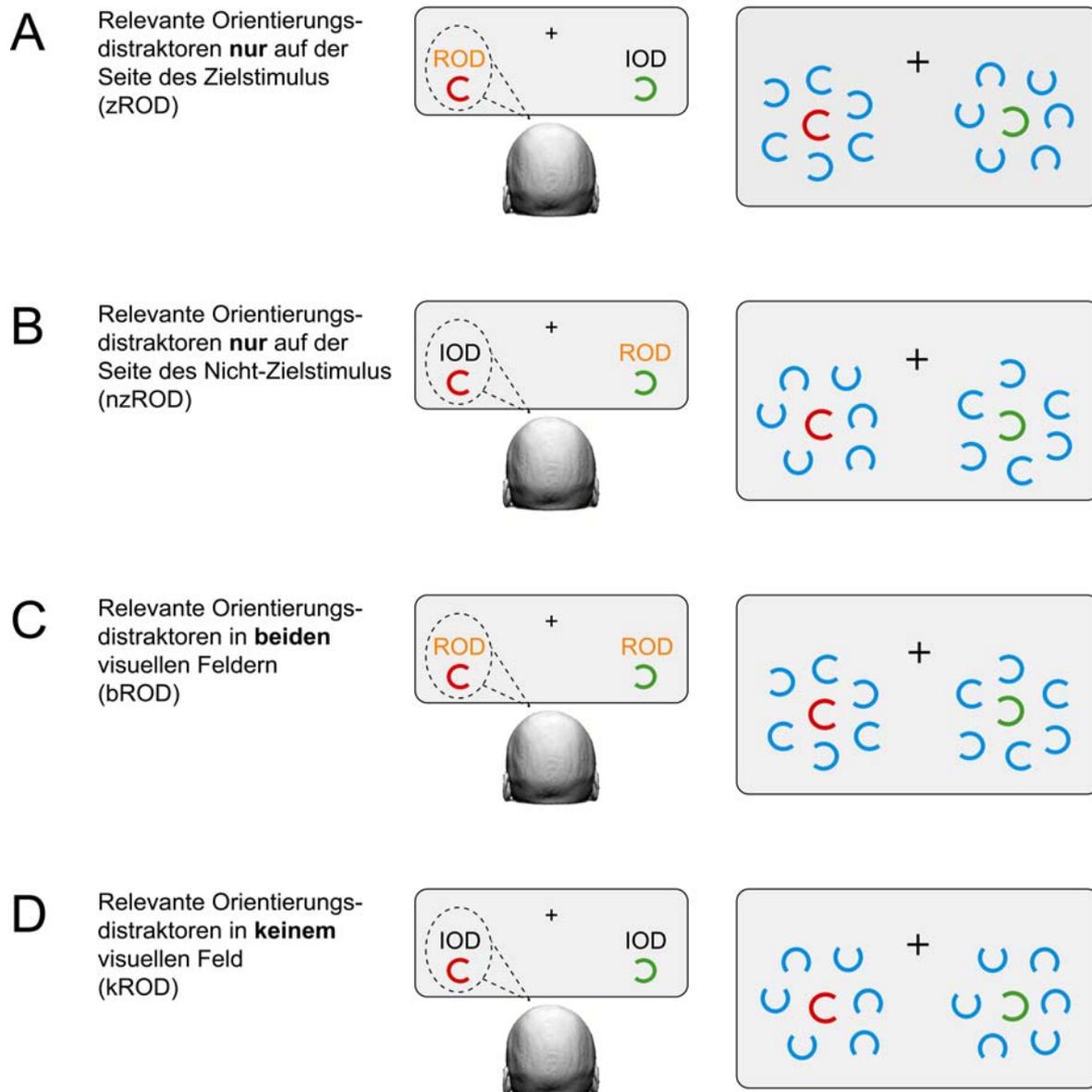


Abb. 2.1 Stimuluskonfiguration im ersten Experiment.

Die Stimulusobjekte bestehen aus einer Gruppe von C-förmigen Figuren, die im linken und rechten unteren visuellen Feld angeordnet sind. In der Mitte jeder Gruppe ist ein rotes bzw. grünes C lokalisiert (hier rotes C im LVF und grünes C im RVF), das abhängig von der Instruktion der Versuchspersonen den zu diskriminierenden Zielstimulus darstellt. Die blauen Distraktoren sind in beiden VF konzentrisch um die zentralen C's angeordnet. Die Orientierung der Distraktoren stimmt entweder mit der Orientierung der Zielstimuli überein (relevante Orientierungsdistraktoren = RODs) oder die Öffnungen der Distraktoren sind orthogonal zu den Öffnungen der Zielstimuli angeordnet (irrelevante Orientierungsdistraktoren = IODs). Aus der Kombination der RODs und IODs ergeben sich insgesamt vier mögliche Verteilungsmuster: **(A)** RODs nur auf der Seite des Zielstimulus (zROD), **(B)** RODs nur auf der Seite des Nicht-Zielstimulus (nzROD), **(C)** RODs in beiden visuellen Feldern (bROD), und **(D)** RODs in keinem visuellen Feld (kROD).

Die Stimuluskonfiguration des ersten Experiments ist in Abbildung 2.1 dargestellt. Jedes Bild enthält eine Gruppe von C-förmigen Stimulusobjekten im linken und rechten unteren visuellen Feld (Durchmesser 0.85° , Grösse der Öffnung 0.6° , alle Angaben in visuellen Winkelgraden). Die Gruppen sind 2.2° unterhalb und 3.6° seitlich des Fixationspunktes angeordnet. Jede Gruppe besteht aus einer ringförmigen Anordnung von sechs blauen C's sowie einem roten oder grünen C im Zentrum. Die mittlere Distanz zwischen dem zentralen Zielstimulus und den Distraktoren beträgt 1.5° . Jede Bildpräsentation enthält immer ein rot-grünes Farbpaar, dessen Lokalisation zufällig zwischen den Präsentationen wechselt (linkes oder rechtes VF). Zum Beispiel bedingt ein rotes C innerhalb der Distraktorgruppe des LVF automatisch ein grünes C innerhalb der Distraktorgruppe des RVF. Insgesamt ist die Anzahl der Präsentationen gemittelt über das rote und grüne C in beiden visuellen Feldern ausgeglichen. Die Öffnungen der zentralen C's können entweder zur rechten oder zur linken Seite gedreht sein.

Die Probanden werden vor jedem Versuchsdurchgang informiert, entweder den roten oder den grünen Zielstimulus zu identifizieren. Die eigentliche Diskrimination besteht darin zu entscheiden, zu welcher Seite die Öffnung des zentralen Zielstimulus zeigt (links oder rechts). Dazu müssen die Probanden zwei Antworttasten mit der rechten Hand (Öffnung links = Zeigefinger, Öffnung rechts = Mittelfinger) drücken. Das Experiment umfasst insgesamt 10 Versuchsdurchgänge, in denen die vorgegebene Zielfarbe jeweils alternierend zwischen rot und grün wechselt. Die Bildpräsentationen wechseln randomisiert und unabhängig voneinander und sind für die Versuchspersonen nicht vorhersehbar. Durch diese Stimulusanordnung kann jede beliebige Bildpräsentation sowohl als LVF-Zielstimulus oder als RVF-Zielstimulus benutzt werden, die Entscheidung darüber wird ausschliesslich durch die Zielfarbe im jeweiligen Versuchsdurchgang bestimmt.

Präsentationssequenz

Die Stimuluspräsentation wurde mit Hilfe der ‚*Presentation*‘ Software (Version 0.71, Neurobehavioral Systems[®]) erstellt. Die Stimuli wurden von einem PC-gesteuerten Videoprojektor (Sharp XG-SVIE) über eine Spiegeloptik auf einen Schirm projiziert und den Versuchspersonen in einem Abstand von 120 cm gezeigt. Der Hintergrund auf dem Schirm war grau (8.0 cd/m^2) und enthielt einen kontinuierlich sichtbaren, zentralen weissen Fixationspunkt. Die Probanden wurden aufgefordert, diesen Punkt während des Experiments kontinuierlich zu fixieren und das Augenzwinkern auf ein Minimum zu reduzieren. Das Fixationsverhalten wurde mit einer Video-Infrarotkamera mit Zoomlinse kontrolliert. Epochen mit Augenartefakten wurden von der Analyse ausgeschlossen. Die Präsentationszeit der Stimuli betrug 700 ms. Im Interstimulusintervall (ISI) zwischen 1400 und 1600 ms war nur der Fixationspunkt sichtbar. Den Probanden wurden 10 Versuchsdurchgänge präsentiert, jeweils 5 mit roter und 5 mit grüner Zielfarbe. Jeder Durchgang umfasste 160

Bildpräsentationen, 40 Präsentationen pro Bedingung (zROD, nzROD, bROD und kROD). In der Summe ergaben sich damit für jeden Probanden 400 Bildpräsentationen pro Bedingung.

Versuchspersonen

Am ersten Experiment nahmen 13 Versuchspersonen teil (10 weiblich, 26.4 Jahre Durchschnittsalter, Altersspanne 20.9 – 37.8 Jahre). Alle Probanden waren Rechtshänder¹ und hatten einen normalen oder mit Hilfe von Kontaktlinsen korrigierten Visus und ein normales Farbsehen. Die Versuchspersonen wurden über die Teilnahme am Experiment ausführlich informiert und gaben jeweils ihr schriftliches Einverständnis. Für die Durchführung der Experimente lag ein Votum der Ethikkommission der Otto-von-Guericke-Universität (Magdeburg) mit dem Titel ‚*Untersuchung mit bildgebenden Verfahren (EEG, MEG, Kernspintomographie) an freiwilligen Probanden und Patienten*‘ vor (Nr. 106/98). Auszüge zu den Probandeninformationen sowie der Einverständniserklärung sind im Anhang dieser Arbeit dokumentiert. Die Teilnahme wurde finanziell vergütet.

Datenerfassung und Datenauswertung

Die MEG- und EEG-Signale wurden simultan abgeleitet. Dazu wurde ein BTi Magnes 2500 Ganzkopf MEG-Magnetometer System mit 148 Sensoren (Biomagnetic Technologies, Inc.) benutzt. Das EEG wurde mit Hilfe einer 32 Kanal Elektrodenhaube in Verbindung mit einem Synamps Verstärker (NeuroScan, Inc.) abgeleitet. Die ausgewählten Elektrodenpositionen (Fpz, Fz, Cz, Pz, Oz, Iz, Fp1, Fp2, F7, F8, F3, F4, FC1, FC2, T7, T8, C3, C4, CP1, CP2, P7, P8, P3, P4, PO3, PO4, PO7, PO8, PO9, PO10, IN3, IN4) orientieren sich an Empfehlungen der amerikanischen Gesellschaft für Elektroenzephalographie [American Electrophysiological Society, Guideline seven, 1994]. Das EEG wurde mit Referenz zum rechten Mastoid abgeleitet. Die MEG- und EEG-Signale wurden mit einem Bandpass von Gleichstrom bis 50 Hz gefiltert und mit einer Abtastrate von 254 Hz digitalisiert. Die Artefaktdetektion erfolgte offline, wobei als Kriterium eine Amplitudendifferenz (Spitze-zu-Spitze Kriterium) definiert wurde. Die Schwellen lagen bei 3.0×10^{-12} T (3 pT) pro 100 ms für das MEG und bei 100µV pro 100 ms für das EEG. Der Stromquellenursprung wurde auf der Basis der gemessenen Feldverteilungen geschätzt.

Stromquellenanalyse

Zuerst wurden hochaufgelöste T1-gewichtete 3D-Volumendatensätze auf einem neuro-optimierten 1,5 Tesla MR-Tomographen (Signa Horizon LX, GE Medical Systems) für jede Versuchsperson gemessen. Es wurde eine GRASS-Sequenz (*gradient recalled acquisition in the steady state*) mit folgenden Messparametern benutzt: Bildfeldgröße 250 x 250 x 186 mm; Matrix 256 x 256 x 124; Auflösung 0.98 x 0.98 x 1.5 mm³, Wiederholungszeit TR = 24 ms,

¹Edinburgh Händigkeitstest

Echozeit TE = 8 ms, Anregungsimpuls $\alpha = 30^\circ$, Gesamtmesszeit: 13min 6s. Die individuellen 3D-Datensätze dienten als Grundlage für eine Rekonstruktion des Kopfes, des Liquorraumes sowie der Kortexoberfläche. Für die Segmentierung wurde die Methode der Randelemente (*Boundary Element Model*, BEM) benutzt [Hämäläinen & Sarvas, 1989; Fuchs et al., 1998]. Da die niederfrequenten Hirnmagnetfelder im Gegensatz zum EEG die Gewebestrukturen (Schädel und Meningen) fast ohne Verzerrungen durchdringen, genügt für die Rekonstruktion der EKMF Antworten ein Einkompartiment-BEM (Liquorraum) [Crouzeix et al., 1999]. Das so gewonnene realistische Modell des Volumenleiters (CSF-Schicht BEM mit 1510 ± 147 Knotenpunkten) wurde für die weitere Analyse benutzt, um in Verbindung mit den gemessenen EKMF Antworten ein Modell von der elektrischen Feldverteilung auf der Kortexoberfläche zu schätzen. Für die eigentliche Stromquellenanalyse der ereigniskorrelierten magnetischen Felder wurde die Bildgebungssoftware Curry 4.0 (Philips Electronics N.V.) benutzt. Dazu wurde das Stromdichtemodell (Modell der verteilten Quellen) angewendet, bei dem von einer Vielzahl von über den Kortex verteilten Stromquellen ausgegangen wird. Der jeweilige Beitrag zum gemessenen Feld wird als ortsspezifische Stromdichte geschätzt [siehe Fuchs et al., 1999 für methodische Details]. Der Algorithmus, der der Schätzung zugrunde liegt, basiert auf der sog. *minimum norm* Methode [Hämäläinen & Ilmoniemi, 1994; Fuchs et al., 1999].

Die EEG-Elektrodenpositionen und das MEG-Sensor Koordinatensystem wurden mit Hilfe des 3Space Fastrak System (Polhemus) räumlich koregistriert. Dazu mussten die individuellen Elektrodenpositionen zusammen mit drei anatomischen Landmarken (Nasion sowie linker und rechter präaurikulärer Punkt) digitalisiert. Zur Kontrolle wurde die Digitalisierung einmal wiederholt, wobei die Fehlertoleranz nicht grösser als 0.3 cm sein durfte. Zusätzlich musste die Lage zwischen der Position der MEG-Sensoren und den drei anatomischen Landmarken ermittelt werden. Dazu wurden auf der EEG Haube zusätzlich fünf Spulen fixiert, die einen definierten Abstand zu den drei anatomischen Landmarken hatten. Durch eine Vormessung konnte die Lokalisation dieser fünf Spulen und damit der anatomischen Landmarken relativ zu den Sensorpositionen präzise bestimmt werden. Um mögliche Veränderungen der Kopfhaltung während des Experiments zu erfassen, wurde die Positionsbestimmung am Ende wiederholt.

Das Koordinatensystem jedes Einzelprobanden wurde auf das Koordinatensystem des Montreal MNI Gehirns ‚ICBM152‘ re-referenziert, um die neuronale Aktivität über mehrere Versuchspersonen zu mitteln [siehe www.bic.mni.mcgill.ca/cgi/icbm_view]. Das MNI Referenzgehirn setzt sich aus 152 individuellen T1-gewichteten Hirnvolumina zusammen. Die Kortexoberfläche des MNI Gehirns wurde segmentiert und diente als Quellenkompartiment für Analyse der gemittelten Daten.

Statistische Analyse

Für eine statistische Analyse der EKP- und MEG-Kurvenverläufe werden die beiden Zielfarben (rot und grün) zusammengefasst. Anschliessend erfolgt eine getrennte Mittelung der vier verschiedenen ROD Bedingungen (zROD, nzROD, bROD und kROD) jeweils für Ziele im linken und rechten VF. Mehrfaktorielle Varianzanalysen mit Messwiederholungen (Repeated Measures Design, rANOVA) werden durchgeführt, um die ROD- und Zielstimulus-bezogenen Effekte zu untersuchen.

Zur Analyse der ROD-bezogenen Effekte werden die mittleren Amplituden in zwei Zeitintervallen (frühes Intervall 140-190 ms, spätes Intervall 200-290 ms) an den Elektrodenpositionen PO7 und PO8 ausgewählt. Die Auswahl der Zeitfenster sowie der Elektrodenpositionen basiert auf den Ergebnissen früherer Studien, die bei der Diskrimination von Merkmalen (z.B. Farbe) Maximaleffekte in den genannten Zeitintervallen und an den Elektrodenpositionen PO7 und PO8 zeigten [Hopf et al., 2002b]. Es werden getrennte dreifaktorielle rANOVAs (2 x 2 x 2) durchgeführt. Die Anordnung der Faktoren erfolgt so, dass mögliche Lateralisationseffekte des relevanten Merkmals getestet werden können: (1) Elektrodenposition (PO7, PO8), (2) Präsenz oder Fehlen von RODs kontralateral zur Elektrodenposition und (3) Präsenz oder Fehlen von RODs ipsilateral zur Elektrodenposition. Der zweite Faktor wird gebildet, indem die Bedingungen ‚zROD plus bROD‘ und die Bedingungen ‚nzROD plus kROD‘ (von Zielreizen im visuellen Feld kontralateral zu Elektrodenposition) zusammengefasst und gegenübergestellt werden. Der dritte Faktor wird berechnet, indem die Bedingungen ‚bROD plus nzROD‘ und die Bedingungen ‚zROD plus kROD‘ zusammengefasst und verglichen werden. Durch diese Kombination können ROD-bezogene Effekte unabhängig von der Lokalisation des Zielstimulus getestet werden.

Für eine statistische Analyse der Zielstimulus-bezogenen Effekte wird eine vierfaktorielle rANOVA durchgeführt. Um die Effekte der attentionalen Fokussierung gegenüber dem Zielstimulus zu untersuchen (N2pc-Effekt), wird die mittlere Amplitude zwischen 200 und 300 ms ausgewählt [Hopf et al., 2000; 2002b]: (1) Elektrodenposition (PO7, PO8), visuelles Feld des Zielstimulus (kontralateral oder ipsilateral), (3) Präsenz oder Fehlen von RODs kontralateral zur Elektrodenposition und (4) Präsenz oder Fehlen von RODs ipsilateral zur Elektrodenposition.

2.1.2 Ergebnisse

EKP/EKMF Kurvenverläufe und Feldverteilungen

ROD-bezogene Effekte

Die ROD-bezogenen Effekte sind in Abbildung 2.2 dargestellt. Die EKP-Kurvenverläufe zeigen die Maximaleffekte an den Elektrodenpositionen PO7 (links parieto-okzipital) und PO8 (rechts parieto-okzipital) für Zielstimuli im linken (Abb. 2.2a) und im rechten (Abb. 2.2b) VF. Die Kurvenverläufe von Bedingungen mit RODs werden jeweils in drei getrennten Reihen gezeigt (zROD, nzROD und bROD; durchgezogene Linie). Diese werden mit dem Kurvenverlauf der kROD Bedingung überlagert (gestrichelte Linie). So können Differenzen zwischen den Bedingungen mit RODs und der ‚Neutralbedingung‘ (kROD) isoliert werden. In allen Bedingungen fällt eine Negativierung der Amplituden im N1 Zeitbereich auf, wenn das zur Elektrodenposition kontralaterale visuelle Feld RODs enthält im Vergleich zur Bedingung ohne RODs. Dieser Effekt wird im Folgenden als *ROD-bezogene Negativität* bezeichnet (Abb. 2.2, Markierung mit orangen Pfeilen). Die ROD-bezogene Negativität wird über der linken Hemisphäre beobachtet, wenn die RODs im rechten VF liegen und über der rechten Hemisphäre, wenn die RODs im linken VF angeordnet sind. Die Präsenz der ROD-bezogenen Negativität ist dabei völlig unabhängig von der Lokalisation des zu diskriminierenden Zielstimulus. Zusätzlich ist die ROD-bezogene Negativität in beiden Hemisphären präsent, wenn RODs in den beiden visuellen Feldern lokalisiert sind. Ein vergleichbares Muster wird auch im N2 Latenzbereich (~220-280 ms) beobachtet (Abb. 2.2, Markierung mit blauen Pfeilen).

Um den frühen Effekt der ROD-bezogenen Negativität zu validieren, wird die mittlere Amplitude in einem Intervall zwischen 140 und 190 ms ausgewählt. Zur Validierung des späten Effekts wird die mittlere Amplitude zwischen 200 und 290 ms bestimmt. Für die Analyse beider Effekte werden die Elektrodenpositionen PO7 und PO8 sowie ein 100 ms langes Referenzintervall vor der eigentlichen Stimuluspräsentation ausgewählt. Getrennte rANOVAs werden für jedes Zeitintervall berechnet mit den Faktoren: (1) Elektrodenposition (links, rechts), (2) Präsenz oder Fehlen von RODs kontralateral zur Elektrodenposition sowie (3) Präsenz oder Fehlen von RODs ipsilateral zur Elektrodenposition. Sowohl im frühen als auch im späten Zeitintervall wird ein signifikanter Effekt für die Präsenz oder Fehlen von RODs im visuellen Feld kontralateral zur Elektrodenposition gefunden [früh: $F(1,12) = 31.9$, $p < 0.0001$; spät: $F(1,12) = 7.0$, $p < 0.05$]. Die Präsenz oder Fehlen von RODs im visuellen Feld ipsilateral zur Elektrodenposition dagegen zeigt keine signifikanten Effekte [früh: $F(1,12) = 1.88$, $p = 0.19$; spät: $F(1,12) = 0.94$, $p = 0.35$]. Es findet sich auch keine signifikante Interaktion zwischen der Elektrodenposition und der Präsenz oder Fehlen von RODs im kontralateralen visuellen Feld, sondern nur ein Trend für das frühe Intervall [früh: $F(1,12) = 4.06$, $p = 0.068$; spät: $F(1,12) = 0.43$, $p = 0.52$].

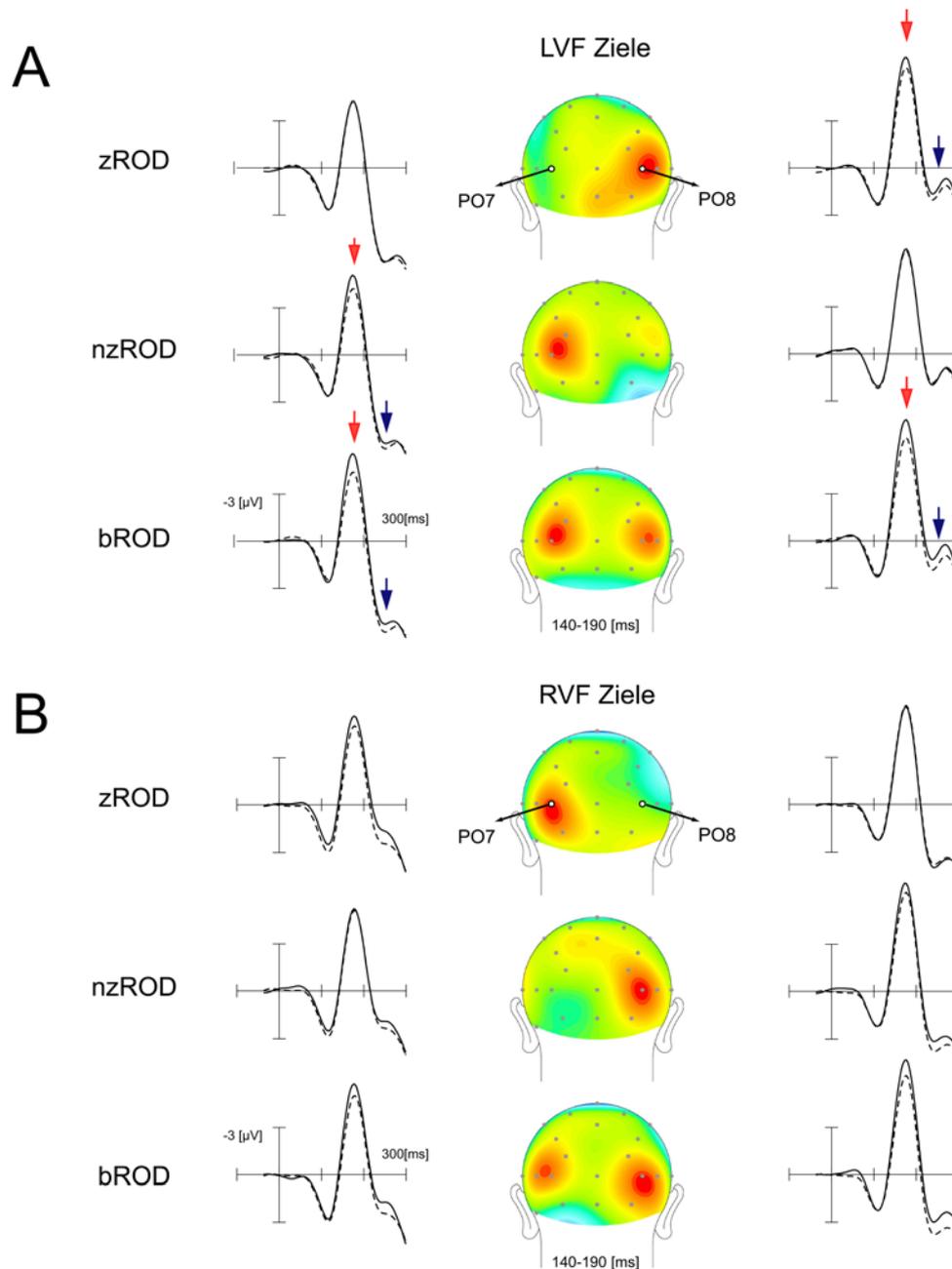


Abb. 2.2 ROD-bezogene Negativität.

Die ROD-bezogenen Effekte sind getrennt für Zielobjekte im **(A)** linken und **(B)** rechten VF dargestellt, die Einteilung der EKP Kurvenverläufe erfolgt nach den verschiedenen ROD-Bedingungen: zROD (obere Reihe), nzROD (mittlere Reihe) und bROD (untere Reihe) (durchgezogene Linien), jeweils überlagert mit dem Kurvenverlauf der kROD Bedingung (gestrichelte Linie). Die Kurvenverläufe wurden an den Elektrodenpositionen links und rechts parieto-okzipital (PO7, PO8) abgeleitet. Der frühe Anteil der ROD-bezogenen Negativität ist mit orangen Pfeilen markiert, der späte Anteil mit blauen Pfeilen. In der mittleren Spalte ist die Topographie der ROD-bezogenen Negativität dargestellt (mittlere Spannungsverteilung zwischen 140 – 190 ms), indem Differenzen aus der Spannungsverteilung zROD minus kROD (oben), nzROD minus kROD (Mitte) und bROD minus kROD (unten) berechnet wurden. Negative Spannungswerte sind rot skaliert.

Abbildung 2.3 zeigt ein detaillierteres Bild von der Amplitude und dem zeitlichen Verlauf der ROD-bezogenen Negativität. Dazu wurden Differenzen zwischen jeder der drei Bedingungen mit RODs und der kROD Bedingung gebildet (zROD minus kROD, *schwarze Linie*; nzROD minus kROD, *hellblaue Linie*; bROD minus kROD, *rote Linie*). Die ROD-bezogene Negativität beginnt bei ~140 ms nach der Stimuluspräsentation in allen drei Bedingungen und dauert bis ~300 ms an. Die Maximaleffekte liegen bei ~170 ms und ~270 ms.

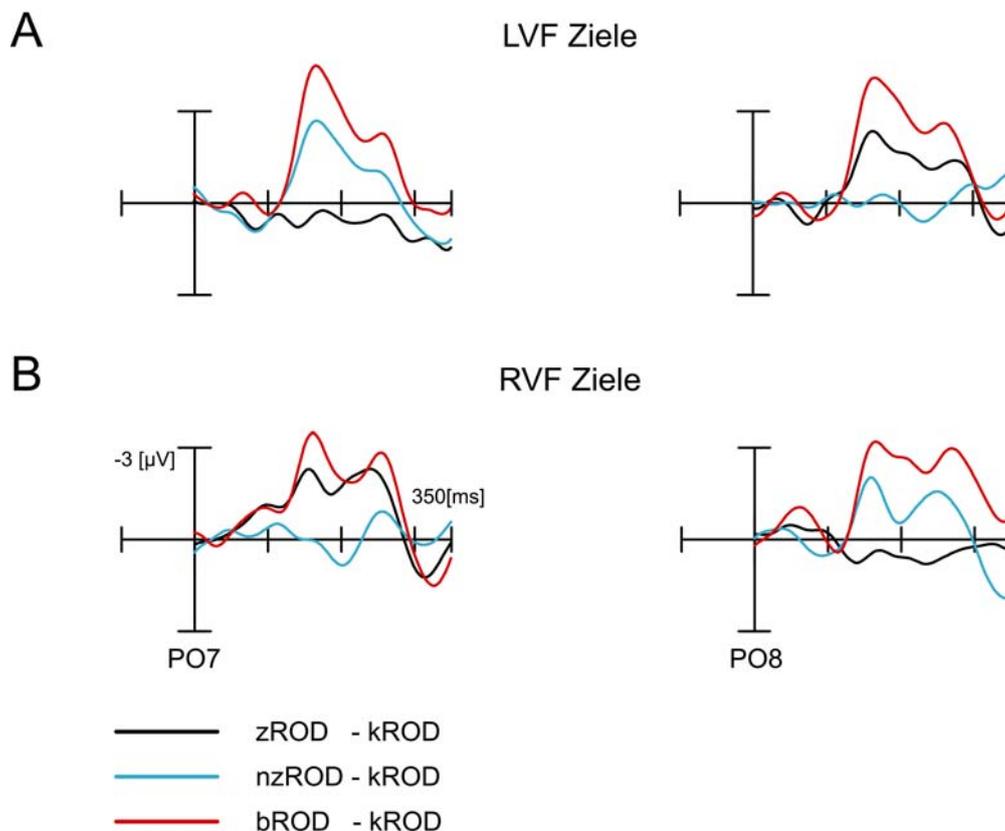


Abb. 2.3 Differenzen der EKP Kurvenverläufe.

Differenzen der EKP Kurvenverläufe für zROD minus kROD (schwarze Linie), nzROD minus kROD (hellblaue Linie) und bROD minus kROD (rote Linie). Dargestellt für Zielstimuli im (A) linken und (B) rechten VF an den Elektrodenpositionen PO7 und PO8. Es zeigt sich, dass die ROD-bezogene Negativität in einem Zeitintervall zwischen ~150 bis 350 ms auftritt und zwei Maxima bei ~170 ms und ~270 ms hat.

Um den genauen Zeitpunkt zu bestimmen, an dem die ROD-bezogene Negativität in den einzelnen Bedingungen auftritt, werden gleitende t-Tests zwischen den Bedingungen mit RODs (zROD, nzROD und bROD) und der kROD Bedingung berechnet. Die Berechnung basiert auf einem kleinen Zeitfenster (3 Abtastungen, ~12 ms), das überlappend und

schrittweise ein Zeitintervall zwischen 100 und 200 ms durchläuft. Die t-Test Analyse wurde für Kurvenverläufe an Elektroden kontralateral zu den RODs durchgeführt (zusammengefasst für Zielreize im linken und rechten VF). Signifikante Spannungsdifferenzen zeigten sich mit Beginn des Zeitintervalls zwischen 145-157 ms in allen drei Bedingungen. Die ROD Latenz variiert offensichtlich nicht mit der Verteilung der Zielobjekte. Auffällig ist, dass die grössten Effekte in der bROD Bedingung (rote Linie), also bei der bilateralen Präsentation der RODs auftreten. Bei der unilateralen Präsentation (zROD, nzROD) ist die Amplitude geringer ausgeprägt.

Die bisherigen Ergebnisse basieren auf EKPs und deren Feldverteilungen. Im Folgenden soll untersucht werden, ob die ROD-bezogene Negativität auch mit Hilfe der MEG Daten dargestellt werden kann: Dazu zeigt Abbildung 2.4 die EKMF für folgende Differenzen (für RVF Ziele): zROD minus kROD (oben), nzROD minus kROD (Mitte) und bROD minus kROD (unten). Die linke Spalte zeigt die Daten für einen Einzelprobanden, rechts sind die gemittelten Daten über 10 Versuchspersonen dargestellt. Für den Einzelprobanden sind zusätzlich die MEG Kurvenverläufe an repräsentativen Sensorpositionen aus der linken (S59, S120) und der rechten (S42, S142) Hemisphäre posterior-parietal dargestellt. Die Topographie der magnetischen Feldverteilung auf der Kopfoberfläche (Ansicht von dorsal) ist grauskaliert, wobei Areale, in denen der magnetische Fluss aus dem Kopf austritt (Efflux-Zone), dunkel und Areale, in denen der magnetische Fluss wiedereintritt (Influx-Zone), hell skaliert sind. In den Grenzzonen zwischen magnetischem Efflux und Influx liegen die kortikalen Areale, in denen auch die neuronalen Generatoren der ROD-bezogenen Negativität lokalisiert sind. Zur besseren Illustration sind diese Areale auf den Kopfoberflächen mit weissen Ellipsen gekennzeichnet. Die Topographie der EKMF Differenz ‚zROD minus kROD‘ zeigt eine starke Efflux-Influx Umkehr über der linken hinteren Hemisphäre bei dem Einzelprobanden (Ellipse über der linken Hemisphäre). Im Gegensatz dazu findet sich bei der nzROD Bedingung ein Efflux-Influx Effekt über der rechten posterioren Region (Ellipse über der rechten Hemisphäre). Für die bROD Bedingung finden sich Efflux-Influx Effekte über beiden okzipitalen Hemisphären (Ellipsen über beiden Hemisphären) als Ausdruck bilateraler Effekte. Eine vergleichbare EKMF Verteilung findet sich auch in den Grand Average Daten (vgl. Lokalisation der Ellipsen in der rechten Spalte).

Die Flussrichtung und Orientierung der vorliegenden Magnetfelder kann mit Hilfe der ‚Rechten-Hand-Regel‘ näher beschrieben werden: Diese Regel besagt, dass, wenn der Daumen der rechten Hand in die Richtung des Stromflusses zeigt, die eingekrümmten Finger in die Richtung des magnetischen Flusses zeigen. Daraus lässt sich ableiten, dass man aus einem Efflux-Influx Areal über der linken okzipitalen Hemisphäre einen Stromdipol rekonstruieren kann, der in seiner Orientierung nach links und aussen gerichtet ist. Die

Efflux-Influx Region über dem rechten okzipitalen Kortex bildet demnach einem nach rechts und aussen gerichteten Stromdipol ab. Beide Dipole weisen die gleiche Polarität auf.

RVF Ziele

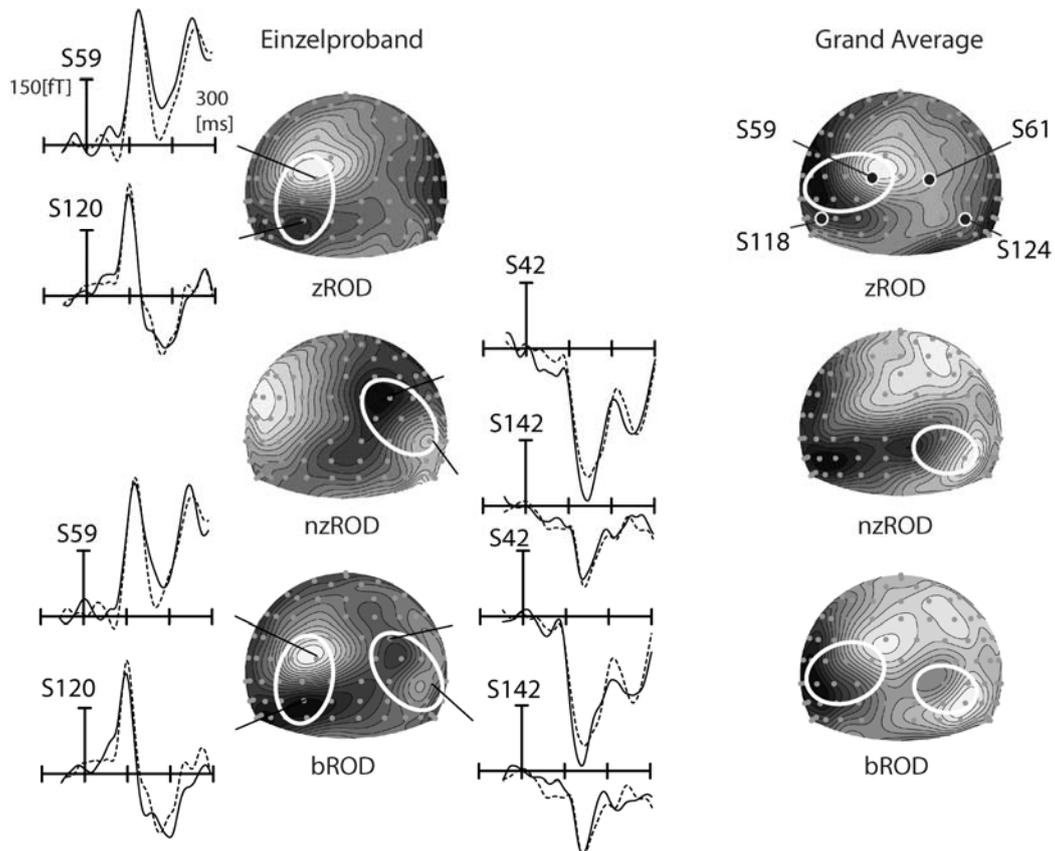


Abb. 2.4 EKMf Verläufe und Feldverteilungen für einen Einzelprobanden (links) und den Grand Average über 10 Versuchspersonen (rechts).

Die EKMf Verläufe sind an ausgewählten Sensorpositionen dargestellt, welche die Efflux-Influx Zonen des magnetischen Flusses flankieren (weisse Ellipsen). Die Kurvenverläufe für die zROD Bedingung (durchgezogene Linie, dargestellt links oben an den Sensoren S59 und S120), für die nzROD Bedingung (durchgezogene Linie, dargestellt rechts Mitte an den Sensoren S42 und S 142) sowie für die bROD Bedingung (durchgezogene Linie, untere Reihe links und rechts) sind überlagert mit den Kurvenverläufen aus der kROD Bedingung (gestrichelte Linien). Die vier schwarzen Punkte in der EKMf Feldverteilung des Grand Average (rechts oben) zeigen die vier Sensorpositionen, die für eine statistische Validierung der ROD-bezogenen Effekte benutzt wurden.

Ein Vergleich zwischen der magnetischen Feldverteilung und der Feldverteilung, die aus den EKP Daten resultiert (Abbildung 2.2b, RVF), unterstützt diese Interpretation. Die ROD-

bezogene Negativität zeigt die gleiche Polarität über der linken und rechten Kopfoberfläche und die Maxima aus den ereigniskorrelierten Feldpotentialen stimmen topographisch mit den Efflux-Influx Grenzen der EKMF in den entsprechenden Regionen überein. Da die Stromquellen mit der Polaritätsumkehr des magnetischen Flusses korrespondieren (Efflux-Influx Grenze), kann die ROD-bezogene Negativität am besten an den benachbarten Sensorpositionen gemessen werden, welche die Efflux-Influx Grenzzonen flankieren.

In Abb. 2.4 (links) sind die EKMF für einen Einzelprobanden dargestellt. Die ROD-bezogenen Effekte zeigen Amplitudendifferenzen mit gegensätzlicher Polarität zwischen den flankierenden Sensorpositionen in einem Intervall zwischen 140 und 200 ms (sowohl in der frühen als auch in der späten Phase). Z.B. liegt an den Sensorpositionen in der linken Hemisphäre (linke obere Reihe in Abb. 2.4) die durchgezogene Linie (zROD) am Sensor S59 im Zeitintervall zwischen 140 und 200 ms *über* der gestrichelten Linie (kROD) (negative Polarität), wogegen die durchgezogene Linie am Sensor 120 *unter* der gestrichelten Linie liegt (positive Polarität). Eine vergleichbare Polaritätsumkehr zwischen den flankierenden Sensorpositionen zeigt sich auch für die Sensorpositionen in der rechten Hemisphäre S42 und S142 bei einem Vergleich der Bedingungen nzROD mit kROD.

Für eine statistische Validierung der ROD-bezogenen Effekte in den magnetischen Daten wurde im Zeitintervall zwischen 140 und 190 ms eine dreifaktorielle rANOVA berechnet mit den Faktoren: (1) Sensorposition (linke, rechte VF Sensoren), (2) Präsenz oder Fehlen von RODs kontralateral zur Sensorposition und (3) Präsenz oder Fehlen von RODs ipsilateral zur Sensorposition. Für die Berechnung wurden diejenigen Sensorpositionen ausgewählt, die in Abb. 2.4 (obere rechte Reihe) durch die schwarzen Punkte hervorgehoben sind (S59, S61, S118, S124). Damit sich die Effekte nicht durch die Polaritätsumkehr innerhalb einer Hemisphäre gegenseitig aufheben, wurden die Werte an den Sensorpositionen S118 und S61 invertiert und zu den Werten an den entsprechenden Positionen S59 und S124 addiert. Genau wie für die elektrischen Daten beschrieben, zeigt sich ein signifikanter Haupteffekt für die Präsenz oder Fehlen von RODs im kontralateralen visuellen Feld [$F(1,12) = 8.43, p < 0.05$]. Die Präsenz oder Fehlen von RODs im ipsilateralen visuellen Feld zeigt dagegen keinen signifikanten Effekt [$F(1,12) < 1$]. Es lässt sich auch keine signifikante Interaktion zwischen der Sensorposition und der Präsenz oder Fehlen von RODs im kontralateralen VF finden [$F(1,12) = 1.39, p = 0.26$].

Die bisher vorliegenden Ergebnisse zeigen, dass die Präsentation von aufgaben-relevanten Merkmalen (C's mit rechts oder links gedrehten Öffnungen) in irrelevanten Objekten (blaue Distraktoren) zu einer Modulation der EKP- und EKMF-Antworten in einem Intervall zwischen 140 und 300 ms führt. Dieser als ROD-bezogene Negativität bezeichnete Effekt ist deutlich abhängig von der Lokalisation der RODs im visuellen Feld. Daraus muss gefolgert werden, dass die Lokalisation eines relevanten Merkmals unabhängig von der Ziellokalisation

verarbeitet werden kann. Interessanterweise könnten die potentiellen Zielobjekte allein durch ihre individuelle Zielfarbe (rot oder grün) innerhalb der Stimuluskonfiguration diskriminiert werden ohne eine zusätzliche Verarbeitung der Distraktoren. Offensichtlich handelt es sich bei der Verarbeitung von RODs um einen obligaten Verarbeitungsschritt, der im Folgenden als relevanter Merkmalseffekt (RME) bezeichnet wird.

Die bisher beschriebenen Eigenschaften des RME führen zu einer Reihe weiterer Fragen: Besonders interessant erscheint dabei, ob der RME zeitlich *vor* der räumlich-attentionalen Fokussierung auftritt, welche durch die N2pc Komponente reflektiert wird. Da die N2pc die früheste räumliche Fokussierung auf einen potentiellen Zielstimulus reflektiert, würde ein Auftreten des RME vor der N2pc die Interpretation einer sequentiellen Verarbeitung unterstützen. Der RME könnte u.a. dem Aufbau einer repräsentativen Merkmalskarte dienen, auf deren Grundlage dann die weitere Selektion erfolgt [vgl. *Guided Search Model*, Wolfe et al., 1989]. Im nächsten Abschnitt soll dieser Aspekt näher untersucht werden.

Zielstimulus-bezogene Effekte

Um die Zielstimulus-bezogenen Effekte untersuchen zu können, ist eine Darstellung der lateralisierten Aufmerksamkeitsprozesse erforderlich. Dazu wird eine LVF-minus-RVF Differenz durch die Subtraktion der Kurven - getriggert durch Zielobjekte im LVF und RVF - gebildet [s. Hopf et al., 2000]. Damit werden die auf sensorischen Eigenschaften beruhenden Effekte sowie alle Aktivierungen, die unter idealen Bedingungen identisch in der ipsi- und kontralateralen Hemisphäre auftreten, eliminiert. Die resultierende Differenzkurve zeigt eine relative Negativierung zwischen 200 und 300 ms nach dem Stimulusbeginn in der zum Zielobjekt kontralateralen Hemisphäre (N2pc Komponente). Um die Darstellung zu vereinfachen, wird die N2pc von LVF und RVF Zielen zusammengefasst.

Im vorliegenden Experiment sind die durch die Zielobjekte hervorgerufenen Effekte in Abbildung 2.5 (links) getrennt nach ROD-Bedingungen (zROD, nzROD, bROD und kROD) dargestellt. Die Zielstimulus-bezogenen Effekte werden nicht getrennt für das LVF und RVF dargestellt. Es werden die Antwortpotentiale von den Elektroden PO7 und PO8 zusammengefasst und die gemittelten Kurvenverläufe für attendierte Zielobjekte kontralateral (*durchgezogene Linie*) und ipsilateral (*gesrichelte Linie*) gegenüber der Elektrodenposition berechnet. Es zeigt sich eine negative Spannungsauslenkung in einem Zeitintervall zwischen 180 bis 300 ms für Zielstimuli im kontralateralen VF mit einem Amplitudenmaximum über den parieto-okzipitalen Ableitungen (hervorgehoben durch die hellblauen Flächen in Abbildung 2.5). Ein prominenter N2pc Effekt wurde in allen vier ROD Bedingungen gefunden.

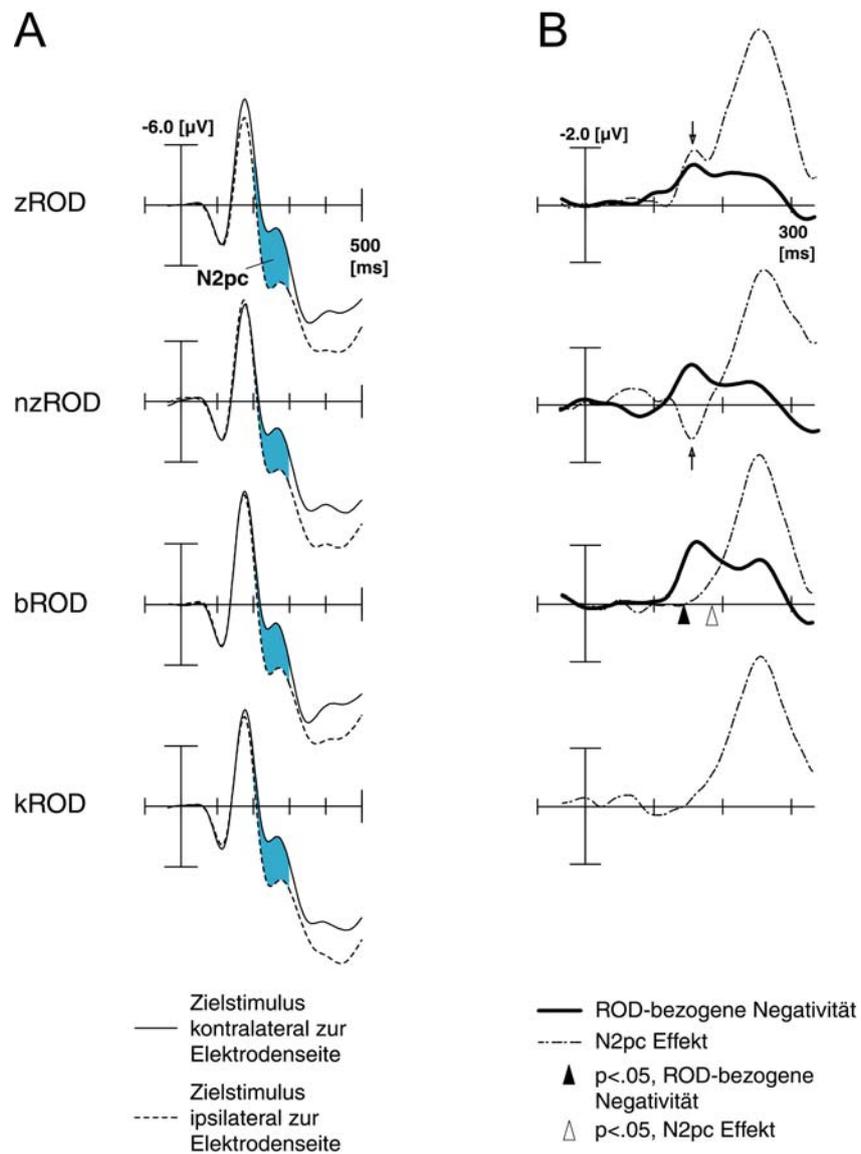


Abb. 2.5 Zielstimulus-bezogene Effekte.

(A) Kurvenverläufe für Zielstimuli kontralateral (durchgezogene Linie) und ipsilateral (gestrichelte Linie) zu den Elektrodenpositionen PO7 und PO8. Die N2pc Effekte sind durch die hellblauen Flächen hervorgehoben. (B) Zeitverläufe der N2pc Effekte dargestellt als Kurvendifferenzen (kontralaterale minus ipsilaterale Ziele; gestrichelte Linien), überlagert mit der ROD-bezogenen Negativität wie in Abb. 2.3 (breite durchgezogene Linie). Die Pfeile zeigen, dass die ROD-bezogene Negativität mit den N2pc Differenzverläufen für die zROD und nzROD Bedingung überlappt. Die Dreiecke in der bROD Bedingung markieren den Zeitpunkt, an dem der ROD-bezogene Effekt (schwarz) und der N2pc Effekt (weiss) beginnen.

Zur statistischen Validierung wurde eine vierfaktorielle rANOVA durchgeführt, basierend auf den mittleren Spannungen zwischen 200 und 300 ms. Die Faktoren sind (1) Elektrodenposition (links, rechts), (2) visuelles Feld des Zielobjektes (kontralateral,

ipsilateral), (3) Präsenz oder Fehlen von RODs auf der Seite des Zielobjektes und (4) Präsenz oder Fehlen von RODs auf der Seite des Nicht-Zielobjektes. Bei dieser Analyse wurde ein signifikanter Haupteffekt für das visuelle Feld des Zielobjektes [$F(1,12) = 41.35, p < 0.0001$] beobachtet, der die Präsenz des prominenten N2pc Effekts verdeutlicht. Zusätzlich wurde eine signifikante Interaktion sowohl zwischen dem visuellen Feld des Zielobjektes und der Präsenz oder Fehlen von RODs auf der Seite des Zielobjektes [$F(1,12) = 43.43; p < 0.0001$] als auch der Präsenz oder Fehlen von RODs auf der Seite des Nicht-Zielobjektes [$F(1,12) = 42.76; p < 0.0001$] gefunden.

Beide Interaktionen reflektieren die Tatsache, dass der N2pc Effekt mit dem späten Intervall der ROD-bezogenen Negativität in der zROD und nzROD Bedingung überlappt, die ebenfalls beide lateralisiert sind. Durch die Überschneidung der beiden Komponenten, der N2pc und der ROD-bezogenen Negativität, ist es nicht möglich, die absolute Amplitude der N2pc zwischen den vier ROD Bedingungen direkt zu vergleichen. Abbildung 2.5b verdeutlicht, dass sich beide Effekte - die N2pc (Differenzkurven von Zielstimuli im rechten minus linkes VF, *gestrichelte Linien*) und die ROD-bezogene Negativität (*durchgezogene Linien*) - in ihrer zeitlichen Ausdehnung überlagern: Dazu werden die relativen Zeitverläufe des N2pc Effekts und der ROD-bezogenen Negativität getrennt für die einzelnen ROD Bedingungen dargestellt. Die durchgezogenen Linien entsprechen dabei den Differenzkurven wie in Abbildung 2.3. Der einzige Unterschied ist, dass die Antworten von den Elektroden kontralateral zu den ROD Lokalisationen über das linke und rechte VF der Zielobjekte gemittelt sind.

Wie oben dargestellt, können die N2pc Differenzen nicht isoliert von den ROD-bezogenen Effekten analysiert werden. Sowohl die N2pc als auch die zROD Bedingung zeigen eine negative Spannungsauslenkung kontralateral zum VF des Zielstimulus, weshalb sich die Effekte in ihrer Polarität summieren (Negativierung in beiden Kurvenverläufen). Wegen der einheitlichen Subtraktionsrichtung zwischen den einzelnen Bedingungen ergibt sich für die nzROD Bedingung eine gegensätzliche Polarität im Verhältnis zur N2pc. Die Effekte basieren also auf der unterschiedlichen Lateralisation der zROD und nzROD Bedingung im Verhältnis zur N2pc, was durch die Pfeile in der Abbildung 2.5b verdeutlicht wird. Da die N2pc Kurvenverläufe zwischen den VF verglichen werden (interhemisphärischer Vergleich: LVF-minus-RVF), heben sich die bilateralen ROD-Effekte aus der bROD Bedingung auf. Deshalb ist ein sinnvoller Vergleich zwischen dem Auftreten der ROD-bezogenen Negativität und des N2pc Effekts nur in dieser Bedingung möglich. Die früheste signifikante Differenz im N2pc Verlauf tritt im Intervall zwischen 185 und 197 ms auf (t-Tests mit einem wandernden Zeitintervall zwischen 150 und 250 ms), 40 ms nach der ROD-bezogenen Negativität. In Abbildung 2.5b sind dazu in der bROD Bedingung Pfeilspitzen eingezeichnet: Die schwarze Pfeilspitze markiert den Beginn der ROD-bezogenen Negativität, die weisse Pfeilspitze den Beginn des N2pc Effekts. Zusammenfassend zeigt die

zeitliche Analyse, dass die ROD-bezogene Negativität ~ 40 ms vor der N2pc beginnt. Dieses zeitlich frühere Auftreten könnte darauf hindeuten, dass der RME die Detektion relevanter Merkmale repräsentiert, auf deren Grundlage dann die Lokalisation des potentiellen Zielstimulus erfolgt (reflektiert durch die N2pc Komponente). Eine solche Suchstrategie könnte die Effizienz bei der visuellen Suche verbessern. Im Folgenden gibt es dann allerdings eine erhebliche zeitliche Überschneidung zwischen den beiden Prozessen.

EKMF Quellenlokalisierung

ROD-bezogene Effekte

Die ROD-bezogene Negativität kann – ähnlich wie in den EKP Verläufen – im gleichen Zeitintervall auch in den EKMF Ableitungen dargestellt werden. Mit Hilfe der EKMF Daten können insbesondere die neuronalen Generatoren der ROD-bezogenen Negativität präzise lokalisiert werden. Um neuronale Aktivitäten zu eliminieren, die nicht mit den ROD-bezogenen Effekten zusammenhängen, werden für die Quellenstärkeschätzung ROD Differenzverläufe gebildet. Hierfür wird die kROD Bedingung von den drei Bedingungen mit RODs (zROD, nzROD, und bROD) subtrahiert.

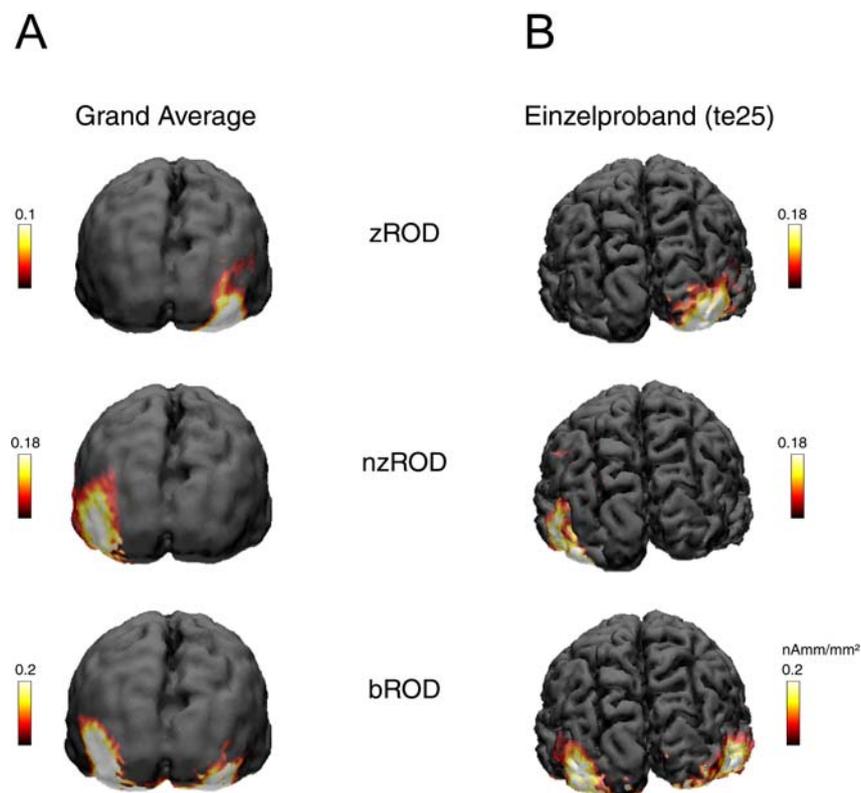


Abb. 2.6 Quellenstärkeschätzungen für Zielstimuli im LVF.

Quellenstärkeschätzungen der ROD-bezogenen Negativität (140–200 ms) für (A) den Grand Average und (B) einen Einzelprobanden. Die Quellen liegen im ventralen Areal des okzipito-temporalen Kortex und kontralateral zur Lokalisation der RODs.

Abbildung 2.6 zeigt die Ergebnisse der Quellenstärkeschätzungen im N1 Zeitbereich (140-190 ms) für den Grand Average sowie für einen Einzelprobanden bei Zielstimuli im linken VF (vergleichbare, aber spiegelbildliche Quelleneffekte ergeben sich für Ziele im RVF). Der Ursprung der Quellenaktivität liegt jeweils im ventralen Teil des okzipito-temporalen Kortex und an Sensorpositionen kontralateral zur ROD Lokalisation. Diese Befunde zeigen, dass die Lokalisation der Quellen von der Lage der RODs und nicht von der des Zielstimulus abhängt. Die EKMF Daten replizieren damit die Ergebnisse der EKP Topographie. Der RME lässt sich in zwei Zeitintervallen darstellen: Ein frühes zwischen 140–190 ms und ein spätes zwischen 200 – 290 ms. Um beide Intervalle des RME zu vergleichen, werden nachfolgend getrennte Quellenstärkeschätzungen durchgeführt.

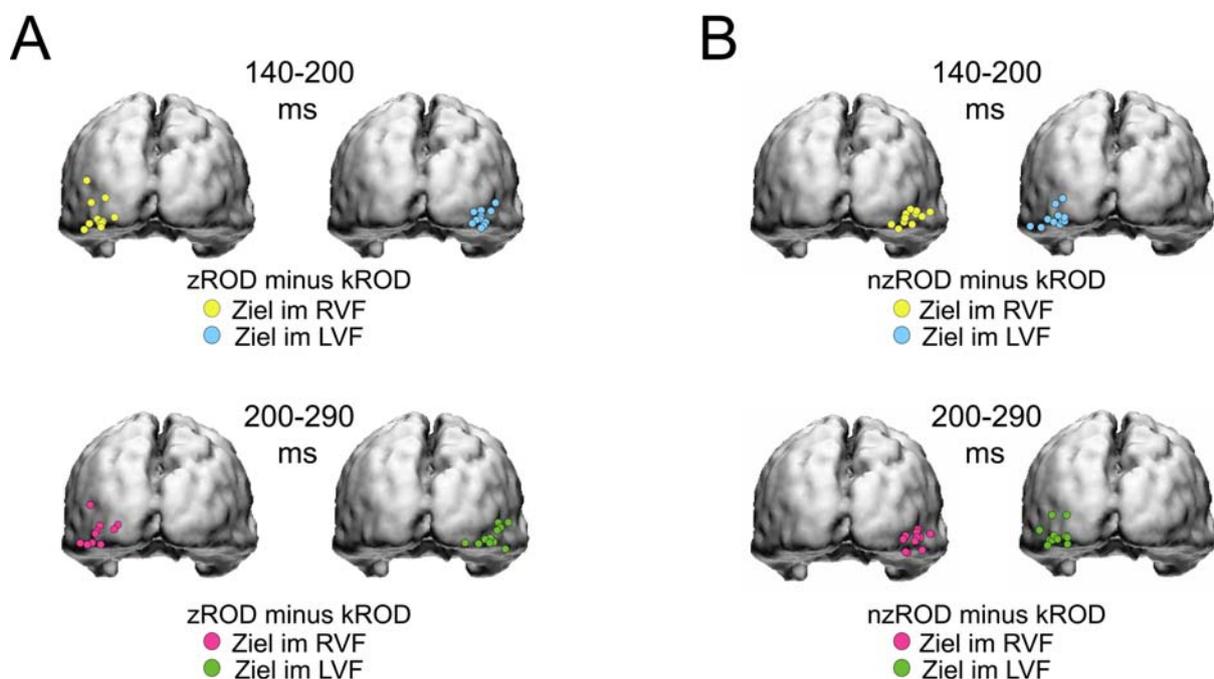


Abb. 2.7 Individuelle Maxima der Quellenstärkeschätzungen.

Dargestellt sind die maximalen Quellenstärken der ROD-bezogenen Negativität von individuellen Probanden (jeder Farbpunkt repräsentiert einen Probanden), getrennt für (A) die Differenz ‚zROD minus kROD‘ und (B) die Differenz ‚nzROD minus kROD‘. Die Maximaleffekte wurden für ein frühes (140–200 ms, gelbe und blaue Punkte) und ein spätes (200-290 ms, rote und grüne Punkte) Zeitintervall unter Berücksichtigung individueller Kortexsegmentierungen berechnet und anschliessend auf das MNI Referenzgehirn transformiert.

Abbildung 2.7 zeigt die Lokalisation der maximalen Quellenstärken für die Differenz ‚zROD minus kROD‘ und für die Differenz ‚nzROD minus kROD‘ sowohl für das frühe als auch das späte Zeitintervall. Dazu wurden die Quellenstärken von 11 individuellen Probanden berechnet. Die Punkte geben jeweils die Maximaleffekte an, getrennt für das frühe (obere

Reihe) und das späte (untere Reihe) Zeitintervall. Die Maxima wurden unter Berücksichtigung individueller Kortexsegmentierungen berechnet und anschliessend auf das MNI Referenzgehirn transformiert. Detaillierte Angaben zu diesem Transformationsschritt sind im Methodenteil der Arbeit dokumentiert. Die Verteilung der maximalen Quellenstärken für das frühe (140-200 ms) und das späte (200-290 ms) Zeitintervall zeigen fast identische Lokalisationen. Diese starke Überlappung unterstützt die Annahme, wonach sowohl die frühen als auch die späten ROD-bezogenen Effekte in den gleichen Kortexarealen generiert werden.

Zielstimulus-bezogene Effekte

Eine Quellenlokalisierung wurde auch für den N2pc Effekt im Zeitintervall zwischen 200 und 300 ms berechnet. Dazu wurden Differenzverläufe von LVF-minus-RVF Zielobjekten gebildet. Die Subtraktion erlaubt, nur die lateralisierte Aktivität beim Attendieren des Zielstimulus isolieren und andere EKMF-Aktivitäten zu eliminieren [für nähere Details s. Hopf et al., 2000].

Abbildung 2.8a zeigt die Ergebnisse der N2pc Quellenstärkeschätzungen getrennt für die vier ROD Bedingungen (zROD, nzROD, bROD und kROD). In allen vier Bedingungen liegen die Stromquellen des N2pc Effekts in den ventralen Arealen des okzipito-temporalen Kortex der linken und rechten Hemisphäre. Diese Lokalisation der N2pc repliziert damit die Ergebnisse früherer Studien [vgl. Hopf et al., 2000; 2002a]. Auf der rechten Seite in Abbildung 2.8 wird die Lokalisation der maximalen Quellenaktivitäten der N2pc Effekte von 11 Einzelprobanden dargestellt (gelbe Punkte). Zusätzlich sind die frühen Anteile der ROD-bezogenen Negativität eingezeichnet (rote und blaue Punkte).

Es zeigt sich, dass beide Komponenten, der RME und die N2pc, in ventralen Arealen des okzipito-temporalen Kortex generiert werden. Allerdings liegen die Maxima des RME [MNI Koordinaten (40.8, 86.6, -1.3), gemittelt über beide Hemisphären] deutlich weiter posterior als die Aktivitätsmaxima der N2pc [MNI Koordinaten (55.6, 61.6, -5.9), gemittelt über beide Hemisphären]. Der mittlere Abstand zwischen den Maxima in der X-Y Ebene (2.9 cm) ist signifikant grösser als Null [$t(10) = 7.20$; $p < 0.001$].

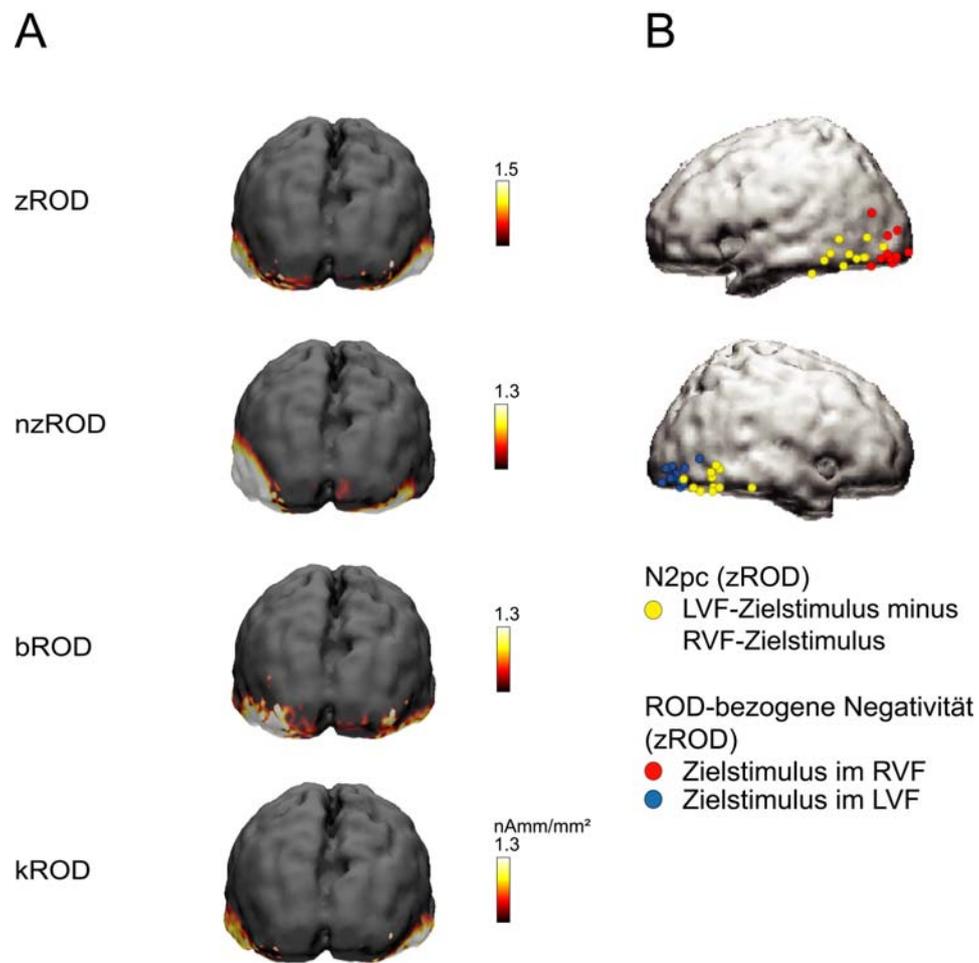


Abb. 2.8 N2pc Quellenstärkeschätzungen.

Im Abbildungsteil (A) sind die N2pc Quellenstärkeschätzungen für die vier verschiedenen ROD Bedingungen (zROD, nzROD, bROD und kROD) in der Ansicht von dorsal dargestellt. Die N2pc Quellenlokalisationen von 11 individuellen Probanden (gelbe Punkte) werden in Teil (B) in der Ansicht von lateral mit den Maxima der ROD-bezogenen Negativität zwischen 140 und 200 ms verglichen (zROD Bedingung, rote und blaue Punkte, vgl. Abbildung 2.7).

ROD-Bedingung		Linke Hemisphäre			Rechte Hemisphäre		
		X	Y	Z	X	Y	Z
Relevanter Merkmals-effekt	zROD	41.5	- 84.8	- 1.7	- 40.3	- 88.5	- 1.6
	nzROD	44.6	- 80.0	- 2.0	- 40.8	- 87.2	- 5.1
	bROD	43.1	- 82.4	- 3.4	- 42.8	- 85.6	- 5.7
N2pc Effekt	zROD	54.7	- 61.4	- 6.4	- 56.8	- 62.0	- 6.3
	nzROD	52.9	- 63.7	- 8.5	- 55.9	- 62.9	- 8.2
	bROD	51.6	- 66.0	- 5.5	- 55.0	- 65.8	- 8.3
	kROD	50.6	- 67.3	- 6.8	- 54.9	- 68.0	- 4.5

Tab. 1 Maxima der Quellendichteschätzungen des RME und der N2pc.

Alle Angaben in Talairach-Koordinaten, getrennt für die vier verschiedenen ROD Bedingungen.

Tabelle 1 fasst die Aktivierungsmaxima des RME und des N2pc Effekts von den 11 Einzelprobanden zusammen. Die Daten wurden in das Talairach-Koordinatensystem transformiert [Talairach & Tournoux, 1988] und getrennt für die vier ROD Bedingungen dargestellt.

Verhaltensdaten

Abbildung 2.9a zeigt die mittleren Reaktionszeiten in Millisekunden sowie den Anteil korrekter Antworten in Prozent für die vier ROD Bedingungen. Die Daten wurden für das linke und rechte VF zusammengefasst. Die Reaktionszeiten scheinen tendenziell etwas langsamer und die Antworten weniger korrekt zu sein, wenn die RODs auf der Seite des Zielstimulus (zROD) oder in beiden VF (bROD) präsentiert werden. Im Gegensatz dazu sind die Antwortzeiten schneller und die Antworten korrekter, wenn die RODs im kontralateralen VF (nzROD) oder in keinem VF (kROD) liegen.

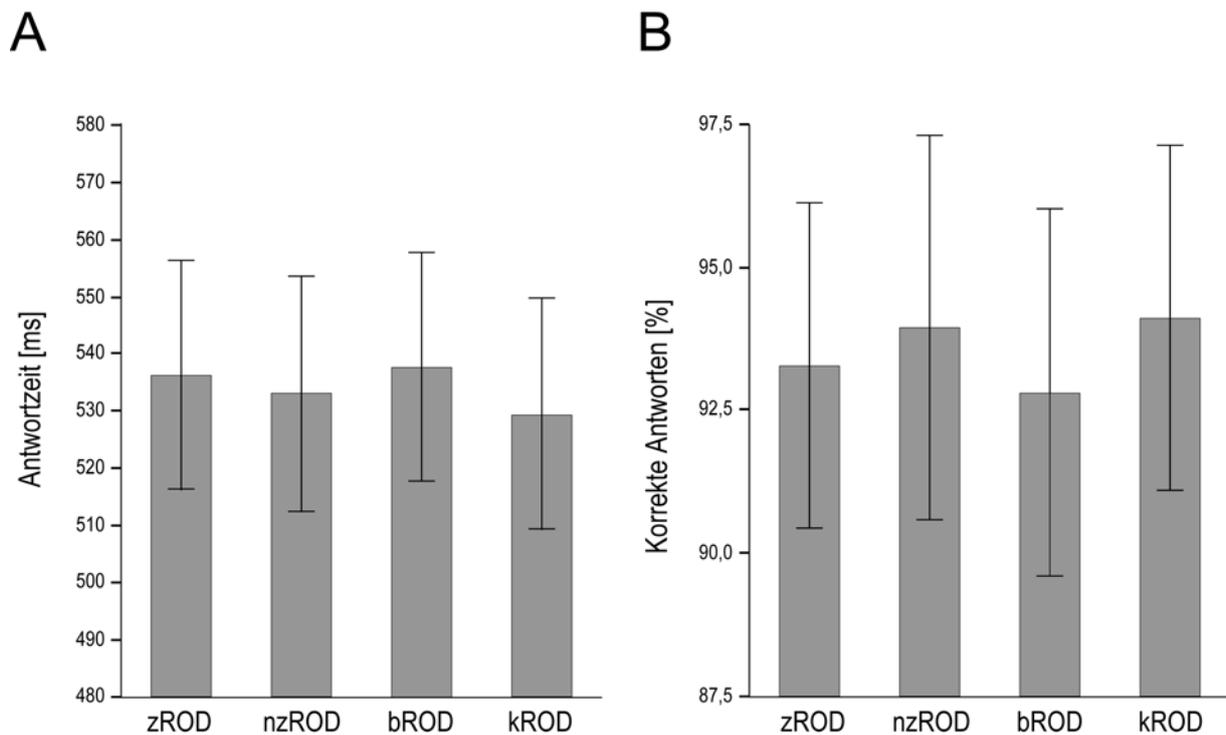


Abb. 2.9 Verhaltensdaten des ersten Experiments.

Dargestellt sind **(A)** die mittlere Antwortzeit in Millisekunden und **(B)** der Anteil korrekter Antworten in Prozent. Es zeigt sich, dass die Reaktionszeiten tendenziell länger und die Antworten weniger korrekt sind, wenn RODs im gleichen VF wie der Ziestimulus (zROD) oder in beiden VF (bROD) liegen. Die Fehlerbalken geben das 95% Konfidenzintervall an.

Um die Antwortzeiten statistisch zu validieren, wurde eine dreifaktorielle rANOVA berechnet mit den Faktoren: (1) VF-Zielseite (linkes, rechtes VF), (2) Präsenz oder Fehlen von RODs auf der Zielseite und (3) der Präsenz oder Fehlen von RODs auf der Nicht-Zielseite. Diese Analyse zeigt einen signifikanten Haupteffekt für die Präsenz oder Fehlen von RODs auf der Zielseite [$F(1,12) = 20.45$; $p < 0.001$] und einen kleineren, aber noch signifikanten Effekt für die Präsenz oder Fehlen von RODs auf der Nicht-Zielseite [$F(1,12) = 7.62$; $p < 0.05$]. Es fand sich kein signifikanter Effekt für die VF-Zielseite ($F < 1$). Eine vergleichbare Analyse wurde auch für den Anteil korrekter Antworten durchgeführt. Diese Berechnung zeigt keine signifikanten Haupteffekte oder Interaktionen.

2.1.3 Diskussion

Mit dem ersten Experiment konnte gezeigt werden, dass die Anwesenheit eines aufgabenrelevanten Merkmals innerhalb von Distraktoren zu einer Modulation der EKP/EKMF Antwort zwischen 140 und 300 ms nach der Stimuluspräsentation führt. Diese merkmalsbezogene Modulation trat ~40 ms vor der neuronalen Aktivität auf, die die Suppression von Distraktoren reflektiert (N2pc Komponente). Entscheidend ist dabei die Beobachtung, dass der relevante Merkmalseffekt von der Lokalisation der Distraktoren mit relevantem Merkmal abhängt (Aktivierung kontralateral zum Distraktor mit relevantem Merkmal) und unabhängig ist von der Lokalisation des Zielstimulus. Durch den RME konnte nachgewiesen werden, dass der attentionalen Fokussierung auf einen potentiellen Zielstimulus eine ortsunabhängige Registrierung von attendierten Objektmerkmalen vorausgeht. Das Ergebnis dieser merkmalsbasierten Selektion könnte als Referenz für nachfolgende Fokussierungsprozesse genutzt werden und zu einer Einschränkung des Suchraums noch vor der Zuweisung räumlich-fokaler Aufmerksamkeit führen. Eine solche Suchraumeinschränkung wird in mehreren Modellen der visuellen Suche postuliert [vgl. *Guided Search Model*, Wolfe et al., 1989] und könnte die Effizienz bei der Lokalisation eines relevanten Zielstimulus deutlich erhöhen.

Im vorliegenden Experiment weisen die rechts/links geöffneten C's die Besonderheit auf, dass sie in stärkerem Maße als Buchstaben interpretiert werden könnten im Vergleich zu den oben/unten geöffneten C's. Daraus könnte eventuell eine linguistische Relevanz der rechts/links geöffneten C's resultieren, die zu den beschriebenen Negativierungen im N1 Zeitbereich führen würde. Um diese Möglichkeit auszuschließen, wird das nachfolgende Kontrollexperiment durchgeführt.

2.2 Der RME: Ausdruck stimulus-spezifischer Eigenschaften?

Mit dem ersten Kontrollexperiment soll die Möglichkeit untersucht, inwieweit die im vorherigen Experiment beschriebene ROD-bezogene Negativität sich allgemein auf die Überlappung zwischen einem Distraktor mit relevantem Merkmal und den Eigenschaften des Zielstimulus übertragen lässt (im Sinne eines generellen relevanten Merkmalseffekts) oder eventuell auf der linguistischen Relevanz der C-förmigen Stimuli mit rechts/links gedrehten Öffnungen beruht. Um diese Möglichkeit zu untersuchen, wird das Stimulusdesign durch eine 90° Rotation der roten und grünen Zielobjekte modifiziert und die ROD-bezogene Negativität unter den neuen Bedingungen analysiert.

2.2.1 Methode

Stimuluskonfiguration und Präsentationsablauf

Im Gegensatz zum ersten Experiment werden die zentralen roten und grünen Zielstimuli um 90° gedreht, so dass die Öffnungen jetzt nach oben und unten gerichtet sind (Abbildung 2.10). Weitere Modifikationen, insbesondere an den Distraktoren, werden nicht vorgenommen.

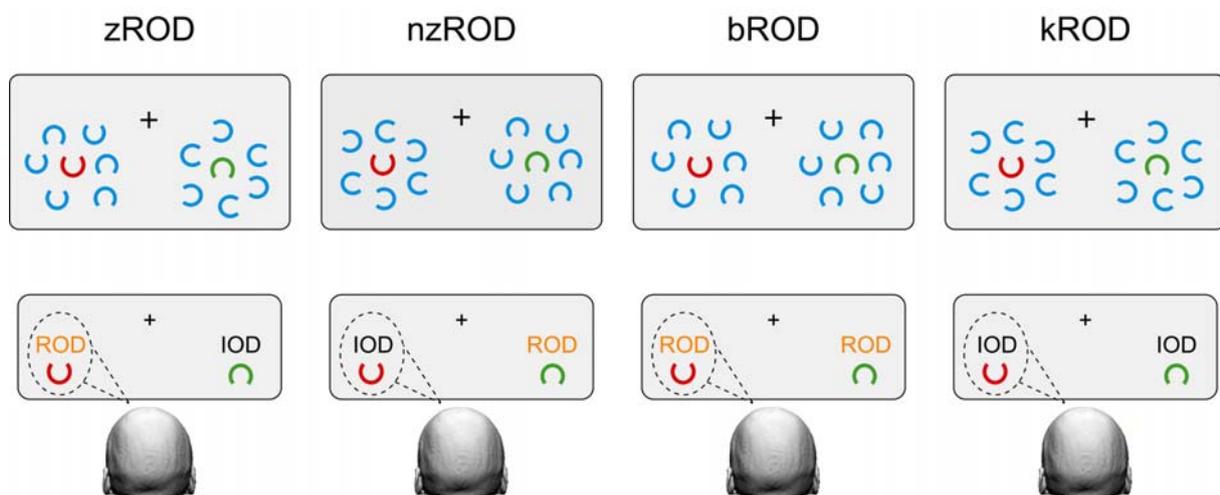


Abb 2.10 Modifizierte Stimuluskonfiguration im ersten Kontrollexperiment.

Die zentralen Zielobjekte werden um 90° rotiert. Damit gehören Distraktoren mit oben/unten gedrehten Öffnungen jetzt zu den RODs und Distraktoren mit rechts/links gedrehten Öffnungen zu den IODs. In der Abbildung wird exemplarisch der rote Zielstimulus im linken VF attendiert, entsprechend erfolgt die Benennung der ROD Bedingungen.

Durch die 90° Rotation der Zielstimuli werden alle Distraktoren mit Öffnungen, die nach oben und unten gedreht sind, zu RODs. Distraktorgruppen mit rechts/links gerichteten Öffnungen gehören jetzt zu den IODs. Damit wird z.B. aus der kROD Bedingung im ersten Experiment eine bROD Bedingung im aktuellen Experiment, und aus einer zROD Bedingung im ersten Experiment eine nzROD Bedingung, usw. Wenn der RME tatsächlich die Verarbeitung aufgaben-relevanter Merkmale reflektiert, dann müsste eine Lateralisation der ROD-Effekte gegenüber den nach oben und unten geöffneten Distraktoren auftreten und sich die Effekte im Verhältnis zum ersten Experiment entsprechend umkehren. Wäre dagegen eine linguistische Relevanz der links/rechts gerichteten Öffnungen für das Auftreten der ROD-Effekte ausschlaggebend, sollte eine Lateralisation nicht auftreten. Der übrige Präsentationsablauf, die Datenerfassung und –auswertung sowie die statistische Analyse sind vergleichbar zum ersten Experiment.

Versuchspersonen

Am ersten Kontrollexperiment nahmen 10 Versuchspersonen teil (7 weiblich, Durchschnittsalter 23.25 Jahre, Altersspanne 20.4 – 28.4 Jahre). Um Überschneidungen mit dem ersten Experiment (Lerneffekte, Vorwissen, etc.) zu vermeiden, wurden für das aktuelle Experiment nur Probanden ausgewählt, die nicht an der vorherigen Studie teilgenommen hatten. Alle Probanden waren Rechtshänder und hatten einen normalen oder mit Hilfe von Kontaktlinsen korrigierten Visus und ein normales Farbsehen. Die Aufklärung und Instruktion der Versuchspersonen erfolgte vergleichbar zum ersten Experiment.

2.2.2 Ergebnisse

Abbildung 2.11 zeigt die EKP-Verläufe an den Elektrodenpositionen PO7 und PO8 für Zielstimuli im linken (Abb. 2.11, oben) und rechten (Abb. 2.11, unten) VF. Die Bedingungen mit RODs (zROD, nzROD und bROD; durchgezogene Linie) werden mit der kROD Bedingung (gestrichelte Linie) überlagert. In der mittleren Reihe ist zusätzlich die gemittelte EKP Feldverteilung im Intervall zwischen 140 und 190 ms in der Ansicht von dorsal dargestellt.

In der Tat lässt sich jetzt die ROD-bezogene Negativität gegenüber Distraktoren nachweisen, deren Öffnungen nach oben und unten gerichtet sind. Dieser Effekt ist konstant ausgeprägt bei allen Differenzvergleichen zwischen den Bedingungen mit ROD und der kROD Bedingung. Wie im ersten Experiment findet sich eine Negativierung im N1 Zeitbereich zwischen 140 bis 190 ms (rote Pfeile) und zwischen 220 bis 280 ms (blaue Pfeile). Sowohl die Amplitude als auch die zeitliche Ausdehnung der ROD-bezogenen Negativität sind vergleichbar mit dem ROD-Effekt aus dem vorherigen Experiment.

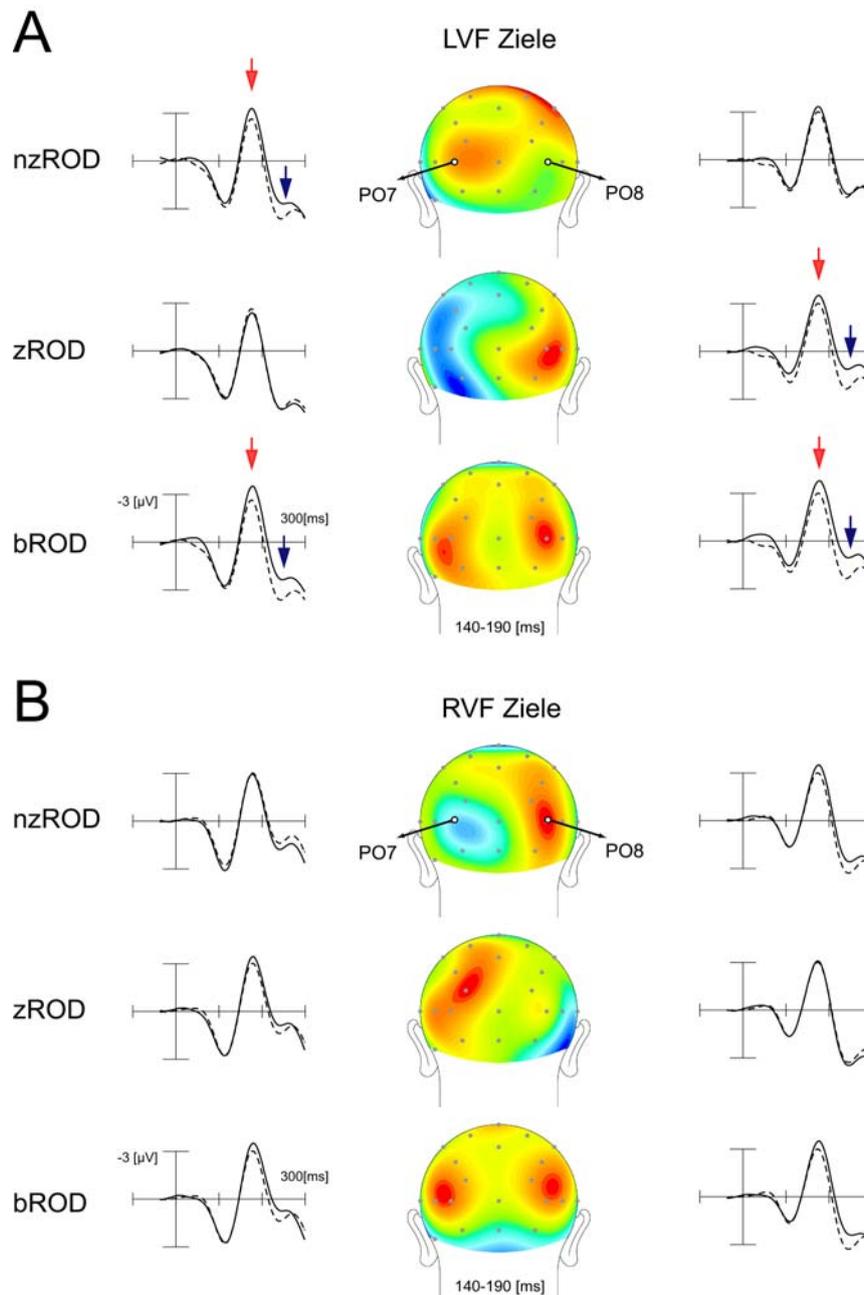


Abb. 2.11 RME im ersten Kontrollexperiment.

Die ROD-bezogene Negativität ist für **(A)** linke und **(B)** rechte VF Ziele an den Elektrodenpositionen PO7 und PO8 dargestellt. Die EKP Verläufe für Bedingungen mit RODs (nzROD, zROD und bROD, *durchgezogene Linie*) sind mit der kROD Bedingung (*gestrichelte Linie*) überlagert. Es zeigt sich ein prominenter ROD Effekt gegenüber Distraktoren, deren Öffnungen nach oben und unten gerichtet sind. In der mittleren Reihe ist die EKP Topographie im Zeitintervall zwischen 140 und 190 ms dargestellt, negative Spannungsverteilungen sind rot skaliert. Die Anordnung der zROD und nzROD Bedingung wurde in Verhältnis zu Abb. 2.3 (ROD Effekte im ersten Experiment) vertauscht, um die vollständige Umkehr des ROD Effekts besser demonstrieren zu können.

Um die ROD Effekte im frühen (140–190 ms) und späten (200–280 ms) Zeitintervall zu validieren, werden die mittleren Amplituden in beiden Intervallen an den Elektrodenpositionen PO7 und PO8 berechnet und ein Referenzintervall 100 ms vor der eigentlichen Stimuluspräsentation bestimmt. Getrennte rANOVAs werden für jedes Zeitintervall berechnet mit den Faktoren: (1) Elektrodenposition (links, rechts), (2) Präsenz oder Fehlen von RODs kontralateral zur Elektrodenposition sowie (3) Präsenz oder Fehlen von RODs ipsilateral zur Elektrodenposition. Es finden sich signifikante Effekte sowohl in der frühen (140–190 ms) als auch in der späten (200–290 ms) Phase der EKP Antworten für den Faktor Präsenz oder Fehlen von RODs kontralateral zur Elektrodenposition [früh: $F(1,9) = 7.89, p < 0.05$; spät: $F(1,9) = 38.49, p < 0.0001$]. Eine Präsenz oder Fehlen von RODs ipsilateral zur Elektrodenposition zeigt dagegen keine signifikanten Effekte [früh: $F(1,9) = 3.32, p < 0.10$; spät: $F(1,9) = 0.05, p < 0.85$]. Es werden auch keine signifikanten Interaktionen in Bezug auf die Elektrodenposition gefunden.

Verhaltensdaten

Tabelle 2 fasst die Verhaltensdaten (Reaktionszeit und Anteil korrekter Antworten) für das erste Kontrollexperiment zusammen. Eine dreifaktorielle rANOVA mit den Faktoren (1) VF-Zielseite (linkes, rechtes VF), (2) Präsenz oder Fehlen von RODs auf der Zielseite und (3) Präsenz oder Fehlen von RODs auf der Nicht-Zielseite ergibt weder für die Reaktionszeit noch für den Anteil korrekter Antworten signifikante Haupteffekte oder Interaktionen.

	Bedingung			
	zROD	nzROD	bROD	kROD
Reaktionszeit (MSD) [ms]	573 (49)	571 (52)	572 (48)	573 (51)
Anteil korrekter Antworten (MSD) [%]	92.3 (4.4)	93.1 (3.7)	92.2 (4.8)	93.2 (4.2)

Tab. 2 Verhaltensdaten im ersten Kontrollexperiment.

Getrennt für die vier verschiedenen ROD Bedingungen sind die Reaktionszeit in Millisekunden und der Anteil korrekter Antworten in Prozent sowie die mittlere Standardabweichung (MSD) dargestellt.

2.2.3 Diskussion

Mit Hilfe des ersten Kontrollexperimentes kann ausgeschlossen werden, dass der RME auf bestimmten stimulus-spezifischen Eigenschaften der C-förmigen Stimuli basiert wie z.B. einer potentiell linguistischen Relevanz der rechts/links geöffneten Zielobjekte. Dazu wurden die zentralen Zielstimuli aus dem ersten Experiment um 90° rotiert, so dass jetzt Distraktoren mit oben/unten gedrehten Öffnungen als RODs definiert wurden. Es zeigte sich, dass die ROD-bezogene Negativität nicht nur in ihrer Amplitude und zeitlichen Ausdehnung repliziert werden konnte, sondern unter den neuen Bedingungen auch kontralateral gegenüber den oben/unten gerichteten Distraktoren auftrat. Durch die vollständige Lateralisation der ROD-Effekte darf angenommen werden, dass der RME die räumliche Distribution aufgabenrelevanter Merkmale im gesamten visuellen Feld widerspiegelt.

Mit einem zweiten Kontrollexperiment soll untersucht werden, inwieweit die ROD-bezogene Negativität tatsächlich Ausdruck einer aktiven, attentionalen Verarbeitung ist oder eventuell auf einfache perzeptuelle Effekte wie z.B. das Orientierungskontrast-Phänomen zurückgeführt werden kann. Um diese alternative Erklärung zu untersuchen, wird ein zweites Kontrollexperiment durchgeführt.

2.3 Der RME: Attentionale Verarbeitung oder perzeptueller Effekt?

Die beiden vorherigen Experimente haben gezeigt, dass der RME gegenüber Distraktoren mit aufgaben-relevanten Merkmalen in den EKP und EKMF Antworten nachgewiesen werden kann. Ob dieser Effekt tatsächlich Ausdruck einer aktiven attentionalen Verarbeitung ist oder auf Unterschiede in der Stimuluskonfiguration reduziert werden muss, kann allerdings mit den bisher vorliegenden Daten nicht abschliessend beurteilt werden. Es existiert nämlich noch eine weitere Möglichkeit, auf der der RME beruhen könnte: In den beiden Vorexperimenten liegen durch die Kombination von RODs und IODs unterschiedliche Orientierungskontraste zwischen Zielstimulus und Distraktoren vor. Die Diskrimination eines Zielstimulus innerhalb einer IOD Gruppe könnte einfacher sein, weil es durch die gegensätzliche Orientierung zwischen Zielstimulus und Distraktoren zu einem automatischen Hervorspringen des Zielstimulus kommen könnte. Diese Konfiguration wäre eine Variante eines Orientierungs-Popout-Phänomens (*orientation-popout*). Das Auftreten eines Orientierungs-Popout in einigen Bedingungen und das Fehlen eines solchen Effekts in anderen Bedingungen könnte theoretisch zu der in den vorherigen Experimenten beschriebenen Lateralisation geführt haben. Damit wären die EKP/EKMF Modulationen nicht durch eine aktive attentionale Verarbeitung gegenüber einem relevanten Merkmal zu erklären, sondern Ausdruck einfacher physikalischer Segmentierungseffekte durch perzeptuelle Unterschiede in der Stimuluskonfiguration. Um diese Möglichkeit auszuschliessen, wird ein zweites Kontrollexperiment durchgeführt.

2.3.1 Methode

Stimuluskonfiguration und Präsentationsablauf

Im zweiten Kontrollexperiment müssen die Probanden eine zentrale Fixations- und Diskriminationsaufgabe bearbeiten. Auch die ursprüngliche Stimuluskonfiguration aus dem ersten Experiment wird identisch wiederholt, aber diesmal sind die Stimuli für die Lösung der neuen Aufgabe völlig irrelevant. Für die zentrale Diskriminationsaufgabe werden zwei kleine graue Quadrate (Grösse $0.3 \times 0.3^\circ$) jeweils 0.3° ober- und unterhalb des Fixationspunkts präsentiert (Abbildung 2.12). In 50% der Bildpräsentationen sind die beiden Quadrate gleich hell, in den übrigen 50% unterschieden sie sich in ihrer Grauskalierung. Die Versuchspersonen wurden instruiert, eine Helligkeitsdiskrimination durchzuführen und eine Antworttaste zu drücken, wenn die beiden Quadrate gleich hell (rechter Zeigefinger) oder wenn sie unterschiedlich hell waren (rechter Mittelfinger).

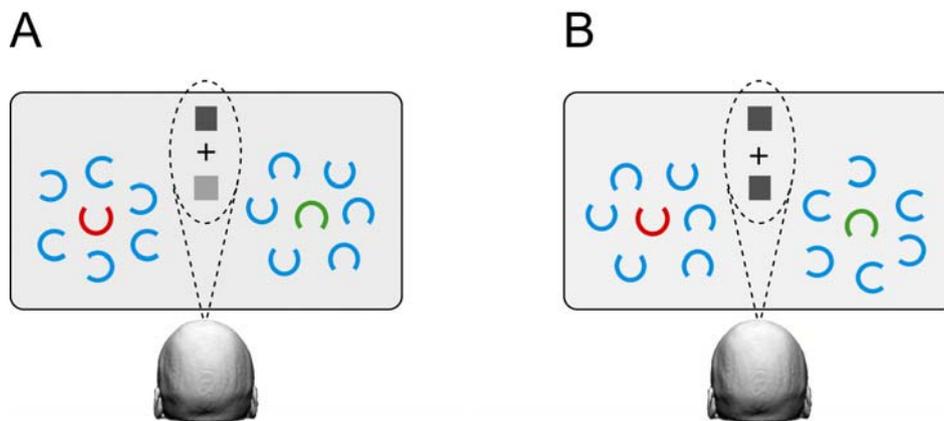


Abb. 2.12 Stimuluskonfiguration im zweiten Kontrollexperiment.

Die Versuchspersonen müssen bei einer zentralen Diskriminationsaufgabe entscheiden, ob die Helligkeit der Quadrate ungleich oder gleich grau skaliert ist. Die Stimuluskonfiguration aus dem ersten Experiment wird zusätzlich eingeblendet, ist aber für die neue Diskriminationsaufgabe völlig irrelevant. Die gestrichelte Linie zeigt den engen Aufmerksamkeitsfokus.

Die Stimulussequenz mit gleichen oder ungleichen Helligkeiten ist randomisiert und für die Versuchspersonen nicht vorhersehbar. Insgesamt enthalten aber alle vier ROD Bedingungen (zROD, nzROD, bROD und kROD) eine identische Anzahl von Präsentationen mit gleicher und ungleicher Helligkeit. Die Diskrimination von unterschiedlichen Helligkeiten wird ausgewählt, weil sich diese Merkmalsdimension nicht mit den form- und farbrelevanten Stimuli in der Peripherie überschneidet. Damit soll eine automatische Mitverarbeitung der peripheren Stimuli ausgeschlossen werden. Ausserdem werden durch den engen Aufmerksamkeitsfokus um den zentralen Fixationspunkt die peripheren Stimuli aus dem ersten Experiment nicht passiv mitattendiert (exemplarisch durch die gestrichelte Linie in Abbildung 2.12 dargestellt).

Wie oben dargestellt, soll mit Hilfe des zweiten Kontrollexperiments die Möglichkeit überprüft werden, ob der RME auf einfachen perzeptuellen Stimuluseffekten wie z.B. dem Orientierungskontrast-Phänomen basieren kann. Sollte diese Interpretation zutreffen, dann müsste die ROD-bezogene Negativität im folgenden Experiment auch bei passiver Präsentation der Stimuli und ohne Bezug zur Probandenaufgabe automatisch auftreten. Sollte der RME dagegen fehlen, unterstützt dies seine Funktion für eine aktive Verarbeitung aufgaben-relevanter Merkmale.

Versuchspersonen

Am zweiten Kontrollexperiment nahmen ebenfalls 10 Versuchspersonen teil (7 weiblich, Durchschnittsalter 24 Jahre, Altersspanne 19.4 – 31.7 Jahre). Um Überschneidungen mit den vorherigen Experimenten (Lerneffekte, Vorwissen, etc.) zu vermeiden, wurden neue

Versuchspersonen für das Experiment ausgewählt. Die Aufklärung und Instruktion erfolgten vergleichbar zum ersten Experiment.

2.3.2 Ergebnisse

Die Ergebnisse des zweiten Kontrollexperiments sind in Abbildung 2.13 zusammengefasst. Unabhängig von der neuen Diskriminationsaufgabe wurden die Daten identisch zum ersten Experiment gemessen und analysiert. Es zeigt sich deutlich, dass im Zeitintervall zwischen 140 und 300 ms nach der Stimuluspräsentation *keine* Kurvendifferenzen zwischen den Stimulusbedingungen mit ROD und der kROD Bedingung auftreten. Eine ROD-bezogene Negativität findet sich in den Daten nicht.

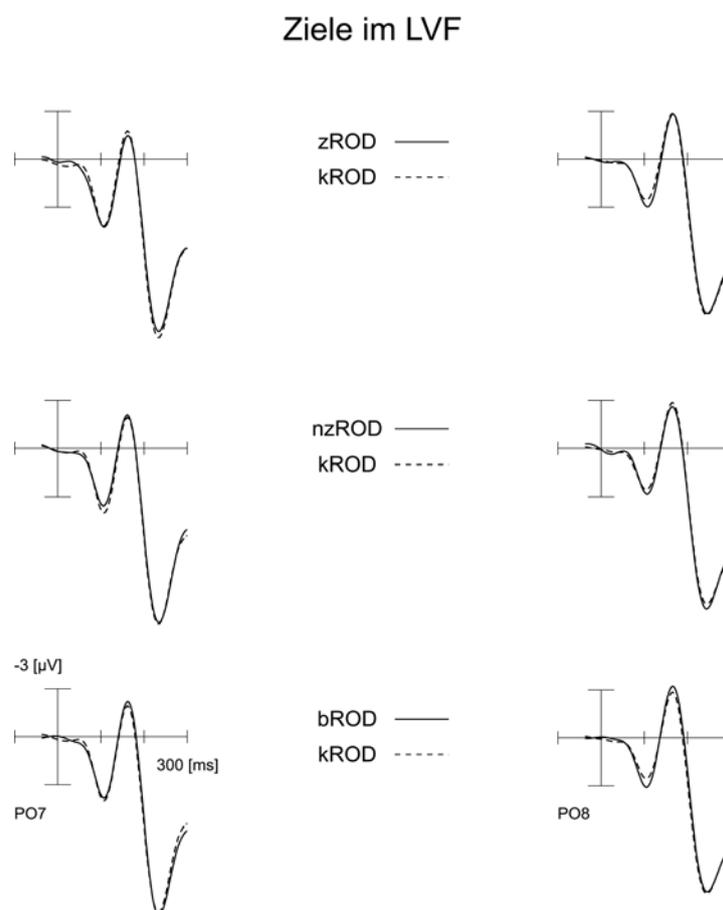


Abb. 2.13 EKP Verläufe im zweiten Kontrollexperiment.

Die EKP Verläufe für Zielstimuli im linken VF sind an den Elektrodenpositionen PO7 und PO8 im Zeitintervall zwischen 140 und 300 ms dargestellt. Die Kurvenverläufe mit RODs (durchgezogene Linie) wurden mit der kROD Bedingung (gestrichelte Linie) überlagert. Im Gegensatz zu Abb. 2.3 und 2.11 zeigen sich diesmal keine relevanten Merkmalseffekte.

Für eine statistische Validierung wurden die mittleren Amplituden der frühen (140-190 ms) und der späten (200–290 ms) Zeitintervalle an den Elektrodenpositionen PO7 und PO8 bestimmt sowie ein 100 ms langes Referenzintervall vor der eigentlichen Stimuluspräsentation. Getrennte rANOVAs werden für jedes Zeitintervall berechnet mit den Faktoren: (1) Elektrodenposition (links, rechts), (2) Präsenz oder Fehlen von RODs kontralateral zur Elektrodenposition sowie (3) Präsenz oder Fehlen von RODs ipsilateral zur Elektrodenposition. Im Gegensatz zum Hauptexperiment und zum ersten Kontrollexperiment findet sich kein signifikanter Effekt für die Präsenz oder Fehlen von RODs auf der kontralateralen Elektrodenseite [früh (140-190 ms): $F(1,9) = 1.55$, $p = 0.24$; spät (200-290 ms): $F(1,9) = 0.84$, $p = 0.38$]. Diese Ergebnisse zeigen deutlich, dass perzeptuelle Effekte wie ein Orientierungskontrast-Phänomen die ROD-bezogene Negativität nicht erklären können.

2.3.3 Diskussion

Die Präsentation von Distraktoren mit aufgaben-relevanten Merkmalen (z.B. durch eine einheitliche Orientierungsrichtung mit dem Zielstimulus) führt zu einer Negativierung im EKP/EKMF Verlauf in einem Zeitintervall zwischen 140 bis 300 ms nach der Stimuluspräsentation. Quellenlokalisationen zeigen, dass die ROD-bezogene Negativität dabei in der gegenüber den Distraktoren kontralateralen Hemisphäre auftritt und unabhängig ist von der Lokalisation des Zielstimulus. Die Aktivitätsmaxima liegen in posterioren Arealen des inferior-temporalen Kortex und damit auf einer frühen Stufe der visuellen Verarbeitungshierarchie. Die zeitliche Analyse zeigt, dass die ROD-bezogene Negativität ~40 ms vor der attentionalen Fokussierung auf den potentiellen Zielstimulus auftritt (reflektiert durch die N2pc Komponente). Mit Hilfe von zwei Kontrollexperimenten kann darüber hinaus gezeigt werden, dass sich die ROD-bezogene Negativität weder durch eine potentiell linguistische Relevanz der rechts/links geöffneten C-Stimuli erklären lässt (erstes Kontrollexperiment) noch durch perzeptuelle Effekte wie das Orientierungskontrast-Phänomen (zweites Kontrollexperiment). Vor dem Hintergrund unterschiedlicher neuronaler Selektionsmechanismen im menschlichen visuellen System, könnte der RME folgenden Aspekt darstellen: Es handelt sich hierbei offensichtlich um einen eigenschafts-bezogenen Mechanismus, der der Fokussierung auf ein relevantes Zielobjekt vorausgeht. Sowohl die Lokalisation des RME in posterioren Arealen des inferior-temporalen Kortex als auch das zeitlich frühere Auftreten im Vergleich zur N2pc legen diese Interpretation nahe. Die merkmalsbasierte Selektion erlaubt, für kurze Zeit potentiell relevante Merkmale im gesamten VF (d.h. global) zu registrieren und als Referenz für nachfolgende Fokussierungsprozesse zu nutzen. Eine solche Merkmalsführung bei bestimmten Suchprozessen ist Gegenstand einflussreicher Theorien zur visuellen Suche [Wolfe et al., 1989] und könnte auf genau solchen merkmalsbezogenen Modulationen beruhen.

2.4 Der Einfluss von Hinweisreizen auf den RME

In den bisher vorgestellten Experimenten erfolgte die Diskrimination des potentiellen Zielstimulus ohne Vorwissen über dessen Lokalisation, d.h. die initiale Stimulusverarbeitung konzentrierte sich auf alle Merkmale innerhalb der visuellen Suchszene. Der RME wurde gegenüber Distraktoren nachgewiesen, die in ihrer Orientierungsrichtung mit dem Zielstimulus übereinstimmten (RODs). Da der RME unabhängig von der Lokalisation des potentiellen Zielstimulus auftrat und ~40 ms vor der attentionalen Fokussierung begann, könnte diese globale eigenschaftsbasierte Selektion das neuronale Korrelat für eine Merkmalsführung darstellen. Eine solche ‚*feature guidance*‘ wird in zahlreichen Modellen der visuellen Suche angenommen [Wolfe et al., 1989; Treisman & Sato, 1990; Cave, 1999]. Danach kommt es durch die eigenschaftsbasierte Selektion zu einer Einschränkung des Suchraums noch vor der Zuweisung räumlich-fokaler Aufmerksamkeit.

Um diese Möglichkeit näher zu untersuchen, werden im folgenden Experiment lokalisatorische Hinweisreize vor der eigentlichen Stimuluspräsentation benutzt (*location precueing*). Durch die Hinweisreize sind die Versuchspersonen in der Lage, ihren Aufmerksamkeitsfokus bereits vor der eigentlichen Stimuluspräsentation auf die potentielle Ziellokalisation zu richten. Die Notwendigkeit einer globalen merkmalsbasierten Selektion sollte damit entfallen. Diese Hypothese würde auch den Ergebnissen mehrerer Experimente entsprechen, die den Einfluss lokalisatorischer Hinweisreize auf die attentionale Selektion untersucht haben [u.a. Hillyard & Münte, 1984]. Sie konnten zeigen, dass die merkmalsbasierte Selektion durch lokalisatorische Hinweisreize eliminiert werden kann. Zusätzlich würde ein solcher Befund auch indirekt für eine Priorität der lokalisationsbasierten Selektion sprechen. Sollte der RME trotz der prädiktiven Hinweisreize weiter nachweisbar sein, handelt es sich offensichtlich weniger um einen spezifischen, an bestimmte Suchaufgaben adaptierten Prozess, sondern stärker um eine automatische Verarbeitung. Um diese Hypothese zu untersuchen, wird die folgende Stimuluskonfiguration entwickelt.

2.4.1 Methode

Stimuluskonfiguration

Abbildung 2.13 zeigt die im zweiten Experiment verwendete Stimulussequenz. Dabei wird die aus dem ersten Experiment bekannte Stimuluskonfiguration durch zeitlich vorangehende Hinweisreize (*location pre-cueing*) erweitert. Die Hinweisreize bestehen aus zwei kleinen Farbkreisen (Grösse 0.28°) und sind im linken und rechten unteren VF exakt dort angeordnet, wo nachfolgend die Zielstimuli lokalisiert sind. In der prädiktiven Bedingung sind die Farben der Hinweisreize (rot und grün) identisch mit den Farben der Zielstimuli (d.h. nach der

Präsentation eines roten Hinweisreizes erscheint an der gleichen Lokalisation ein rotes C). Durch die Farbauswahl der Hinweisreize ist die Lokalisation der Zielstimuli in dieser Bedingung zu 100% bekannt. In einer zweiten Bedingung (nicht-prädiktive Bedingung) sind die Farben der Hinweisreize (z.B. lila und gelb) dagegen nicht identisch mit den Farben der Zielstimuli. Mit Hilfe der Hinweisreize können die Versuchspersonen zwar vor der Präsentation des Zielstimulus auf die beiden potentiellen Ziellokalisierungen fokussieren, sie können aber nicht voraussehen, ob der Zielstimulus im linken oder rechten VF erscheint. Sowohl die Aufgabenintention (Diskrimination eines zentralen Zielstimulus) als auch die Bedingungen, die sich aus der Anordnung der umgebenden Distraktoren ergeben (zROD, nzROD, bROD und kROD), bleiben wie im ersten Experiment bestehen. Die trial-by-trial Sequenz ist randomisiert.

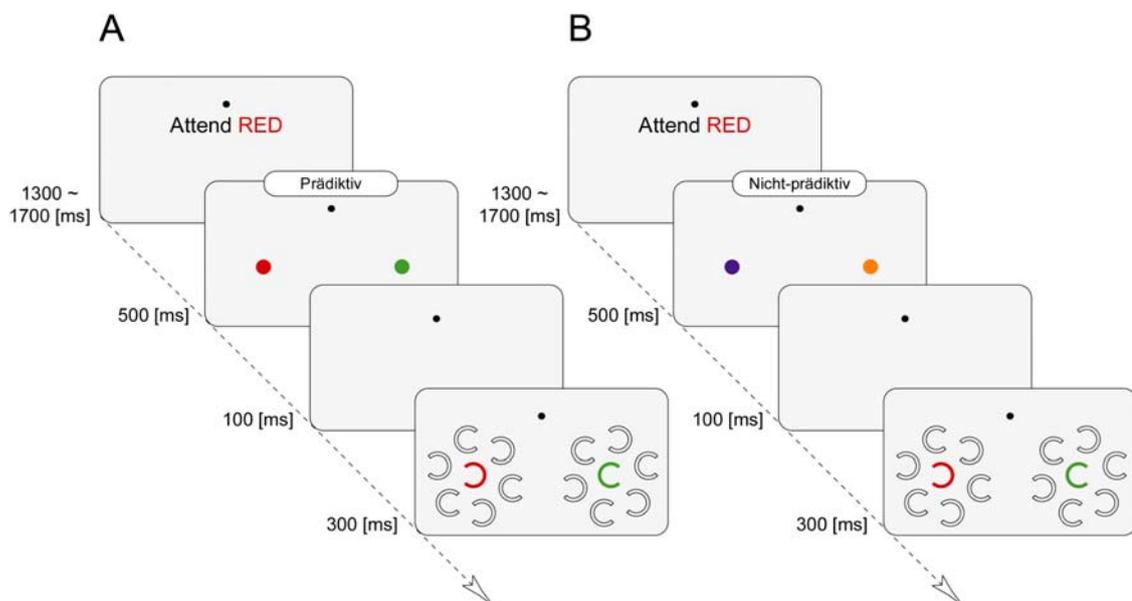


Abb. 2.13 Stimuluskonfiguration im zweiten Experiment.

Vor der Präsentation des Zielstimulus werden Hinweisreize für die Dauer von 500 ms eingeblendet. Die Farben der Hinweisreize können entweder mit den Farben der nachfolgenden Zielstimuli übereinstimmen (prädiktive Bedingung) oder nicht (nicht-prädiktive Bedingung). Vor der Stimuluspräsentation lag ein fixes SOA von 100 ms Dauer. Die ROD-Bedingungen (zROD, nzROD, bROD und kROD) treten in beiden Bedingungen gleich häufig auf.

In der prädiktiven Bedingung sind die Versuchspersonen durch die farbliche Übereinstimmung zwischen Hinweisreiz und Zielstimulus prinzipiell in der Lage, vor der eigentlichen Stimuluspräsentation ihren Aufmerksamkeitsfokus an der potentiellen Ziellokalisierung zu binden. Deshalb sollte es durch die frühe räumliche Fokussierung nicht

mehr zu einer Verarbeitung von RODs im gesamten visuellen Feld kommen. In der nicht-prädiktiven Bedingung dagegen kann die Ziellokalisierung nicht vorhergesagt werden. In dieser Bedingung sollte ein RME wie in den vorherigen Experimenten auftreten. Die Hinweisreize werden für 500 ms präsentiert, gefolgt von einem festen SOA² (*stimulus onset asynchrony*) von 100 ms Dauer. Der eigentliche Suchstimulus wird für 300 ms eingeblendet. Zwischen den einzelnen Präsentationen liegt ein variables ISI von 1300 bis 1700 ms. Jedem Probanden werden 12 Versuchsdurchgänge präsentiert, wobei die Zielfarben Rot und Grün alternierend zwischen den Durchgängen wechseln. Jeder Versuchsdurchgang besteht aus 128 Präsentationen (1536 im gesamten Experiment), was zu einer Gesamtzahl von 768 Präsentationen für die beiden experimentellen Bedingungen (prädiktiv und nicht-prädiktiv) führt und zu 192 Präsentationen verteilt auf die vier verschiedenen ROD Bedingungen.

Die Stimuli werden von einem PC-gesteuerten Videoprojektor (Sharp XG-SVIE) über eine Spiegeloptik auf einen Schirm projiziert und den Probanden in einem Abstand von 120 cm gezeigt. Die Hintergrundfarbe auf dem Schirm ist grau (8.0 cd/m^2) und enthält einen zentralen weißen Fixationspunkt. Die Probanden müssen den Punkt während des Experiments kontinuierlich fixieren und das Augenzwinkern minimieren. Das Fixationsverhalten wird über eine Infrarotkamera mit Zoomlinse kontrolliert. Zu Beginn jedes Versuchsdurchganges werden die Probanden darüber informiert, den roten oder den grünen Zielstimulus zu diskriminieren und zu entscheiden, ob der gesuchte Zielstimulus links oder rechts geöffnet ist. Die Versuchspersonen können mit der rechten Hand zwei Antworttasten drücken, um über die Orientierungsrichtung zu berichten (Öffnung links = Zeigefinger, Öffnung rechts = Mittelfinger). Für die Verhaltensdaten werden die Reaktionszeiten sowie der Anteil korrekter Antworten aufgezeichnet. Die Datenerfassung und -auswertung erfolgen identisch zum ersten Experiment.

Versuchspersonen

Am zweiten Experiment nahmen 14 Versuchspersonen teil (9 weiblich, Durchschnittsalter 23.9 Jahre, Altersspanne 18.6 – 29.7 Jahre). Alle Versuchspersonen waren Rechtshänder, hatten einen normalen oder mit Hilfe von Kontaktlinsen korrigierten Visus. Über die im vorliegenden Experiment eingesetzten nicht-invasiven Messverfahren (EEG und MEG) sowie über den experimentellen Ablauf wurden die Versuchspersonen schriftlich aufgeklärt.

Statistische Analyse

Wie im ersten Experiment werden für eine statistische Auswertung der Daten mehrfaktorielle Varianzanalysen mit Messwiederholungen (rANOVA) benutzt. Die Daten (EKP-Daten und Verhaltensdaten) werden zuerst über die rote und grüne Zielfarbe gemittelt. Für eine statistische Analyse der ROD-bezogenen Negativität werden vierfaktorielle rANOVAs –

² Zeitintervall zwischen dem Beginn zweier aufeinander folgender Reize

getrennt für die prädiktive und nicht-prädiktive Bedingung - berechnet mit den folgenden Faktoren: (1) Lokalisation des Zielstimulus im Verhältnis zur Elektrodenposition (ipsilateral, kontralateral), (2) Elektrodenposition (links, rechts), (3) Präsenz oder Fehlen von RODs kontralateral zur Elektrodenposition und (4) Präsenz oder Fehlen von RODs ipsilateral zur Elektrodenposition. Um mögliche Effekte der prädiktiven und nicht-prädiktiven Bedingung auf den RME zu testen, wird eine vierfaktorielle rANOVA mit den Faktoren (1) ROD-Bedingung (zROD, nzROD, bROD und kROD), (2) visuelles Feld (links, rechts), (3) Hinweisreiz (prädiktiv, nicht-prädiktiv) und (4) Elektrodenposition (PO7, PO8) berechnet.

Die Hinweisreiz-bezogenen Effekte werden mit Hilfe einer dreifaktoriellen rANOVA validiert: (1) Hinweisreiz (prädiktiv, nicht-prädiktiv), (2) Lokalisation des Hinweisreizes (linkes, rechtes VF) und (3) Elektrodenposition im Verhältnis zur Lokalisation des Hinweisreizes (ipsilateral, kontralateral). Auch für die Analyse der Zielstimulus-bezogenen Effekte wird eine dreifaktorielle rANOVA berechnet mit den Faktoren: (1) Hinweisreiz (prädiktiv, nicht-prädiktiv), (2) Elektrodenposition (links, rechts) und visuelles Feld des Zielreizes (kontralateral, ipsilateral). Zusätzlich werden gleitende t-Tests berechnet, um zu untersuchen, ob die Hinweisreiz-Bedingung (prädiktiv, nicht-prädiktiv) einen Einfluss auf den Beginn des Zielstimulus-bezogenen Effekts (N2pc Komponente) hat. Abschliessend werden die Verhaltensdaten (Reaktionszeiten, Anteil korrekter Antworten) getrennt für die prädiktive und nicht-prädiktive Bedingung sowie für die vier ROD-Bedingungen berechnet. Dazu wird eine vierfaktorielle rANOVA mit den Faktoren (1) Hinweisreiz (prädiktiv, nicht-prädiktiv), (2) Lokalisation des Zielreizes (linkes, rechtes VF), (3) Präsenz oder Fehlen von RODs auf der Zielseite und (4) Präsenz oder Fehlen von RODs auf der Nichtziel-Seite benutzt. Die Auswahl der Zeitintervalle sowie die Auswahl der Elektrodenpositionen für die ANOVAs sind im Ergebnisteil bei den entsprechenden Berechnungen aufgeführt.

2.4.2 Ergebnisse

ROD-bezogene Effekte

Die ROD-bezogenen Effekte sind für Zielobjekte im linken VF in Abbildung 2.14 und für Zielobjekte im rechten VF in Abbildung 2.15 dargestellt. Die Kurvenverläufe von Bedingungen mit RODs (zROD, nzROD und bROD, durchgezogene Linie) werden mit der kROD Bedingung (gestrichelte Linie) überlagert und der Kurvenverlauf bis 300 ms nach der Stimuluspräsentation dargestellt. Zusätzlich wird der EKP Kurvenverlauf aus der kROD Bedingung von den Kurvenverläufen mit RODs subtrahiert und die Verteilung der Spannungsdifferenzen topographisch dargestellt (Ansicht von dorsal zum Zeitpunkt der maximalen Ausprägung bei 175 ms, mittlere Reihen Abb. 2.14 und 2.15).

Prädiktive Bedingung. In der prädiktiven Bedingung führt die Präsenz von RODs zu einer stärkeren negativen Spannungsauslenkung im N1 Zeitbereich (ca. 180 ms) kontralateral zur ROD Lokalisation. Die zeitlichen und lokalisatorischen Eigenschaften der ROD-bezogenen Negativität sind dabei vergleichbar mit den Ergebnissen aus dem ersten Experiment. Zum Beispiel zeigt sich eine Negativierung in der rechten Hemisphäre, wenn die RODs im linken VF liegen (zROD Bedingung, Abb. 2.14a, obere Reihe). Ein vergleichbarer Effekt kommt über der linken Hemisphäre zur Darstellung, wenn beide – Zielstimulus und ROD – im rechten VF liegen (Abb. 2.14a, obere Reihe). Wenn der Zielstimulus im LVF und die RODs im RVF lokalisiert sind, zeigt sich ein ROD-bezogener Effekt über der linken Hemisphäre (Abb. 2.14a, mittlere Reihe). Entsprechendes gilt auch für die Bedingung mit RVF Zielobjekten (Abb. 2.15a, mittlere Reihe). Zusammenfassend zeigt sich die ROD-bezogene Negativität kontralateral zur Lokalisation der RODs und unabhängig zur der Lokalisation des Zielstimulus. Wenn die RODs in beiden visuellen Feldern präsentiert werden, kann die ROD-bezogene Negativität bilateral in beiden Hemisphären nachgewiesen werden (Abb. 2.15a und 2.15a, untere Reihe). Der ROD-Effekt ist am grössten über den parieto-okzipitalen Elektrodenpositionen (PO7 und PO8) und schwächt sich an benachbarten Elektrodenpositionen zunehmend ab. Es zeigt sich, dass die ROD-bezogenen Effekte relativ fokal im extrastriären, inferior-temporalen Kortex liegen.

Um die Daten der prädiktiven Bedingung statistisch zu validieren, wird eine vierfaktorielle rANOVA berechnet, die auf der mittleren Amplitude im N1 Zeitbereich (150 – 190 ms) an den Elektrodenpositionen PO7 und PO8 basiert. Die Faktoren sind (1) Lokalisation des Zielstimulus im Verhältnis zur Elektrodenposition (kontralateral, ipsilateral), (2) Elektrodenposition (links, rechts), (3) Präsenz oder Fehlen von RODs kontralateral zur Elektrodenposition und (4) Präsenz oder Fehlen von RODs ipsilateral zur Elektrodenposition. Es ist zu beachten, dass ein einzelner Zielstimulus entweder kontralateral oder ipsilateral im Verhältnis zur Elektrodenposition präsentiert wurde, die RODs aber ipsilateral, kontralateral, in beiden oder in keinem VF vorkommen können. Die Präsenz von RODs kontralateral zur Elektrodenposition zeigt einen signifikanten Effekt [$F(1,13) = 18.88, p < 0.001$], aber die Präsenz von RODs ipsilateral zur Elektrodenposition zeigte keinen Effekt [$F(1,13) = 4.66, p < 0.065$]. Dies untermauert die Interpretation, dass die ROD-bezogene Negativität kontralateral gegenüber der Lokalisation der RODs auftritt. Der Haupteffekt für die Ziellokalisation ist zwar signifikant [$F(1,13) = 7.73, p = 0.016$], aber die Interaktion zwischen der Ziellokalisation und der Präsenz oder dem Fehlen von RODs kontralateral oder ipsilateral zur Elektrodenposition ist nicht signifikant. Durch die fehlende Signifikanz kann nachgewiesen werden, dass es für die ROD-bezogenen Effekte unerheblich ist, ob der Zielstimulus im gleichen oder im kontralateralen Feld lokalisiert ist wie die RODs. Andere Haupteffekte oder Interaktionen sind nicht signifikant.

Nicht-prädiktive Bedingung. Wie für die prädiktive Bedingung dargestellt, können auch für die nicht-prädiktive Bedingung prominente ROD-bezogene Effekte kontralateral zur Lokalisation der RODs gefunden werden. Z.B. zeigt sich eine Negativierung im Zeitbereich um 170 ms über der rechten Hemisphäre, wenn der Zielstimulus und die RODs im LVF liegen (zROD Bedingung, Abb. 2.14b, obere Reihe). Ein vergleichbarer Effekt kann über der linken Hemisphäre beobachtet werden, wenn beide – Zielstimulus und RODs – im RVF liegen (zROD Bedingung, Abb. 2.15b, obere Reihe). Die Lokalisation und zeitliche Ausdehnung des ROD-Effekts in der nicht-prädiktiven Bedingung ist dabei vergleichbar mit der prädiktiven Bedingung.

Auch für die nicht-prädiktive Bedingung wird eine vierfaktorielle rANOVA berechnet. Als Grundlage dient die mittlere Amplitude im N1 Zeitbereich (150–190 ms) an den Elektrodenpositionen PO7 und PO8. Die Auswahl der Faktoren ist identisch wie für die prädiktive Bedingung beschrieben. Die Präsenz von RODs kontralateral zur Elektrodenposition zeigt einen signifikanten Effekt [$F(1,13) = 13.38, p < 0.003$], aber die Präsenz von RODs ipsilateral zur Elektrodenposition zeigt keinen Effekt [$F(1,13) = 1.28, p < 0.278$]. Der Haupteffekt für die Ziellokalisation ist zwar signifikant [$F(1,13) = 6.18, p < 0.027$], aber die Interaktion zwischen der Ziellokalisation und der Präsenz oder Fehlen von RODs kontralateral oder ipsilateral zur Elektrodenposition nicht. Keine anderen Haupteffekte oder Interaktionen sind signifikant.

Vergleich beider Bedingungen. Wenn man die Kurvenverläufe zwischen den Bildteilen A und B vergleicht (Abb. 2.14 und 2.15), finden sich prominente ROD Effekte sowohl in der prädiktiven als auch in der nicht-prädiktiven Bedingung. Die früheste EKP Modulation tritt im Zeitintervall zwischen 150 bis 190 ms auf. Um den Einfluss der prädiktiven und nicht-prädiktiven Hinweisreize auf die ROD Effekte statistisch zu untersuchen, wurde eine vierfaktorielle rANOVA durchgeführt mit einem 100 ms langen Referenzintervall vor der eigentlichen Stimuluspräsentation. Die Faktoren sind (1) ROD-Bedingung (zROD, nzROD, bROD und kROD), (2) visuelles Feld (links, rechts), (3) Hinweisreiz (prädiktiv, nicht-prädiktiv) und (4) Elektrodenposition (PO7, PO8). Die Auswahl des Zeitfensters und der Elektrodenpositionen orientiert sich an den maximalen zeitlichen und lokalisatorischen Ausprägungen der ROD Effekte. Für den Faktor ROD-Bedingung kann ein signifikanter Haupteffekt nachgewiesen werden mit [$F(1,13) = 13.68, p < 0.0001$]. Der Faktor Hinweisreiz (prädiktiv, nicht-prädiktiv) dagegen zeigt keinen signifikanten Haupteffekt [$F(1,13) = 3.16, p = 0.1$]. Weitere Haupteffekte oder Interaktionen sind nicht signifikant. Aus der fehlenden Signifikanz für den Faktor Hinweisreiz kann gefolgert werden, dass die Hinweisreiz-Bedingungen (prädiktiv, nicht-prädiktiv) selbst keinen Effekt auf den RME haben oder den RME in seiner zeitlichen Ausdehnung beeinflussen.

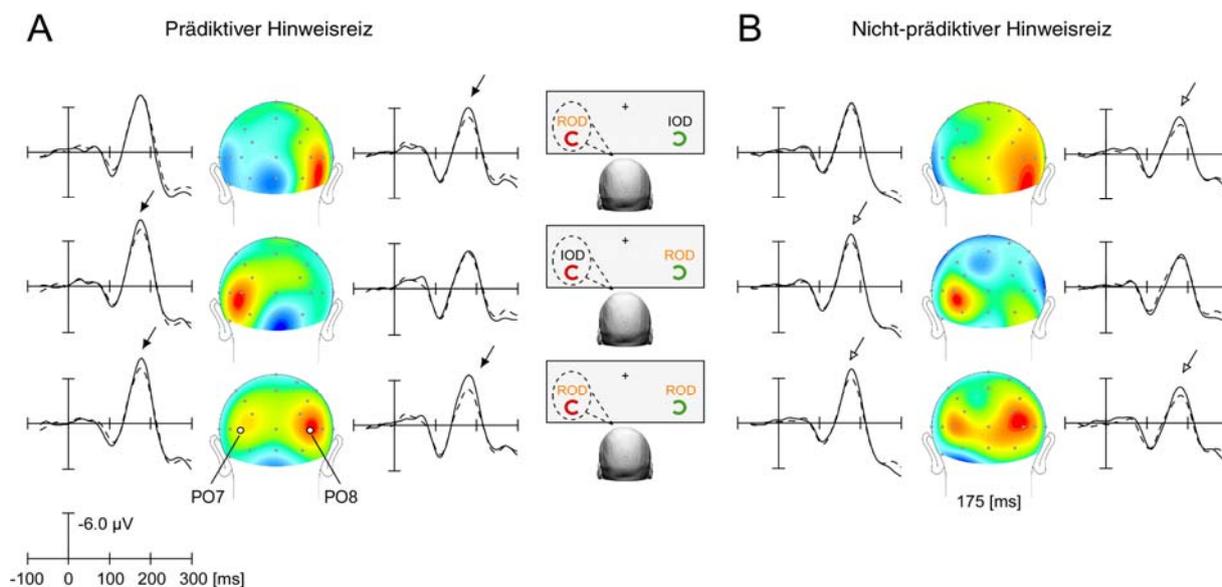


Abb. 2.14 ROD-bezogene Effekte für linke VF Ziele.

Die Kurvenverläufe sind getrennt für (A) die prädiktive und (B) die nicht-prädiktive Bedingung an den Elektrodenpositionen PO7 und PO8 dargestellt. Die Bedingungen mit RODs [zROD (oben), nzROD (Mitte) und bROD (unten), durchgezogene Linie] sind mit der kROD Bedingung (gestrichelte Linie) überlagert. Die ROD Effekte in der frühen Phase (150–190 ms) sind mit schwarzen (prädiktiv) und weissen (nicht-prädiktiv) Pfeilen gekennzeichnet. Der RME tritt kontralateral zu den RODs auf, und ist unabhängig von der Lokalisation der Zielstimuli. In der mittleren Spalte ist die Topographie der ROD-bezogenen Negativität dargestellt, negative Spannungswerte sind rot skaliert.

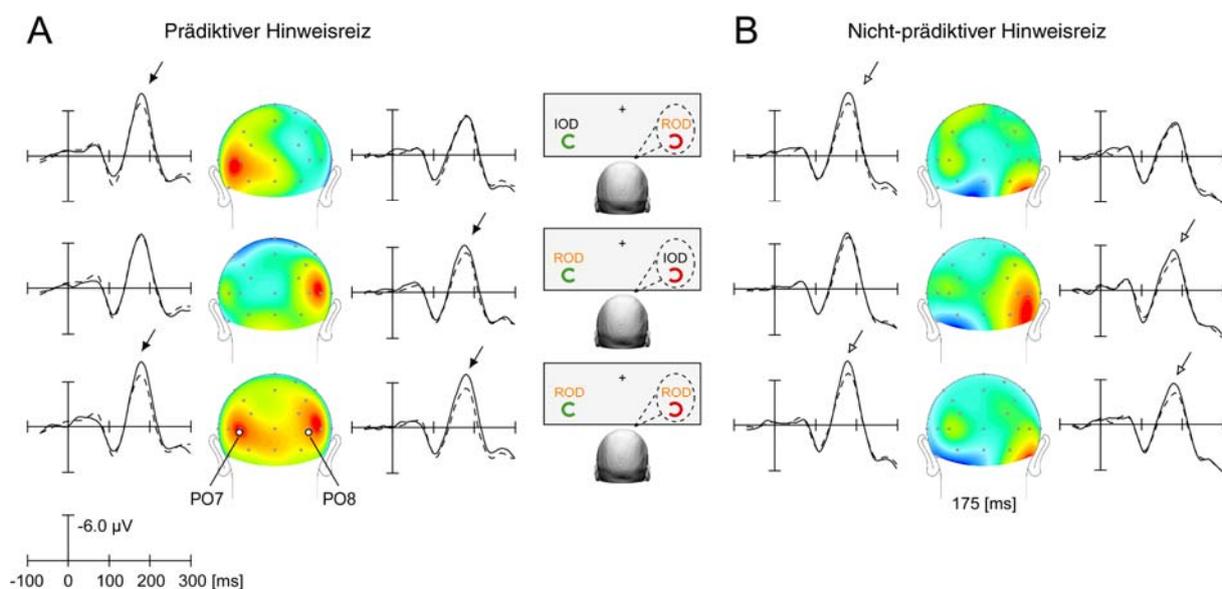


Abb. 2.15 ROD-bezogene Effekte für rechte VF Ziele.

(vgl. Abb. 2.14)

Hinweisreiz-bezogene Effekte

Die Untersuchung der Hinweisreiz-bezogenen Effekte soll Auskunft über die Effektivität der Aufmerksamkeitsorientierung geben. Hinweisreize sind ein etablierter Ansatz, um die verdeckte Lenkung des attentionalen Fokus zu analysieren. Zahlreiche EKP Studien [Harter et al., 1982; Harter & Anllo-Vento, 1991; Mangun, 1995; Hopf & Mangun, 2000] untersuchten die neuronalen Mechanismen, die mit der Präsentation von Hinweisreizen zur Lenkung der räumlichen Aufmerksamkeit zusammenhängen und beschrieben zwei Komponenten: Eine frühere Komponente tritt zwischen 200 bis 400 ms nach einem instruktiven zentralen Hinweisreiz als kontralaterale Negativierung auf mit einem Aktivitätsmaximum über dem parietalen Kortex und wird als *early directing attention negativity* (EDAN) bezeichnet. Die späte Komponente ist eine kontralaterale Positivierung mit okzipitalen Aktivitätsmaximum und wird als *late directing attention positivity* (LDAP) bezeichnet. Die LDAP reflektiert dabei in besonderem Maße ein kortikales Vorbereitungspotential für die Präsentation relevanter visueller Information. Zusammenfassend spiegeln sowohl die EDAN als auch die LDAP Komponente neuronale Korrelate für eine verdeckte Aufmerksamkeitsorientierung noch vor der eigentlichen Präsentation der Zielobjekte wieder und können im vorliegenden Experiment zur Validierung der Aufmerksamkeitsorientierung genutzt werden.

Abbildung 2.16 zeigt die Hinweisreiz-bezogenen EKP Effekte an den Elektrodenpositionen PO7 und PO8. Dazu wurden die Kurvenverläufe unter Berücksichtigung der Lokalisation des relevanten Hinweisreizes für den kontralateralen Kurvenverlauf (z.B. linke Hemisphäre, wenn die Aufmerksamkeit auf das RVF gerichtet war, gemittelt mit der rechten Hemisphäre, wenn der Aufmerksamkeitsfokus auf das LVF gerichtet war) und für den ipsilateralen Kurvenverlauf (z.B. linke Hemisphäre, wenn Aufmerksamkeit in das LVF gerichtet war, gemittelt mit der rechten Hemisphäre, wenn der Aufmerksamkeitsfokus auf das RVF gerichtet war) zusammengefasst. Die Berechnung und Darstellung der Kurvenverläufe erfolgt jeweils getrennt für die prädiktive Bedingung (Abb. 2.16a) und die nicht-prädiktive Bedingung (Abb. 2.16b). Dargestellt sind die gemittelten Daten über alle 14 Versuchspersonen.

In der prädiktiven Bedingung (Abb. 2.16a) findet sich eine kontralaterale Positivierung im Zeitintervall zwischen 280 bis 450 ms nach der Präsentation der Hinweisreize. Der Effekt einer kontralateralen Positivierung findet sich mit vergleichbarer Amplitude und Zeitintervall sowohl an den Einzelelektroden PO7 und PO8 als auch für den kollabierten Kurvenverlauf. Um die Topographie des Hinweisreiz-bezogenen Effekts darzustellen, wird zusätzlich die elektrische Feldverteilung zum Zeitpunkt der maximalen Ausprägung bei 375 ms in der Ansicht von dorsal gezeigt. Die Werte zwischen den einzelnen Elektrodenpunkten werden dabei durch ein Interpolationsverfahren bestimmt. Sowohl die zeitliche Latenz als auch die Topographie auf der Kortexoberfläche entsprechen den Eigenschaften der LDAP Komponente [Harter & Anllo-Vento, 1991; Hopf & Mangun, 2000].

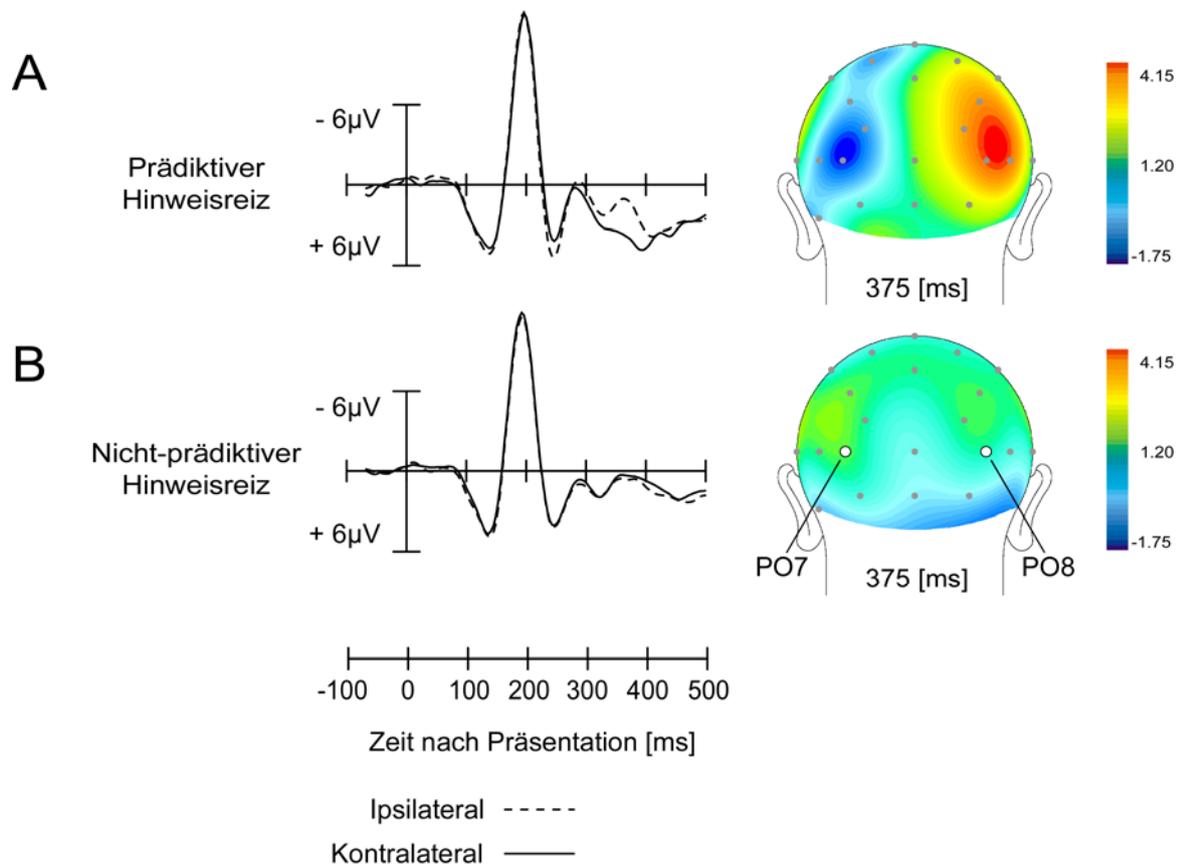


Abb. 2.16 Hinweisreiz-bezogene EKP-Effekte ($n = 14$).

Dargestellt sind die Bedingungen mit **(A)** prädiktiven Hinweisreizen und **(B)** nicht-prädiktiven Hinweisreizen. Zur Vereinfachung wurden die Kurvenverläufe an den Elektrodenpositionen PO7 und PO8 zusammengefasst. In der rechten Spalte sind die EKP Feldverteilungen in der Ansicht von dorsal dargestellt. In der prädiktiven Bedingung zeigt sich eine kontralaterale Positivierung in einem Zeitintervall zwischen 250 bis 400 ms nach der Präsentation der Hinweisreize (LDAP-Komponente).

In der nicht-prädiktiven Bedingung (Abb. 2.16b) kann ein LDAP-Effekt nicht nachgewiesen werden. Durch den direkten Vergleich der beiden Bedingungen wird deutlich, dass die Versuchspersonen die Hinweisreize in der prädiktiven Bedingung dazu benutzen, um bereits vor der eigentlichen Stimuluspräsentation ihren Aufmerksamkeitsfokus an der potentiellen Ziellokalisation zu binden. In der nicht-prädiktiven Bedingung dagegen lassen die Farben der Hinweisreize keinen Rückschluss auf die Lokalisation des Zielstimulus zu, weshalb eine Aufmerksamkeitsorientierung ausbleibt.

Für eine statistische Validierung der Hinweisreiz-bezogenen Effekte wird eine dreifaktorielle rANOVA mit den folgenden Faktoren berechnet: (1) Hinweisreiz (prädiktiv, nicht-prädiktiv), (2) Lokalisation des Hinweisreizes (linkes, rechtes VF) und (3) Elektrodenposition im Verhältnis zur Lokalisation des Hinweisreizes (ipsilateral, kontralateral). Für den Faktor Hinweisreiz (prädiktiv, nicht-prädiktiv) findet sich ein signifikanter Haupteffekt [$F(1,13) = 5.62, p = 0.0034$]. Auch für den dritten Hauptfaktor (Elektrodenposition im Verhältnis zur Lokalisation des Hinweisreizes) kann ein signifikanter Effekt nachgewiesen werden [$F(1,13) = 5.47, p = 0.036$]. Andere Haupteffekte oder Interaktionen sind nicht signifikant.

Zielstimulus-bezogene Effekte

Die durch die Zielstimuli hervorgerufenen EKP Effekte werden in Abbildung 2.17 dargestellt. Die Kurvenverläufe an den Elektrodenpositionen PO7 und PO8 werden zusammengefasst und für kontralaterale (durchgezogene Linie) und ipsilaterale (gestrichelte Linie) Ziele dargestellt. Durch die Analyse der Zielstimulus-bezogenen Effekte soll der mögliche Einfluss der Hinweisreize (prädiktiv, nicht-prädiktiv) untersucht werden. Z.B. könnte in der prädiktiven Bedingung die Diskrimination des Zielstimulus durch die Fokussierung vor der eigentlichen Stimuluspräsentation früher beginnen. Um potentielle Unterschiede unabhängig von den ROD Bedingungen (zROD, nzROD, bROD und kROD) darzustellen, werden diese ebenfalls zusammengefasst.

Die N2pc Komponente zeichnet sich durch eine negative Spannungsauslenkung im Zeitintervall zwischen 180 bis 300 ms für Zielstimuli im kontralateralen VF aus und hat ein Amplitudenmaximum über den parieto-okzipitalen Ableitungen [Luck & Hillyard, 1994a; 1994b; Luck et al., 1997a]. In der Abbildung ist der N2pc-Effekt als grau eingefärbte Fläche hervorgehoben. Es zeigt sich, dass sich weder der Beginn noch die Amplitude deutlich zwischen den beiden Bedingungen (prädiktiv, nicht-prädiktiv) unterscheiden. Rechts ist die Spannungsverteilung (Zeitpunkt der maximalen Ausprägung bei 250 ms) in der Ansicht von dorsal dargestellt. Für die statistische Analyse des N2pc Effekts wird eine dreifaktorielle rANOVA auf der Basis der mittleren Amplitude zwischen 180 und 350 ms durchgeführt. Es werden folgende Faktoren berechnet: (1) Hinweisreiz (prädiktiv, nicht-prädiktiv), (2) Elektrodenposition (links, rechts) und visuelles Feld des Zielreizes (kontralateral, ipsilateral). Bei der Analyse wird ein signifikanter Haupteffekt für das visuelle Feld des Zielreizes [$F(1,13) = 38.62, p < 0.0001$] gefunden, der die Präsenz des N2pc Effekts demonstriert. Um den Beginn der N2pc zwischen den beiden Bedingungen zu untersuchen, wurden gleitende t-Tests (3 Abtastungen, ~12 ms) berechnet. In der prädiktiven Bedingung findet sich ein signifikanter Effekt ab 220 ms [$t(13) = 9.19, p = 0.0096$], in der nicht-prädiktiven Bedingung ab 208 ms [$t(13) = 14.88, p = 0.0169$]. Ein früherer Beginn der N2pc in der prädiktiven Bedingung liegt damit nicht vor.

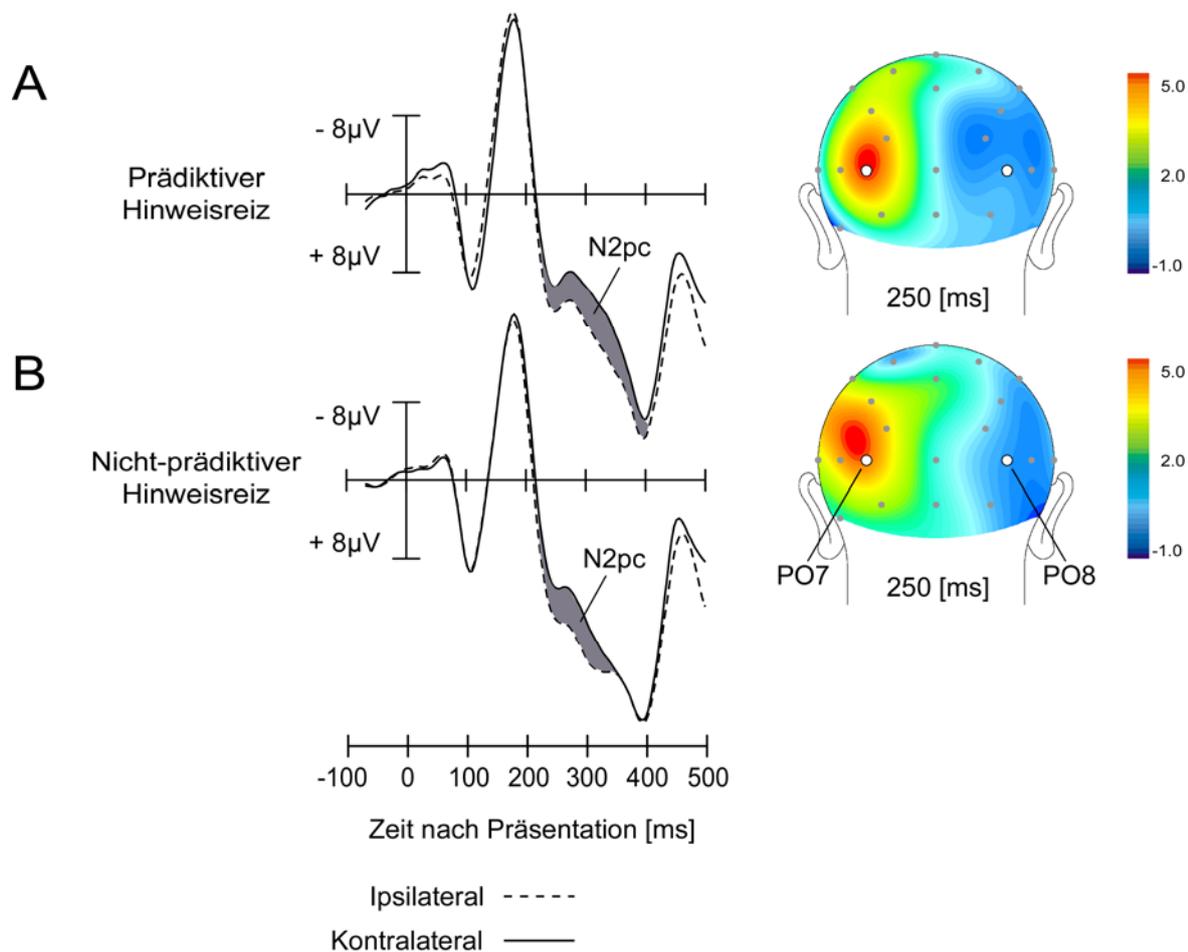


Abb. 2.17 Zielstimulus-bezogene Effekte.

Dargestellt sind die Kurvenverläufe für Zielstimuli kontralateral (durchgezogene Linie) und ipsilateral (gestrichelte Linie) zu den Elektrodenpositionen PO7 und PO8 für (A) die prädiktive und (B) die nicht-prädiktive Bedingung. Im rechten Abbildungsteil sind die N2pc Feldverteilungen in der Ansicht von dorsal zum Zeitpunkt der maximalen Ausprägung (250 ms nach der Stimuluspräsentation) dargestellt. Es zeigen sich prominente N2pc Effekte in beiden Bedingungen zwischen 200 und 300 ms (hervorgehoben durch die grauen Flächen).

Verhaltensdaten

Abbildung 2.18 zeigt die mittleren Reaktionszeiten sowie den Anteil korrekter Antworten, jeweils getrennt für die vier verschiedenen ROD-Bedingungen. Die dunkelgrauen Balken zeigen die Ergebnisse für die prädiktive Bedingung; die hellgrauen Balken die Ergebnisse für die nicht-prädiktive Bedingung. Zur Vereinfachung werden die Daten für das linke und rechte visuelle Feld zusammengefasst. Die Reaktionszeiten sind schneller bei der prädiktiven

gegenüber der nicht-prädiktiven Bedingung. Tendentiell scheinen die Reaktionszeiten etwas langsamer zu sein, wenn relevante Orientierungs-Distraktoren auf der Zielseite (zROD) oder bilateral (bROD) präsentiert werden. Im Vergleich dazu sind die Reaktionszeiten tendenziell schneller, wenn die RODs auf der kontralateralen Seite (nzROD) oder in keinem visuellen Feld (kROD) lokalisiert sind.

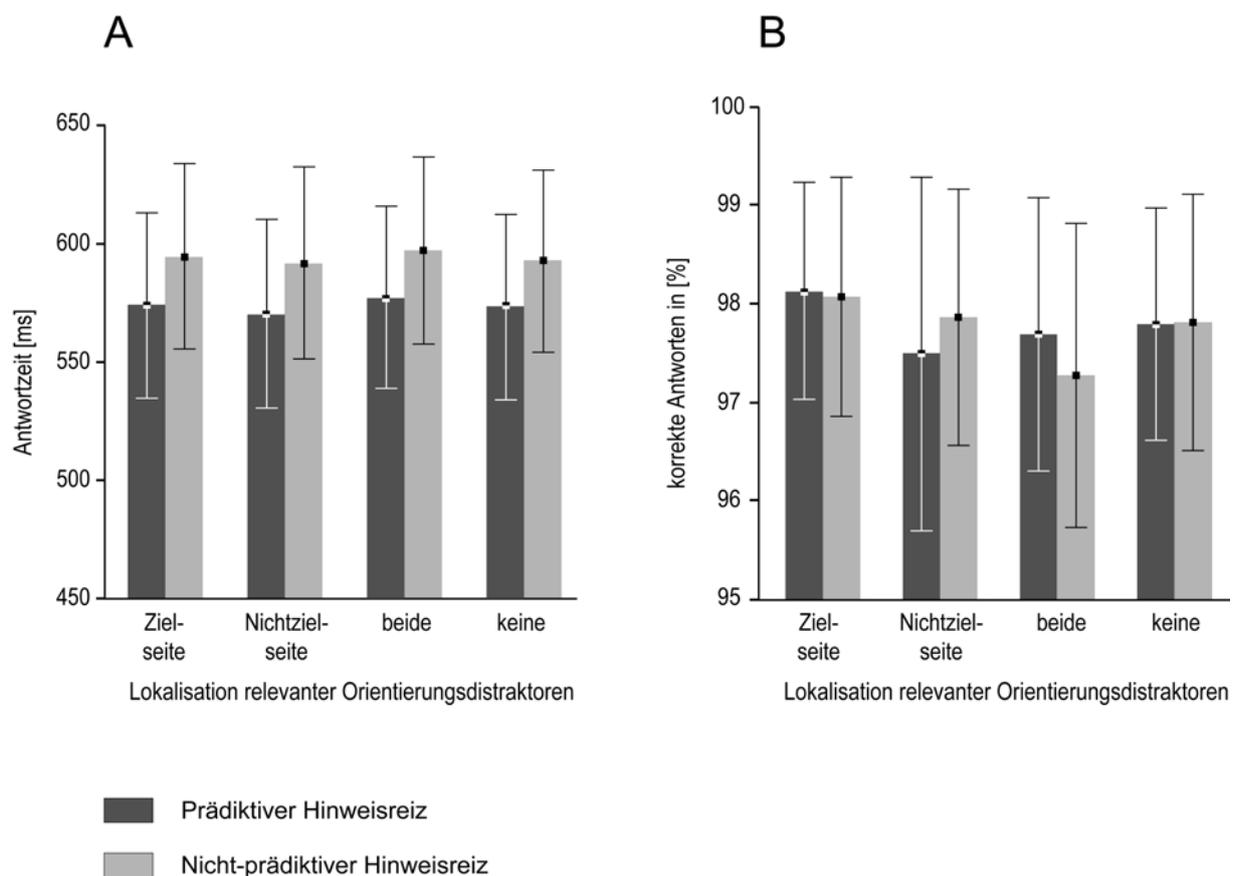


Abb. 2.18 Verhaltensdaten im zweiten Experiment.

Dargestellt sind (A) die Reaktionszeiten in Millisekunden und (B) der Anteil korrekter Antworten in Prozent für die prädiktive (dunkelgrau) und nicht-prädiktive (hellgrau) Bedingung. Die Fehlerbalken zeigen das 95% Konfidenzintervall des Mittelwerts an.

Zur statistischen Validierung der Reaktionszeit wurde eine vierfaktorielle rANOVA berechnet mit den Faktoren (1) Hinweisreize (prädiktiv, nicht-prädiktiv), (2) VF-Zielseite (LVF, RVF), (3) Präsenz oder Fehlen von RODs auf der Zielseite und (4) Präsenz oder Fehlen von RODs auf der Nicht-Zielseite. Diese Analyse zeigt einen signifikanten Haupteffekt für die Hinweisreize [$F(1,13) = 64.28$; $p < 0.001$]. Die Präsenz oder das Fehlen von RODs auf der Zielseite zeigt mit [$F(1,13) = 4.155$; $p < 0.06$] nur einen Trend. Kein signifikanter Effekt findet sich für die VF-Zielseite, ebenfalls ist keine Interaktion zwischen den vier Faktoren

signifikant. Der Anteil korrekter Antworten ist nicht signifikant für den Faktor Hinweisreiz [$F < 1$] mit 97.78 % korrekten Antworten in der prädiktiven gegenüber 97.75 % korrekten Antworten in der nicht-prädiktiven Bedingung. Die Präsenz oder Fehlen von RODs auf der Zielseite oder der Nichtziel-Seite zeigt ebenfalls keinen signifikanten Effekt für den Anteil korrekter Antworten.

2.4.3 Diskussion

Im zweiten Experiment wurden die Eigenschaften des RME mit Hilfe lokalisatorischer Hinweisreize vor der eigentlichen Stimuluspräsentation näher untersucht: Der Nachweis einer robusten LDAP Komponente macht deutlich, dass die Hinweisreize in der prädiktiven Bedingung aktiv zur Lenkung der räumlichen Aufmerksamkeit benutzt wurden [Harter et al., 1989; Hopf & Mangun, 2000]. Obwohl damit eigentlich die Notwendigkeit einer globalen eigenschaftsbasierten Selektion entfallen sollte und eine lokalisationsbasierte Verarbeitungsstrategie scheinbar effizienter wäre, konnte ein RME weiterhin nachgewiesen werden. Dieser zunächst überraschende Befund legt nahe, dass es sich beim RME offensichtlich weniger um einen spezifischen, an die jeweilige Suchaufgabe adaptierten Verarbeitungsschritt handelt, sondern stärker um einen automatischen Selektionsprozess. Allerdings steht diese Interpretation im Widerspruch zu Studien, die zeigten, dass merkmalsbasierte Selektionseffekte durch lokalisatorische Hinweisreize eliminiert werden können [z.B. Hillyard & Münte, 1984].

2.5 Der Einfluss unterschiedlicher Diskriminationszeiten auf den RME

Die Ergebnisse des zweiten Experiments stehen im Widerspruch zu anderen Arbeiten, die das Verhältnis zwischen der lokalisations- und der merkmalsbasierten Aufmerksamkeit untersucht haben. Hillyard & Münte [1984] z.B. konnten zeigen, dass die merkmalsbasierte Selektion durch lokalisatorische Hinweisreize eliminiert werden kann bzw. die Merkmalsselektion erst nach der Lokalisation eines potentiellen Zielstimulus auftritt (Modell der hierarchischen Selektion). Ein Grund für diese widersprüchlichen Ergebnisse liegt offenbar darin, dass der RME stark von der Art der Stimulusverarbeitung abhängt: Während Hillyard & Münte in ihren Experimenten eine sehr kurze Präsentationszeit von nur 32 ms benutzten, wurden die Zielstimuli im vorherigen Experiment für die Dauer von 300 ms präsentiert. Mit dem dritten Experiment soll nun überprüft werden, inwieweit diese unterschiedlichen Diskriminationszeiten der Grund für die Diskrepanz sein können. Deshalb wird im nachfolgenden Experiment die Diskriminationszeit des relevanten Merkmals durch einen Maskierungseffekt verkürzt. Nach der Maskierung ist es für die Versuchspersonen nicht mehr möglich, den Zielstimulus eindeutig zu diskriminieren.

2.5.1 Methode

Das dritte Experiment wurde am Department of Psychology (Prof. S. Luck) der Universität von Iowa, USA, durchgeführt und ist weitgehend identisch mit dem vorherigen Experiment. Es wird jedoch eine Bedingung eingeführt, bei der das relevante Merkmal innerhalb des Zielstimulus durch einen Maskierungseffekt aufgehoben wird: In der Bedingung mit kurzer Diskriminationszeit wird der Zielstimulus zunächst für 125 ms eingeblendet, bis eine zusätzliche, zweite Öffnung gegenüber der ursprünglichen Öffnung erscheint und die C-förmige Struktur in zwei einzelne Segmente unterteilt. Nach der Maskierung kann der Zielstimulus nicht mehr eindeutig diskriminiert werden (rechts oder links geöffnet). Die Segmente werden für 175 ms eingeblendet, so dass sich insgesamt eine Präsentationsdauer von 300 ms ergibt. In der Bedingung mit langer Diskriminationszeit dagegen wird der Zielstimulus konstant für 300 ms präsentiert, diese Bedingung ist vergleichbar zur prädiktiven Bedingung im zweiten Experiment. Der oben formulierten Hypothese folgend sollte in der Bedingung mit kurzer Diskriminationszeit der RME nicht mehr oder nur noch fokal an der attendierten Lokalisation auftreten. Die Farben der Hinweisreize sind im vorliegenden Experiment immer prädiktiv.

Versuchspersonen

An diesem Experiment nahmen 15 Versuchspersonen teil (10 weiblich, Durchschnittsalter 21.1 Jahre, Altersspanne 18.3 – 27.2 Jahre). Alle Probanden waren Rechtshänder, hatten einen normalen oder mit Hilfe von Kontaktlinsen korrigierten Visus und ein normales Farbsehen. Die Probanden wurden gemäß den Bestimmungen der Universität von Iowa über die EEG-Ableitung sowie über den experimentellen Ablauf schriftlich aufgeklärt.

Stimuluskonfiguration

Die Stimuluskonfiguration und Präsentationsbedingungen sind insgesamt vergleichbar mit denen des zweiten Experiments. Einzig der Präsentationsabstand beträgt jetzt 100 cm (MEG Labor Magdeburg 120 cm). Um das Grössenverhältnis zu wahren, werden die visuellen Stimuli entsprechend skaliert. Der Hintergrund des Bildschirms ist grau (8.0 cd/m^2) mit einem kontinuierlich sichtbaren Fixationspunkt im Zentrum. Die Stimuluskonfiguration ist in Abbildung 2.19 dargestellt. Die Hinweisreize bestehen aus einem Paar roter und grüner Kreise (Durchmesser 0.28°) und sind im linken und rechten unteren VF lokalisiert, jeweils im Zentrum der Stimulusgruppen. Die Hinweisreize sind immer prädiktiv, d.h. der rote Kreis ist immer dort lokalisiert, wo nachfolgend der rote Zielstimulus präsentiert wird. Die ROD-Bedingungen (zROD, nzROD, bROD und kROD) sind identisch zum ersten Experiment. Für die Präsentation wird eine trial-by-trial Randomisierung generiert, die für die Versuchspersonen nicht vorhersehbar ist.

Präsentationsablauf

Zu Beginn jedes Versuchsdurchganges werden die Probanden informiert entweder den roten oder den grünen Zielstimulus zu attendieren und dessen Orientierungsrichtung (rechts/links gedrehte Öffnungen) zu bestimmen. Die Antworten werden mit Hilfe von zwei Joysticks in der linken und rechten Hand registriert (Öffnung links = linker Daumen; Öffnung rechts = rechter Daumen). Gemessen werden die Reaktionszeit sowie der Anteil korrekter Antworten.

Abbildung 2.19 zeigt die Stimulussequenz des dritten Experiments. Die Hinweisreize werden für die Dauer von 500 ms präsentiert, gefolgt von einem festen SOA von 100 ms. In der Bedingung mit kurzer Diskriminationszeit (Abb. 2.19a) wird der Suchstimulus zunächst 125 ms eingeblendet. Danach wird eine zweite Öffnung in den Zielstimulus eingefügt (Maskierungseffekt) und die verbleibenden Kreissegmente für weitere 175 ms gezeigt. In der Bedingung mit langer Diskriminationszeit dagegen wird der Zielstimulus ohne Maskierung für 300 ms gezeigt (Abb. 2.19b). Die umgebenden Distraktoren bleiben in beiden Bedingungen für 300 ms sichtbar und werden während der gesamten Präsentationsdauer nicht verändert. Ein variables ISI von 1600–2000 ms liegt zwischen den einzelnen Präsentationen. Den Versuchspersonen wurden jeweils sechs Durchgänge mit kurzer und sechs Durchgänge mit langer Diskriminationszeit gezeigt. Die Zielfarben (Rot oder Grün) wechseln alternierend

zwischen den einzelnen Durchgängen. Jeder Durchgang enthält 128 Präsentationen (insgesamt 1536), verteilt auf 192 Präsentationen pro Diskriminationszeit- und ROD-Bedingung (zROD, nzROD, bROD und kROD).

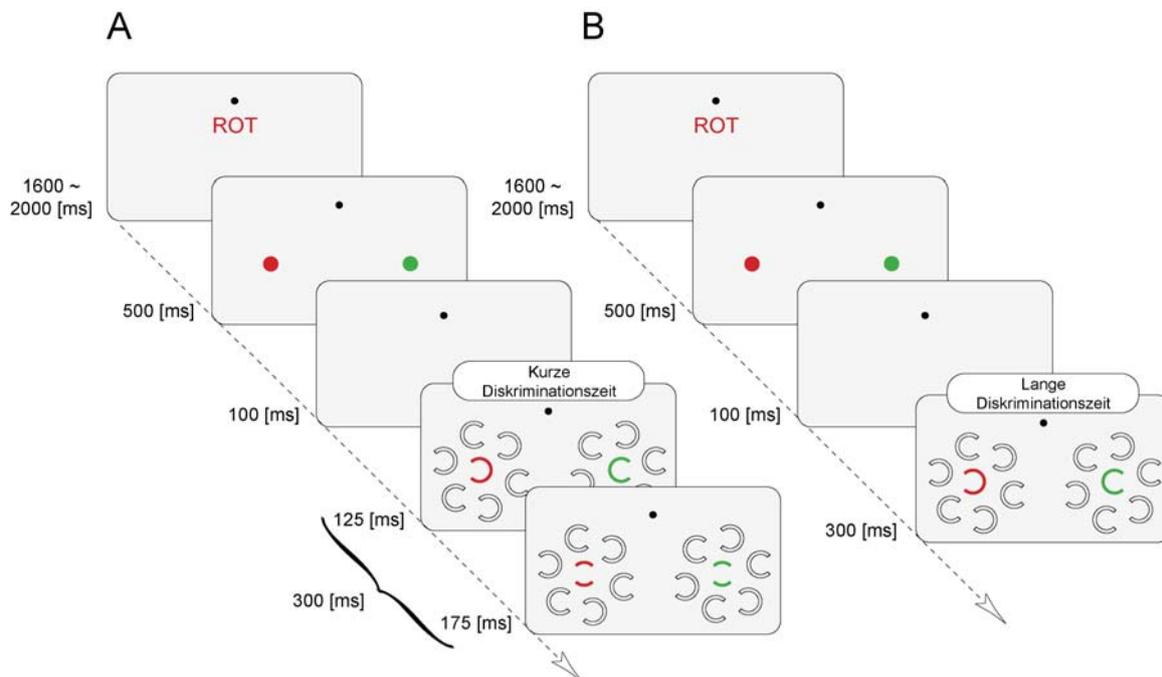


Abb. 2.19 Stimulussequenz im dritten Experiment.

In der Bedingung mit kurzer Diskriminationszeit (A) wird der Zielstimulus für 125 ms präsentiert, bis eine zusätzliche Öffnung in die C-förmige Struktur eingefügt wird (Dauer 175 ms). In der Bedingung mit langer Diskriminationszeit (B) dagegen wird der Zielstimulus für insgesamt 300 ms präsentiert. Die Farben der Hinweisreize sind immer prädiktiv. Die ROD-Bedingungen sind identisch zu den Vorexperimenten.

Datenerfassung und -verarbeitung

Aufgrund der leicht modifizierten Ableitebedingungen an der Universität von Iowa sollen die technischen Details der Datenerfassung und -verarbeitung kurz zusammengefasst werden. Das EEG wurde mit Hilfe von Zinn-Elektroden in einer elastischen Haube (Electrocap International) abgeleitet mit einer Auswahl von Elektrodenpositionen aus dem 10/20 System (F3, F4, C3, C4, P3, P4, T3, T4, T5, T6, O1 und O2). Zusätzlich wurde von zwei nicht-standardisierten Positionen abgeleitet: OL (in der Mitte zwischen O1 und T5) und OR (in der Mitte zwischen O2 und T6). Diese Elektrodenpositionen wurden zusammen mit dem linken Mastoid gegenüber dem rechten Mastoid als Referenzpunkt abgeleitet. Die Signale wurden offline re-referenziert gegenüber den Mittelwerten des linken und rechten Mastoids. Für das horizontale Elektrokulogramm (EOG) wurde die Spannung zwischen zwei Elektroden

gemessen, die 1 cm lateral vom temporalen Augenwinkel plaziert wurden. Das vertikale EOG wurde von einer Elektrode unterhalb des linken Auges gemessen. Damit konnten die Lidbewegungen sowie vertikale Augenbewegungen registriert werden. Die Rohsignale des EEG und des EOG wurden durch einen Verstärker (SA Instrumentation) mit einem Faktor von 20.000 multipliziert und mit einem Bandpass von 0,01–80 Hz gefiltert. Die verstärkten Signale wurden mit einer Abtastrate von 250 Hz digitalisiert und offline gemittelt. Okuläre Artefakte wurden durch eine Schwellenwertfunktion von der Mittelung eliminiert. Zusätzlich wurden die Epochenverläufe jedes einzelnen Probanden individuell durchgesehen um auszuschliessen, dass neben den artefaktbehafteten Epochen eine grössere Anzahl artefaktfreier Epochen von der Mittelung ausgeschlossen wurde. Aufgrund des begrenzten Signal-Rausch-Verhältnisses der EOG Ableitungen konnten Epochen mit sehr kleinen Augenbewegungen nicht sicher detektiert werden und wurden bei einer manuellen Durchsicht entfernt. Insgesamt führte dies zu einer Artefaktzahl von 14.4% in der Bedingung mit langer Diskriminationszeit (Maximum bei einer Versuchsperson 26.2%) und zu 14.7% Artefakten in der Bedingung mit kurzer Diskriminationszeit (Maximum bei einer Versuchsperson 26.7%).

Statistische Analyse

Für die ROD-bezogenen Effekte wurden getrennte vierfaktorielle rANOVAs für die Bedingung mit kurzer und langer Diskriminationszeit durchgeführt. Die Faktoren waren (1) Lokalisation des Zielstimulus relativ zur Elektrodenposition (kontralateral, ipsilateral), (2) Elektrodenposition (links, rechts), (3) Präsenz oder Fehlen von RODs kontralateral zur Elektrodenposition sowie (4) Präsenz oder Fehlen von RODs ipsilateral zur Elektrodenposition. Auch für den Vergleich zwischen den Diskriminationszeit-Bedingungen wurde eine vierfaktorielle rANOVA mit den Faktoren (1) ROD-Bedingung (zROD, nzROD, bROD und kROD), (2) visuelles Feld (links, rechts), (3) Diskriminationszeit (kurz, lang) und (4) Elektrodenposition (OL, OR) durchgeführt. Die statistische Auswertung der Hinweisreiz- und Zielstimulus-bezogenen Effekte wurde wie im zweiten Experiment durchgeführt. Entsprechendes gilt für die Untersuchung der Verhaltensdaten.

2.5.2 Ergebnisse

ROD-bezogene Effekte

Die EKP Antworten werden für Zielstimuli im linken VF in Abbildung 2.20 und für Zielstimuli im rechten VF in Abbildung 2.21 dargestellt. Die Kurvenverläufe aus den Bedingungen mit ROD (zROD, nzROD und bROD, durchgezogene Linie) werden mit der kROD Bedingung (gestrichelte Linie) überlagert und in einem Zeitintervall bis 300 ms nach der Stimuluspräsentation dargestellt.

Bedingung mit langer Diskriminationszeit. Wie im ersten Experiment findet sich in dieser Bedingung ein prominenter RME kontralateral zur Lokalisation der RODs ab 140 ms nach der Stimuluspräsentation. Der RME ist jeweils mit schwarzen Pfeilen in Abbildung 2.20 und 2.21 markiert. Die Präsentation von RODs und Zielstimulus im linken VF (zROD Bedingung) führt zu einer stärkeren negativen Spannungsauslenkung ab 140 ms über der rechten Hemisphäre im Verhältnis zur kROD Bedingung (Abb. 2.20, obere Reihe, links). Vergleichbare Effekte können auch über der linken Hemisphäre gefunden werden, wenn RODs und Zielstimulus im rechten VF liegen (Abb. 2.21, obere Reihe, links). Wenn der Zielstimulus dagegen im linken und die RODs im rechten VF liegen, tritt die ROD-bezogene Negativität über der linken Hemisphäre auf (Abb. 2.20, mittlere Reihe, links). Ein vergleichbares Muster zeigt sich auch, wenn der Zielstimulus im rechten und die RODs im linken VF liegen: Die ROD-bezogene Negativität lässt sich über der rechten Hemisphäre nachweisen (Abb. 2.21, mittlere Reihe, links). Zusammenfassend können die Ergebnisse aus dem ersten Experiment repliziert werden. Die ROD-bezogene Negativität tritt streng kontralateral gegenüber der ROD Lokalisation auf und ist unabhängig von der Lokalisation des Zielstimulus. Wenn die RODs in beiden visuellen Feldern präsentiert werden, tritt die ROD-bezogene Negativität in beiden Hemisphären auf (Abb. 2.20 und 2.21, untere Reihe, links). Dieser Effekt ist am grössten an den okzipito-lateralen Elektrodenpositionen (OL und OR) und nimmt an benachbarten Elektrodenpositionen deutlich ab.

Um die Ergebnisse aus der Bedingung mit langer Diskriminationszeit statistisch zu validieren, wird eine vierfaktorielle rANOVA mit den mittleren Amplituden aus dem Zeitintervall zwischen 150–190 ms an den Elektrodenpositionen OL und OR durchgeführt. Die Faktoren sind (1) Lokalisation des Zielstimulus relativ zur Elektrodenposition (kontralateral, ipsilateral), (2) Elektrodenposition (links, rechts), (3) Präsenz oder Fehlen von RODs kontralateral zur Elektrodenposition sowie (4) Präsenz oder Fehlen von RODs ipsilateral zur Elektrodenposition. Die Präsenz oder Fehlen von RODs kontralateral zur Elektrodenposition führt zu einem signifikanten Haupteffekt mit $[F(1,14) = 36.14, p < 0.001]$, aber die Präsenz oder Fehlen von RODs ipsilateral zur Elektrodenposition ist nicht signifikant $[F(1,14) = 3.55, p < 0.12]$. Der Faktor Lokalisation des Zielstimulus relativ zur Elektrodenposition ist signifikant mit $[F(1,14) = 6.32, p < 0.025]$, aber die Interaktion zwischen der Lokalisation des Zielstimulus relativ zur Elektrodenposition und der Präsenz oder Fehlen von RODs kontralateral oder ipsilateral zur Elektrodenposition ist nicht signifikant. Keine anderen Effekte oder Interaktionen sind signifikant.

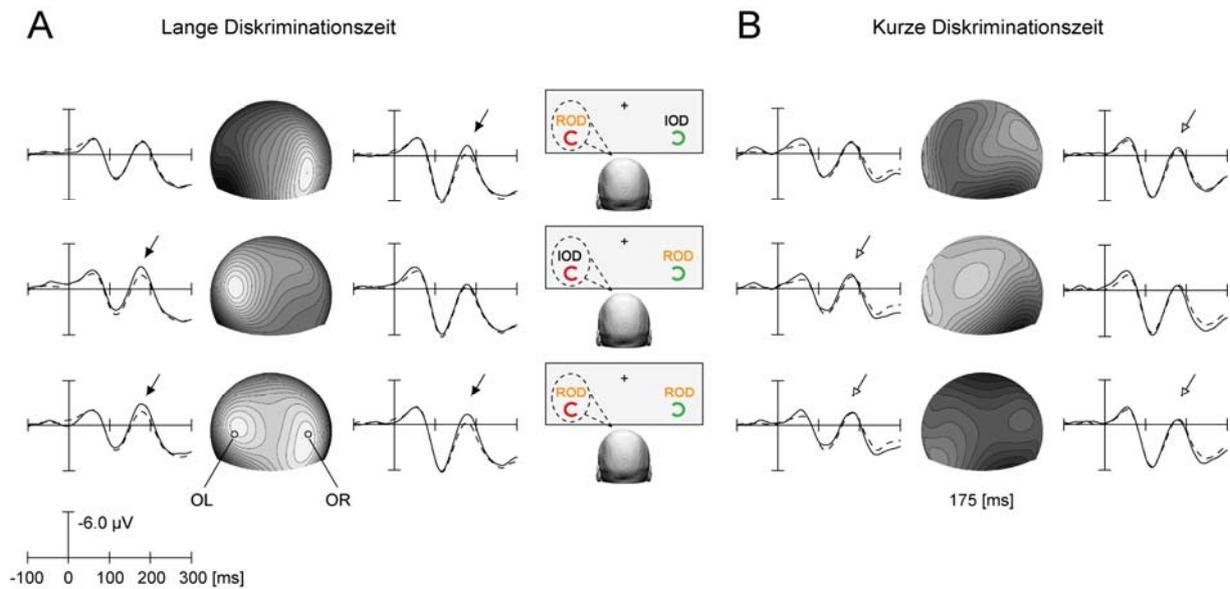


Abb. 2.20 ROD-bezogene Effekte für linke VF Ziele.

Die Kurvenverläufe sind getrennt für die Bedingungen mit langer und kurzer Diskriminationszeit an den Elektrodenpositionen OL und OR dargestellt. Die ROD Bedingungen [zROD (oben), nzROD (Mitte) und bROD (unten), durchgezogene Linie] sind mit der kROD Bedingung (gestrichelte Linie) überlagert. In der Bedingung mit langer Diskriminationszeit sind die ROD Effekte in der frühen Phase (140–190 ms) mit schwarzen Pfeilen gekennzeichnet. Der RME korrespondiert mit der Lokalisation der RODs, und ist unabhängig von der Lokalisation der Zielstimuli. In der Bedingung mit kurzer Diskriminationszeit weisen die weissen Pfeile auf das Fehlen der ROD-bezogenen Effekte hin. In der mittleren Spalte ist die Topographie der ROD-bezogenen Negativität dargestellt, negative Spannungswerte sind weiss skaliert.

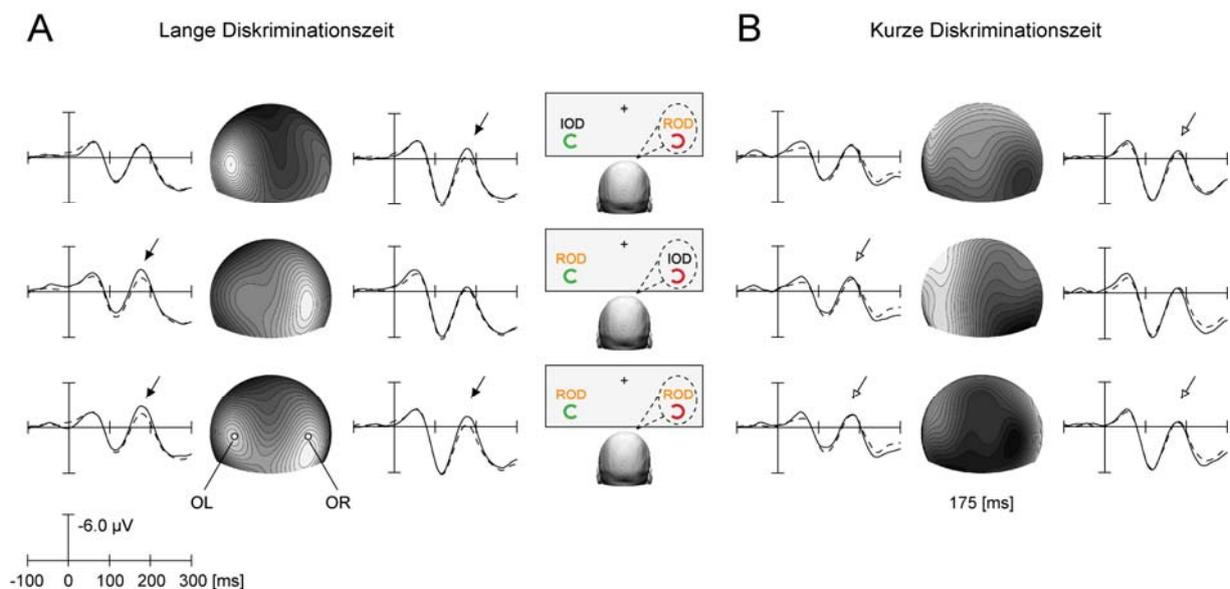


Abb. 2.21 ROD-bezogene Effekte für rechte VF Ziele (vgl. Abb. 2.20).

Bedingung mit kurzer Diskriminationszeit. In dieser Bedingung lässt sich kein RME nachweisen. Auf der rechten Seite der Abbildungen 2.20 und 2.21 deuten die weissen Pfeile auf die Stellen, an denen die ROD-bezogene Negativität auftreten müsste: Es zeigen sich allerdings nur sehr kleine Differenzen bzw. überhaupt keine Unterschiede zwischen den Bedingungen mit ROD (zROD, nzROD und bROD, durchgezogene Linie) und der kROD Bedingung (gestrichelte Linie). Besonders deutlich wird das Fehlen der ROD-bezogenen Negativität in der bROD Bedingung (Abb. 2.20 und 2.21, untere Reihe, rechts). Die Daten werden vergleichbar zur ersten Bedingung analysiert und mit einer vierfaktoriellen rANOVA statistisch untersucht. Es findet sich weder für einen Haupteffekt noch für eine Interaktion ein signifikanter Unterschied.

Vergleich beider Bedingungen. Ein direkter Vergleich zwischen den Kurvenverläufen in Abbildung 2.20 und 2.21 zeigt deutlich, dass die RODs zu einer robusten Modulation der EKP Antworten in der Bedingung mit langer Diskriminationszeit führen. Bei der Bedingung mit kurzer Diskriminationszeit dagegen zeigen sich nur sehr kleine bzw. keine ROD-bezogenen Effekte. Um diesen Unterschied auch statistisch zu untersuchen, wird eine vierfaktorielle rANOVA im Zeitintervall zwischen 150 und 190 ms mit einem 100 ms langen Referenzintervall vor der eigentlichen Stimuluspräsentation durchgeführt. Die Faktoren sind (1) ROD-Bedingung (zROD, nzROD, bROD und kROD), (2) visuelles Feld (links, rechts), (3) Diskriminationszeit (kurz, lang) und (4) Elektrodenposition (OL, OR). Die Auswahl des Zeitfensters und der Elektrodenpositionen richtete sich nach den maximalen zeitlichen und lokalisatorischen Ausprägungen der ROD-bezogenen Effekte.

Für die ROD-Bedingung zeigt sich ein signifikanter Haupteffekt mit $[F(1,14) = 4.21, p < 0.0108]$. Der Hauptfaktor ‚Diskriminationszeit‘ erreicht kein signifikantes Niveau, aber die Interaktion ‚ROD-Bedingung‘ und ‚Diskriminationszeit‘ ist signifikant $[F(1,14) = 12.02, p < 0.0001]$. Der Nachweis eines ROD-Effekts ist damit abhängig von der Diskriminationszeit-Bedingung. Weitere Haupteffekte oder Interaktionen sind nicht signifikant.

Hinweisreiz-bezogene Effekte

Die Hinweisreiz-bezogenen Effekte werden an den okzipito-lateralen Elektrodenpositionen OL und OR in Abbildung 2.22 dargestellt. Die Effekte werden wie in den Vorexperimenten für das rechte und linke VF zusammengefasst. Sowohl in der Bedingung mit kurzer als auch mit langer Diskriminationszeit findet sich eine kontralaterale relative Positivierung mit einem Aktivitätsmaximum über dem okzipitalen Kortex zwischen 250 und 400 ms. Diese Komponente entspricht in ihrer zeitlichen Latenz und Feldverteilung der LDAP Komponente. Die Amplitude des LDAP Effekts ist in beiden Bedingungen identisch und zeigt, dass die Versuchspersonen die prädiktiven Hinweisreize dazu benutzt haben, um eine räumliche Antizipation auf die potentielle Ziellokalisierung durchzuführen.

Für eine statistische Untersuchung wurde eine dreifaktorielle rANOVA mit den Faktoren (1) Diskriminationszeit (kurz, lang), (2) Lokalisation des Hinweisreizes (linkes, rechtes VF), und (3) Elektrodenposition im Verhältnis zur Lokalisation des Hinweisreizes (ipsilateral, kontralateral) durchgeführt. Die kontralaterale Positivierung zwischen 250 und 400 ms ergibt für den Faktor ‚Elektrodenposition im Verhältnis zur Lokalisation des Hinweisreizes‘ einen signifikanten Haupteffekt mit $[F(1,14) = 5.79, p < 0.034]$. Weitere Haupteffekte oder Interaktionen sind nicht signifikant. Dieses Ergebnis passt gut zum visuellen Eindruck aus Abbildung 2.22, wonach in beiden Bedingungen prominente LDAP Effekte auftreten.

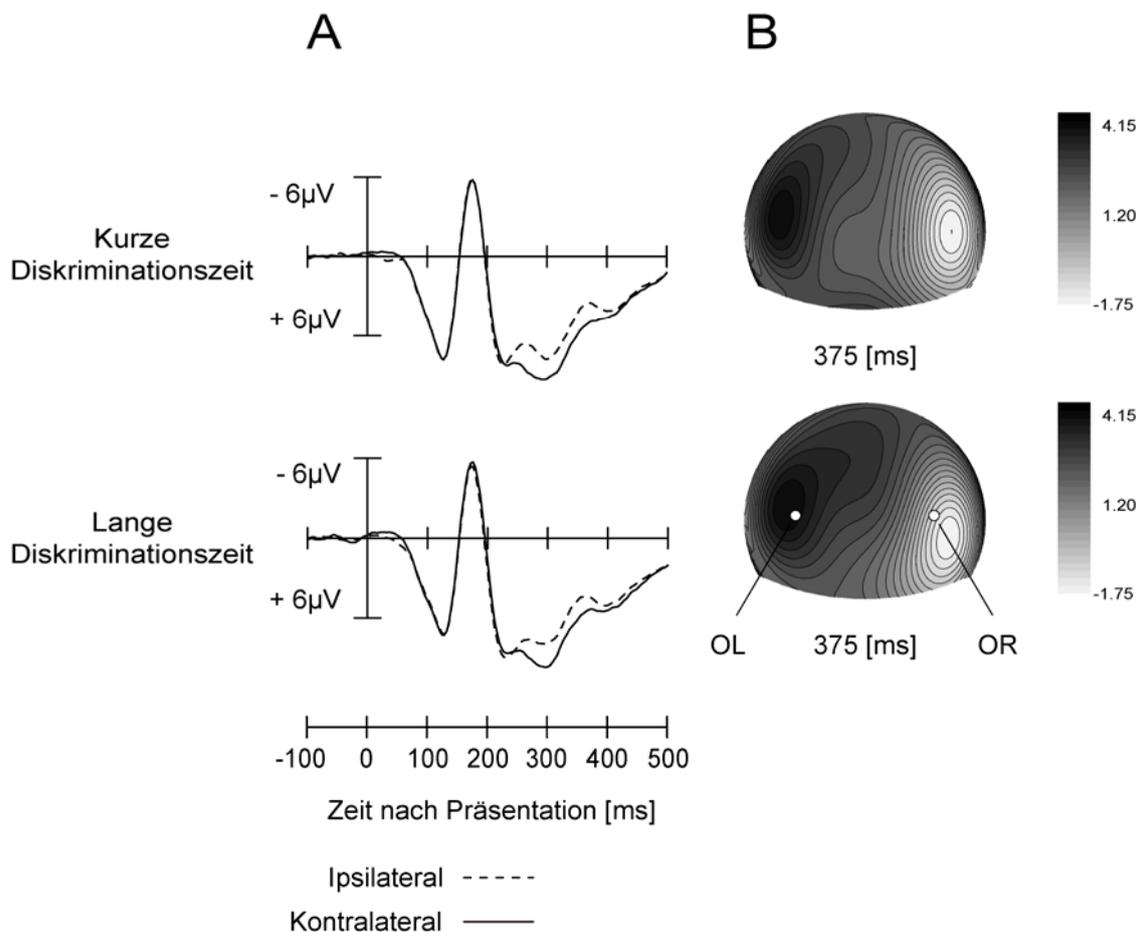


Abb. 2.22 Hinweisreiz-bezogene Effekte.

In den Bedingungen mit kurzer und langer Diskriminationszeit zeigt sich eine kontralaterale relative Positivierung im Zeitintervall zwischen 250 und 400 ms an den Elektrodenpositionen OL und OR. Die Kurvenverläufe entsprechen der LDAP Komponente und zeigen, dass die Versuchspersonen die Hinweisreize benutzen, um eine räumliche Antizipation auf die potentielle Ziellokalisation durchzuführen.

Zielstimulus-bezogene Effekte

Die durch die Zielobjekte hervorgerufene EKP Modulationen ist in Abbildung 2.23 abgebildet: Die Kurvenverläufe an den Elektrodenpositionen OL und OR wurden zusammengefasst und für kontralaterale (durchgezogene Linie) und ipsilaterale (gestrichelte Linie) Ziele dargestellt. Durch die Analyse der Zielstimulus-bezogenen Effekte soll der mögliche Einfluss der Diskriminationszeit untersucht werden. Um potentielle Unterschiede unabhängig von den ROD Bedingungen (zROD, nzROD, bROD und kROD) untersuchen zu können, wurden diese ebenfalls zusammengefasst.

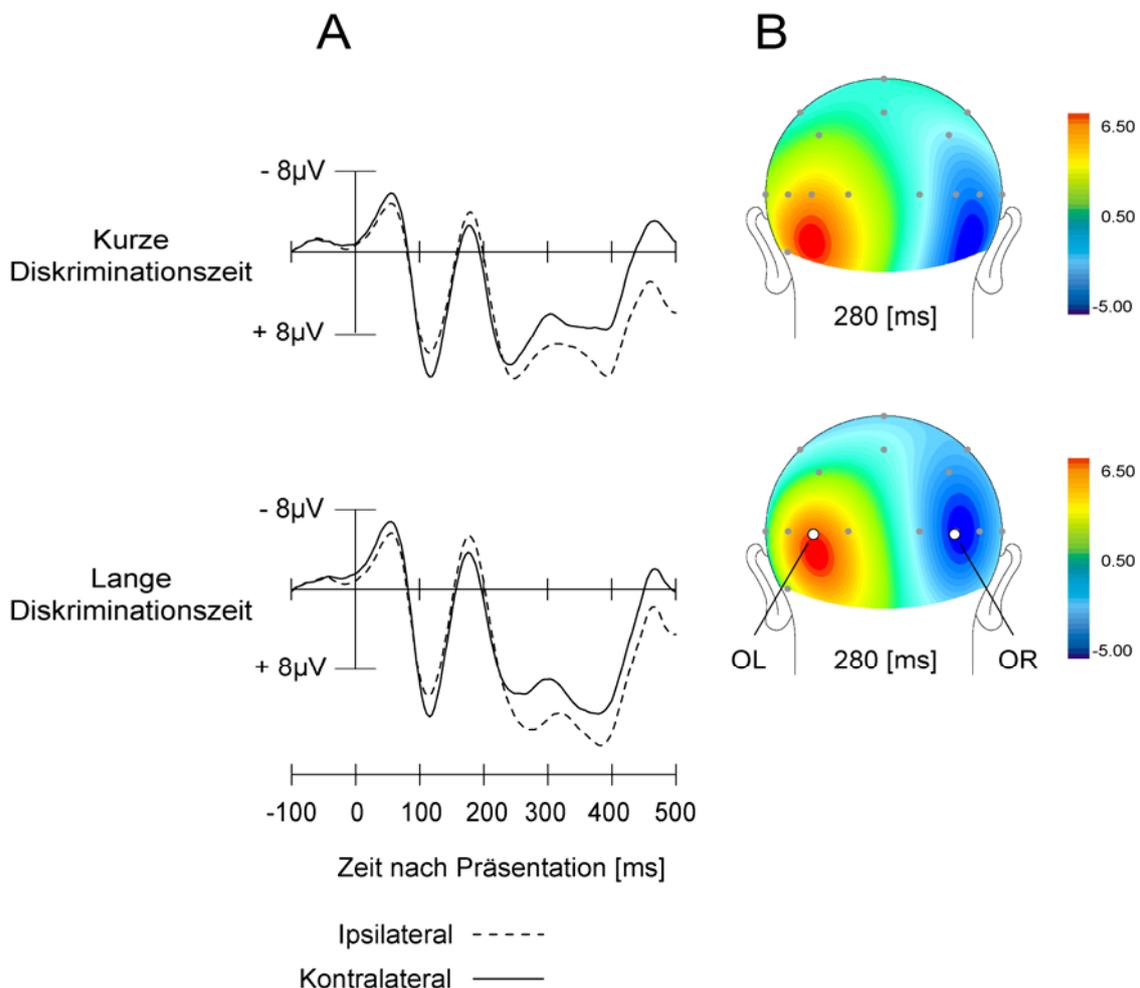


Abb. 2.23 Zielstimulus-bezogene Effekte.

Abgebildet sind die Kurvenverläufe für Zielstimuli kontralateral (durchgezogene Linie) und ipsilateral (gestrichelte Linie) zu den Elektrodenpositionen OL und OR für die Bedingung mit kurzer und langer Diskriminationszeit. Auf der rechten Seite sind die Feldverteilungen in der Ansicht von dorsal 280 ms nach der Stimuluspräsentation dargestellt. Es zeigt sich ein prominenter N2pc Effekt im Zeitintervall zwischen 200 bis 300 ms in beiden Bedingungen.

Es zeigt sich in beiden Bedingungen eine Negativierung im N2 Zeitbereich (200 bis 300 ms) kontralateral zu Lokalisation des attendierten Zielstimulus mit einem Amplitudenmaximum über dem inferior-temporalen Kortex [Luck & Hillyard, 1994a, 1994b; Luck et al., 1997a]. Die N2pc Komponente ist in beiden Bedingungen (kurze und lange Diskriminationszeit) sowohl in der zeitlichen Ausdehnung als auch in ihrer Amplitude vergleichbar. In der rechten Spalte von Abb. 2.23 ist die Spannungsverteilung über der Kopfoberfläche in der Ansicht von dorsal dargestellt. Auch die Topographie der N2pc (dargestellt ist der Zeitpunkt der maximalen Ausprägung bei 280 ms) unterscheidet sich nicht wesentlich zwischen den beiden Bedingungen. Für eine Analyse des N2pc Effekts wird eine dreifaktorielle rANOVA auf der Grundlage der mittleren Amplitude zwischen 180 und 350 ms durchgeführt. Es werden folgende Faktoren berechnet: (1) Diskriminationszeit (kurz, lang), (2) Elektrodenposition (links, rechts) und (3) Lokalisation des Zielstimulus relativ zur Elektrodenposition (kontralateral, ipsilateral). Es zeigt sich ein signifikanter Haupteffekt für die Lokalisation des Zielstimulus relativ zur Elektrodenposition [$F(1,14) = 32.80$; $p < 0.0001$], der die Präsenz eines prominenten N2pc Effekts anzeigt. Andere Haupteffekte oder Interaktionen sind nicht signifikant.

Verhaltensdaten

Der Anteil korrekter Antworten ist deutlich reduziert in der Bedingung mit kurzer Diskriminationszeit (75.9%) im Vergleich zur Bedingung mit langer Diskriminationszeit (97,8%). Dies führt zu einem signifikanten Haupteffekt mit [$F(1,14) = 37.43$, $p < 0.001$]. Die Präsenz von RODs auf der Zielseite oder der Nichtziel-Seite zeigt keinen signifikanten Effekt für den Anteil korrekter Antworten. Auch die Reaktionszeit ist insgesamt deutlich langsamer in der Bedingung mit kurzer Diskriminationszeit (685.5 ms) im Vergleich zur Bedingung mit langer Diskriminationszeit (504.5 ms). Diese Differenz führt zu einem signifikanten Effekt für die Reaktionszeit [$F(1,14) = 41.51$, $p < 0.001$]. Die Präsenz von RODs auf der Zielseite (zROD, bROD) führt zu geringfügig langsameren Antworten im Vergleich zu den Bedingungen, bei denen keine RODs auf der Zielseite liegen (nzROD, kROD). Dieser Effekt ist aber nicht signifikant, sondern zeigt nur einen starken Trend [$F(1,14) = 3.86$, $p = 0.07$]. Weitere Haupteffekte oder Interaktionen sind nicht signifikant. Die Ergebnisse der Verhaltensdaten sind in Abbildung 2.24 zusammengefasst.

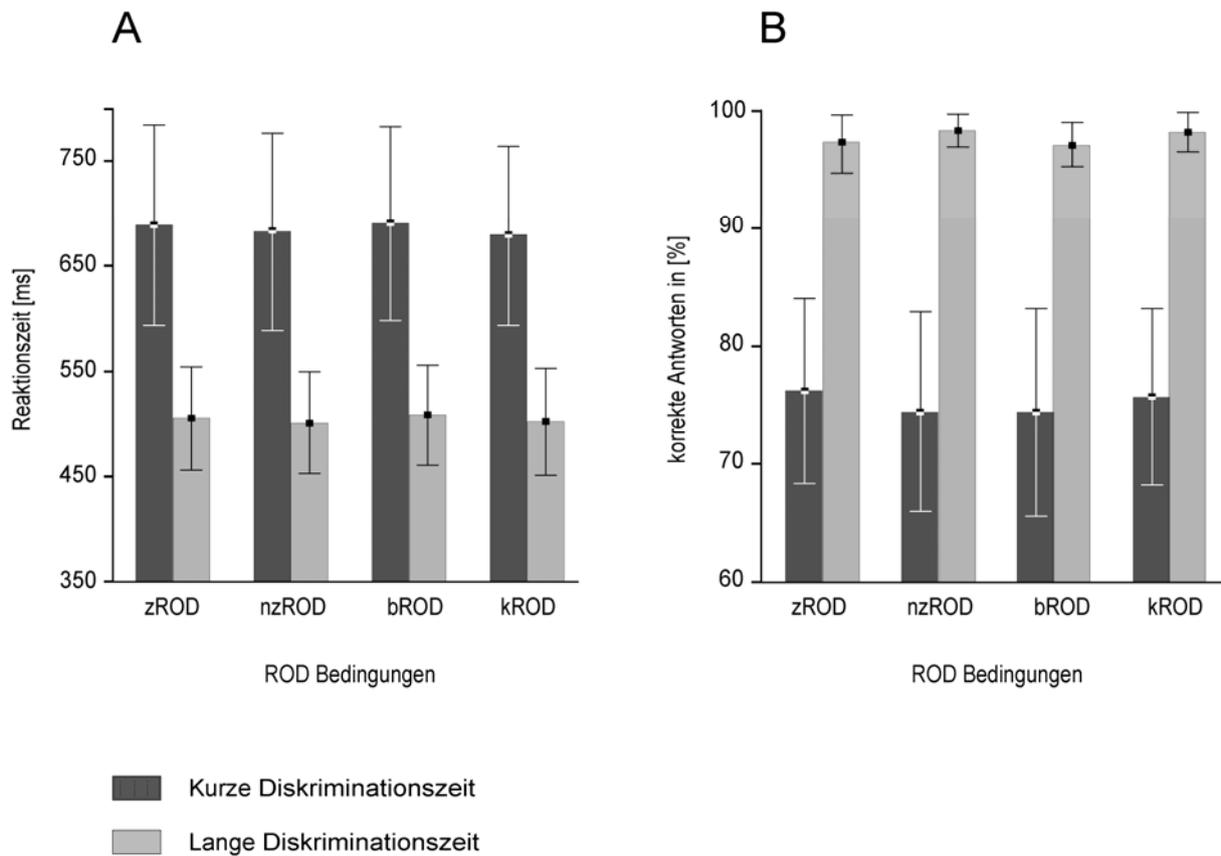


Abb. 2.24 Verhaltensdaten des dritten Experiments.

(A) Reaktionszeiten in Millisekunden und (B) Anteil korrekter Antworten in Prozent für die Bedingung mit kurzer (dunkelgrau) und langer Diskriminationszeit (hellgrau), jeweils getrennt für die vier verschiedenen ROD Bedingungen (zROD, nzROD, bROD und kROD). Die Daten für Zielstimuli im linken und rechten VF wurden jeweils zusammengefasst. Es zeigt sich, dass die Verhaltensdaten in der Bedingung kurzer Diskriminationszeit deutlich langsamer und weniger korrekt sind.

2.5.3 Diskussion

Im dritten Experiment wurde die Diskriminationsdauer des relevanten Merkmals im Zielstimulus durch einen Maskierungseffekt verkürzt. Es wurde eine zweite Öffnung in die C-förmige Struktur des Zielstimulus eingefügt, so dass eine Entscheidung über die Orientierungsrichtung nicht mehr eindeutig getroffen werden konnte. In der Bedingung mit kurzer Diskriminationsdauer wurde in der Tat kein RME mehr nachgewiesen. Ein Grund für diesen Befund hängt offensichtlich mit der Funktionsweise attentionaler Selektionsmechanismen zusammen wie in einigen Aufmerksamkeitsmodellen beschrieben [Folk et al., 1992; Duncan & Humphreys, 1989; Bundesen, 1990]. Danach benutzen die

Probanden einige Kenndaten des Zielstimulus, um eine interne Erwartungshaltung (*attentional set*) aufzubauen. Die einlaufenden sensorischen Informationen werden mit dieser attentionalen Erwartungshaltung verglichen. Die Zuweisung von Aufmerksamkeit erfolgt automatisch, wenn eine Übereinstimmung zwischen den präsentierten Merkmalen und der gespeicherten Erwartung vorliegt. In diesem Fall können auch aufgaben-relevante Merkmale ausserhalb des räumlichen Fokus Aufmerksamkeit attrahieren (*automatic capture*) [Jonides & Yantis, 1988; Yantis & Hillstrom, 1994]. Im vorliegenden Experiment ist vor allem die C-förmige Struktur des Zielstimulus ein Teil der attentionalen Erwartung. Eine Modifikation dieser Struktur 125 ms nach der Stimuluspräsentation führt offensichtlich zu einer fehlenden Überlappung mit der attentionalen Erwartungshaltung. Demnach ist der RME stark von der kontinuierlichen Präsentation des relevanten Merkmals während der laufenden Diskrimination abhängig (*ongoing processing*). Eine globale Verarbeitung von Merkmalen ausserhalb des räumlichen Aufmerksamkeitsfokus ist bei fehlender Überschneidung mit der attentionalen Erwartungshaltung offenbar nicht mehr möglich.

3 Allgemeine Diskussion

Gegenstand der vorliegenden Arbeit war die Untersuchung von neuronalen Mechanismen der merkmalsbasierten Selektion im menschlichen visuellen System. Einflussreiche Modelle der visuellen Suche gehen davon aus, dass die merkmalsbasierte Selektion zeitlich vor der Zuweisung räumlich-fokaler Aufmerksamkeit auftreten und zu einer Eingrenzung des Suchraums führen kann [Wolfe et al., 1989; Treisman & Sato, 1990; Wolfe, 1994; Cave, 1999]. Allerdings liegen für eine solche Merkmalsführung (*feature guidance*) bisher nur wenige neurophysiologische Befunde beim Menschen vor. Die Motivation zu dieser Arbeit bestand deshalb darin, neuronale Korrelate der eigenschaftsbasierten Selektion zu identifizieren und ihr Verhältnis zur räumlich-fokalen Aufmerksamkeit zu untersuchen. Es wurden nicht-invasive elektromagnetische Ableitungen (EEG, MEG) verwendet und mit Hilfe der ereigniskorrelierten Antworten (EKP, EKMF) die neuronalen Prozesse der merkmalsbasierten Selektion in hoher zeitlicher Auflösung dargestellt.

Im ersten Experiment mussten die Probanden eine visuelle Suchaufgabe lösen, bei der ein spezifisches Merkmal des Zielstimulus (*Orientierungsrichtung*) in Anwesenheit von Distraktoren diskriminiert werden musste. Einige der Distraktoren enthielten ähnlich wie der Zielstimulus das gleiche aufgaben-relevante Merkmal. Um die Verarbeitung dieses Merkmals innerhalb der Distraktoren von der räumlich-attentionalen Fokussierung gegenüber dem Zielstimulus dissoziieren zu können, variierte die räumliche Verteilung der Distraktoren systematisch, die durch ein aufgaben-relevantes Merkmal partiell mit dem Zielstimulus überlappten. Im zweiten Experiment wurde die visuelle Suchaufgabe durch lokalisatorische Hinweisreize vor der eigentlichen Stimuluspräsentation erweitert (*location precueing*). Damit konnte der Frage nachgegangen werden, inwieweit die merkmalsbasierte Aufmerksamkeit einen spezifischen, von den jeweiligen Suchanforderungen abhängigen Prozess reflektiert. Das Vorwissen über die potentielle Lokalisation des Zielstimulus könnte die Notwendigkeit einer Merkmalsführung überflüssig machen. Sollte die merkmalsbasierte Selektion trotz des lokalisatorischen Vorwissens nachgewiesen werden, handelt es sich offensichtlich stärker um einen automatischen Prozess. Im dritten Experiment wurde die Diskriminationszeit des Zielstimulus durch einen Maskierungseffekt verkürzt. Durch eine zweite Öffnung im C-förmigen Stimulus konnte keine eindeutige Entscheidung mehr über die Orientierungsrichtung getroffen werden. Es sollte untersucht werden, inwieweit die merkmalsbasierte Selektion von der laufenden Stimulusverarbeitung abhängt und ob bestimmte Eigenschaften ausserhalb des Aufmerksamkeitsfokus auch dann noch aktiv diskriminiert werden können, wenn sie sich nicht mehr mit einem Merkmal des Zielstimulus überlappen.

3.1 Globale merkmalsbasierte Aufmerksamkeit

Die Präsentation von Distraktoren mit einem aufgaben-relevanten Merkmal führte in mehreren Experimenten zu einer reproduzierbaren Modulation im EKP/EKMF Kurvenverlauf zwischen 140 bis 300 ms nach der Stimuluspräsentation (ROD-bezogene Negativität). Der ROD Effekt trat an den Elektrodenpositionen kontralateral zur Lokalisation der RODs auf und war unabhängig von der Lokalisation des Zielstimulus. Interessanterweise fielen in der Analyse Amplitudenunterschiede zwischen der bilateralen und den unilateralen ROD-Bedingungen auf (vgl. Abbildung 2.3). Die Aufmerksamkeitseffekte in der bROD Bedingung waren deutlich stärker ausgeprägt im Vergleich zur zROD und nzROD Bedingung. Inwieweit die stärkere Aktivierung in beiden Hemisphären durch zusätzliche multiplikative Effekte, z.B. über homonyme transkallosale Fasern vermittelt wird, kann aus den Daten allerdings nicht hergeleitet werden. Mit Hilfe von Kontrollexperimenten konnte gezeigt werden, dass der ROD Effekt nicht auf einer potentiell linguistischen Relevanz der C-förmigen Stimuli (*erstes Kontrollexperiment*) oder auf perzeptuellen Effekten wie dem Orientierungskontrast-Phänomen basierte (*zweites Kontrollexperiment*). Die Experimente demonstrieren klar, dass unser visuelles System bei bestimmten Selektionsaufgaben in der Lage ist, Aufmerksamkeit nicht nur räumlich, d.h. auf einen bestimmten Ausschnitt der visuellen Umwelt, sondern auch auf visuelle Eigenschaften auszurichten, was als globale merkmalsbasierte Aufmerksamkeit bezeichnet wird. Beim RME handelt sich offensichtlich um ein neuronales Korrelat für einen solchen globalen Merkmalseffekt, der – zumindest grob – die räumliche Distribution aufgaben-relevanter Merkmale repräsentiert. Insbesondere in einer komplexen visuellen Szene kann die globale Registrierung relevanter Merkmale hilfreich sein für die Lokalisation des Zielstimulus.

Vergleichbare Ergebnisse wurden auch im visuellen Kortex von Rhesusaffen mit Hilfe extrazellulärer Einzelzelleableitungen nachgewiesen, während die Tiere komplexe visuelle Suchaufgaben lösten [Motter, 1994; Treue & Martinez-Trujillo, 1999; McAdams & Maunsell, 2000; Bichot et al., 2005]. Die eigenschaftsspezifische Aktivität hing von den präsenten Merkmalen im Gesichtsfeld ab, unabhängig von der Lokalisation räumlich-fokaler Aufmerksamkeit. Der erste direkte Nachweis einer Merkmalsselektion gelang mit Hilfe von Einzelzelleableitungen in Rhesusaffen, bei denen die Aktivität von MT Neuronen davon abhing, ob die zu attendierende Bewegungsrichtung mit der Vorzugsrichtung einer bewegungssensitiven Zelle übereinstimmte oder nicht [Treue & Martinez-Trujillo, 1999]. Der merkmalsbasierte Effekt trat auch in Neuronen auf, deren rezeptive Felder nicht im Fokus räumlicher Aufmerksamkeit lagen. Die attentionale Modulation wurde verstärkt, wenn das aufgaben-relevante Merkmal und die sensorische Präferenz des Neurons kongruent waren. Dieser Zusammenhang bildet die Grundlage des *feature-similarity gain* Modells. Es geht davon aus, dass sich die neuronale Reaktion auf einen Stimulus multiplikativ aus der sensorischen Präferenz des Neurons und der momentanen Aufmerksamkeitsausrichtung

zusammensetzt. Damit lassen sich sowohl das Vorzeichen als auch die absolute Grösse der Aufmerksamkeitsmodulation vorhersagen [Treue, 2001].

Im menschlichen visuellen Kortex wurden globale Merkmalseffekte u.a. mit Hilfe der funktionellen MRT nachgewiesen. So konnten Saenz und Mitarbeiter [2002; 2003] zeigen, dass es durch selektive Aufmerksamkeit gegenüber einer bestimmten Stimuluseigenschaft (z.B der Bewegungsrichtung) auch dann zu einem Anstieg der BOLD Aktivität in visuellen Arealen kam, wenn die Stimuli ausserhalb des räumlichen Aufmerksamkeitsfokus lagen, aber die gesuchte Stimuluseigenschaft enthielten. Diese Ergebnisse sind gut vereinbar mit dem RME der vorliegenden Arbeit. Auch aus psychophysischen [Shui-I & Sperling, 1996; Bacon & Egeth, 1994; Melcher et al., 2005] und physiologischen [Bichot et al., 2005] Untersuchungen ist bekannt, dass gerichtete Aufmerksamkeit gegenüber relevanten Merkmalen (Orientierung, Farbe oder Bewegung) einen Zugang zu ihren Lokalisationen bieten kann. Shui-I & Sperling [1996] argumentierten, dass die eigenschaftsbasierte Selektion zwar nicht unmittelbar zur Objektidentifikation führt, aber den Selektionsprozess auf potentielle Ziellokalisierungen lenken kann. In bestimmten Situationen können mit Hilfe des *feature search* Modus offensichtlich auch starke automatische und stimulusabhängige (*bottom-up*) Signale überschrieben werden.

Zeitliche und topographische Analyse des RME

Die früheste RME Modulation in den EKP/EKMF Antworten begann ~140 ms nach der Stimuluspräsentation und dauerte bis ~300 ms an. Die Lokalisation des Zielstimulus selbst hatte dabei keinen Einfluss auf den Beginn der merkmalsbasierten Selektion. Auch die Latenz des Merkmalseffekts wurde nicht durch die Lokalisation der RODs im visuellen Feld (ipsilateral oder kontralateral zum Zielstimulus) beeinflusst. Bei der zeitlichen Analyse zeigte sich der interessante Befund, dass die merkmalsbasierte Selektion ~40 ms *vor* der neuronalen Aktivität auftrat, welche die Suppression der Distraktorstimuli reflektiert (N2pc Komponente). Das zeitlich frühere Auftreten des globalen Merkmalseffekts könnte darauf hinweisen, dass zuerst die räumliche Distribution relevanter Merkmale registriert wird und nachfolgende Fokussierungsprozesse darauf zurückgreifen können (*feature guidance*). Die vorliegenden Daten wären mit einer solchen Interpretation gut vereinbar. Diese Selektionsstrategie erscheint besonders plausibel, wenn die Diskrimination eines Zielstimulus in einer komplexen visuellen Szene ohne Vorwissen über dessen Lokalisation durchgeführt wird (*visual search mode*). Dann müssen – zumindest initial – auch Informationen über die räumliche Distribution relevanter Eigenschaften registriert werden, die dann die Kriterien für die Verteilung der begrenzten Verarbeitungsressourcen liefern. Die Ergebnisse mehrerer Verhaltensstudien beim Menschen legen eine vergleichbare Interpretation nahe, wonach die merkmalsbasierte Selektion an nicht-attendierte Lokalisationen auftritt [Bichot et al., 1999;

Cave, 1999] und die frühe Merkmalsselektion zumindest in einer groben Weise auch räumliche Informationen kodieren kann [Cohen & Ivry, 1989]. Auch aus neurophysiologischen Untersuchungen ist bekannt [Bichot et al., 2005], dass frühe Selektions- und Gruppierungseffekte direkt auf der zellulären Ebene zu einer Synchronisation und Verstärkung der neuronalen Antwort führen können, noch vor der Lokalisation des Zielstimulus.

Sowohl der Beginn als auch die zeitliche Ausdehnung des RME in der vorliegenden Arbeit passen gut zu den Ergebnissen tierexperimenteller Studien, bei denen Mechanismen der merkmalsbasierten Selektion mit Hilfe extrazellulärer Einzelzellableitungen untersucht wurden. Motter [1994] z.B. fand in farbsensitiven V4 Neuronen mit RFs ausserhalb des räumlichen Aufmerksamkeitsfokus unterschiedliche Aktivierungsmuster abhängig davon, ob die Farbe des Zielstimulus mit einem farbigen Hinweisreiz übereinstimmte oder nicht. Die frühesten Effekte der merkmalsbasierten Selektion traten in der Studie von Motter ~150 ms nach der Stimuluspräsentation auf und dauerten durchschnittlich weitere 150 ms an. Motter [1994] hatte vorgeschlagen, dass dieser Mechanismus zur Lokalisation von Zielobjekten auf der Basis ihrer Objekteigenschaften basieren könnte. Obwohl die EKP/EKMF Modulationen aus den vorliegenden Experimenten nicht exakt die gleiche neuronale Aktivität widerspiegeln wie bei Einzelzellableitungen oder der fMRT [Luck, 1999], sind sie doch mit grosser Wahrscheinlichkeit mit demselben neuronalen Prozess assoziiert: einer lokalisationsunabhängigen, globalen Selektion relevanter Merkmale.

Neben der zeitlichen Analyse wurden auch die neuronalen Generatoren des RME mit Hilfe einer MEG Quellenanalyse untersucht: Die Aktivitätsmaxima der merkmalsbasierten Selektion lagen im ventralen Verarbeitungspfad, wo auch die maximalen N2pc Aktivierungen lokalisiert waren. Eine detaillierte Analyse der beiden Komponenten zeigte, dass die Maxima des RME im ventralen Verarbeitungspfad weiter posterior lagen (V4 Areal) im Vergleich zu den N2pc Quellen (inferior-temporaler Kortex). Über ähnliche N2pc Quellenlokalisationen wurde bereits in früheren MEG-Studien mit anderer Stimuluskonfiguration und unterschiedlicher Aufgabeninstruktion berichtet [Hopf et al., 2000; Hopf et al., 2002a]. Nach Untersuchungen von Luck et al. [1997a] reflektiert die N2pc einen attentionalen Selektionsprozess, bei dem irrelevante Informationen supprimiert und Kodierungsambiguitäten aufgelöst werden können (*ambiguity resolution theory*). Legt man die hierarchische Gliederung im ventralen Verarbeitungspfad zugrunde, dann deutet eine Lokalisation weiter posterior auf eine niedrigere Verarbeitungsebene hin. Dieser Befund steht in Einklang mit der *feature guidance* Interpretation, bei der die Selektion relevanter Merkmale zunächst auf niedrigen Verarbeitungsstufen erfolgt und das Ergebnis nachfolgend in höheren visuellen Arealen verarbeitet wird. Wie die bisherigen Ergebnisse der topographischen und zeitlichen RME Analyse mit gegenwärtigen Theorien der visuellen Suche vereinbar sind, wird im folgenden Abschnitt erläutert.

3.2 Implikationen für Modelle der visuellen Suche

Die globale Verarbeitung nicht-räumlicher Information auf frühen Stufen der visuellen Verarbeitungshierarchie ist Gegenstand einflussreicher Theorien zur visuellen Suche. So wird u.a. in der *Feature Integration Theory* (FIT) von Anne Treisman [Treisman, 1988; Treisman & Gelade, 1980; Treisman & Sato, 1990] ein zweistufiger serieller Prozess vorgeschlagen: Auf der ersten, parallelen Stufe erfolgt die Merkmalsverarbeitung, bei der alle Objekteigenschaften in verschiedenen merkmalspezifischen Modulen repräsentiert werden. Auf der Grundlage dieser merkmalsbasierten Karten findet dann in einem zweiten, seriellen Schritt die eigentliche Merkmalsintegration statt. Die zentrale Aufgabe der Aufmerksamkeit liegt darin, durch ortsbasierte Bahnung einzelne Objekteigenschaften zu einer kohärenten Objektrepräsentation zu integrieren. Aufgrund neuerer experimenteller Befunde geht die revidierte Fassung der FIT davon aus [Treisman & Sato, 1990], dass bereits durch die Kombination bestimmter nicht-relevanter Eigenschaften einzelne Lokalisationen noch vor der Zuweisung fokaler Aufmerksamkeit supprimiert werden können.

Durch systematische Untersuchungen zur visuellen Suche vereinen jüngere Modelle sowohl parallele als auch serielle Verarbeitungsstrukturen (Hybridmodelle). Prominente Vertreter wie das *FeatureGate* [Cave, 1999] oder das *Guided Search* Modell (GS, aktuelle Version 4.0) [Wolfe et al., 1989; 1994] gehen auch davon aus, dass der räumliche Aufmerksamkeitsfokus mit Hilfe der merkmalsbasierten Selektion auf potentielle Ziellokalisierungen gelenkt werden kann. Besonders detailliert geht Jeremy M. Wolfe in seinem GS4 Modell auf die ‚Lenkungsfunktion‘ relevanter Merkmale bei bestimmten visuellen Suchprozessen ein und unterscheidet sich damit in einem wesentlichen Punkt von der klassischen FIT [Cave & Wolfe, 1990; Wolfe et al., 1989]. Nach der aktuellen Version ist *feature guidance* nicht nur das Ergebnis der frühen visuellen Parallelverarbeitung, sondern ein eigenständiger Analyse- und Filterprozess, der die attentionale Selektion kontrollieren kann. Es handelt sich um einen globalen Prozess, der zahlreiche Merkmale simultan im gesamten visuellen Feld verarbeiten kann. Für diese Interpretation bietet auch der RME aus der vorliegenden Arbeit eine überzeugende Evidenz. Die GS4 Architektur geht von einem mehrstufigen Selektionsprozess aus: Zwischen der initialen Parallelverarbeitung in frühen visuellen Arealen und der Objekterkennung liegt ein Filter, der überwiegend lokalisationsbasiert arbeitet und nur auf wenige Stimulusobjekte fokussiert werden kann. Interessanterweise argumentiert Wolfe, dass die durch globale Selektion erreichte Vorverarbeitung unmittelbar vor diesem Filter liegt. Zu dieser Vorstellung würde auch der kurze Latenzunterschied zugunsten des RME gegenüber der N2pc Komponente passen.

Die Aussagen zur *feature guidance* im GS4 Modell legen nahe, dass unter bestimmten Stimulusbedingungen Verarbeitungsvorteile bei der Diskrimination des Zielstimulus auftreten könnten. Diese Situation ist möglicherweise dann gegeben, wenn aufgaben-relevante Merkmale im visuellen Feld ‚günstig‘ lokalisiert sind, z.B. direkt um den Zielstimulus herum

(ipsilateral) im Vergleich zur kontralateralen Lokalisation. In der vorliegenden Arbeit bietet sich daher ein Vergleich zwischen der zROD und der nzROD Bedingung an: Aus der Co-Lokalisation von Zielstimulus und RODs im gleichen visuellen Feld (ipsilateral, zROD Bedingung) könnte ein solcher Verarbeitungsvorteil, z.B. in der Reaktionszeit, resultieren. Dafür findet sich aber in den Verhaltensdaten kein Hinweis, im Gegenteil, die Reaktionszeit ist langsamer und die Anteil korrekter Antworten geringer, wenn Distraktoren mit aufgaben-relevanten Merkmale im gleichen visuellen Feld liegen wie der Zielstimulus.

Der fehlende Verarbeitungsvorteil der zROD Bedingung ist zunächst ein überraschender Befund. Eine mögliche Erklärung könnte aber darin liegen, dass sich die Verhaltensdaten als Produkt eines mehrstufigen Selektionsprozesses zusammensetzen. Dazu gehört neben der eigenschaftsbasierten Selektion auch die Diskrimination des Zielstimulus selbst. Für diese Diskrimination ist eine Suppression der umgebenden Distraktoren notwendig, die – wie oben dargestellt – durch die N2pc Komponente reflektiert wird. Mögliche Vorteile, die aus der ROD Lokalisation resultieren (*feature guidance*), könnten durch die gesteigerte Interferenzsituation auf der Zielseite aufgehoben bzw. sich sogar als Nachteil erweisen [Hopf et al., 2002]. Für diese Interpretation spricht auch, dass sich zwar der Beginn der Merkmalskodierung (RME Komponente) klar vom Beginn der Suppression von Störinformationen (N2pc Komponente) abgrenzen liess, es aber in der Folge eine erhebliche zeitliche Überlappung zwischen den beiden Prozessen gab. Ein weiterer Grund für den fehlenden Verarbeitungsvorteil könnte in Anlehnung an das GS4 Modell auch darin liegen, dass die frühe Selektion relevanter Merkmale primär lokalisationsunabhängig arbeitet und keinen unmittelbaren Rückschluss auf die Lokalisation des Zielstimulus zulässt.

3.3 Vergleich mit den Ergebnissen früherer EKP Studien

Es ist naheliegend, die bisherigen Ergebnisse mit den Ergebnissen früherer EKP Studien zu vergleichen, die auch über eigenschaftsbasierte EKP Modulationen im N1 Zeitbereich berichten [Harter & Previc, 1978; Harter & Guido, 1980; Hillyard & Münte, 1984; Wijers et al., 1989; Anllo-Vento & Hillyard, 1996; Heslenfeld et al., 1997]. In den meisten Studien wurden die Stimuli allerdings nur an der attendierten Lokalisation präsentiert, was es unmöglich macht, zwischen räumlichen und eigenschaftsbasierten Selektionsmechanismen zu differenzieren. Bei einigen Untersuchungen wurde der räumliche Aufmerksamkeitsfokus für mehrere Minuten an einer bestimmten Lokalisation gebunden, während Stimulusobjekte mit relevanten und nicht-relevanten Merkmalen an attendierten und nicht attendierten Lokalisationen präsentiert wurden [Hillyard & Münte, 1984; Anllo-Vento & Hillyard, 1996]. Dabei traten nur an der attendierten Lokalisation unterschiedliche EKP Antworten gegenüber den relevanten und nicht-relevanten Merkmalen auf. Distraktoren mit aufgaben-relevanten Merkmalen an nicht attendierten Lokalisationen riefen keine EKP Modulation hervor.

Aufgrund dieser Ergebnisse wurde postuliert, dass die ortsbasierte Aufmerksamkeit den Zugang zur eigenschaftsbasierten Informationen kontrollieren kann und die einzelnen Selektionsmodule nur hierarchisch abgerufen werden können. Demnach kann die Analyse nicht-räumlicher Merkmale erst nach der Lokalisation des Zielstimulus auftreten. Diese Ergebnisse stehen aber im Widerspruch zu den Eigenschaften des RME.

Die gegensätzlichen Positionen können u.a. erklärt werden, wenn man die unterschiedlichen Arten von Stimulationsbedingungen in den Experimenten berücksichtigt: Bei visuellen Suchaufgaben wie in der vorliegenden Arbeit variierte die Lokalisation des Zielstimulus zwischen den einzelnen Bildpräsentationen (trial-by-trial Sequenz). Die Diskrimination des Zielstimulus musste im ersten Experiment ohne Vorwissen über dessen Lokalisation ausgeführt werden. Daher ist es sehr wahrscheinlich, dass - zumindest initial - auch merkmalsbasierte Informationen über den Zielstimulus verarbeitet werden müssen und der RME sowohl im attendierten als auch im nicht-attendierten Hemifeld nachgewiesen werden kann. Um eine bessere Vergleichbarkeit der bisher unterschiedlichen Stimulationsbedingungen zu erreichen, wurden die Stimuluskonfiguration aus dem ersten Experiment deshalb durch lokalisatorische Hinweisreize vor der eigentlichen Stimuluspräsentation erweitert (*location precueing*).

Modulation des RME durch lokalisatorisches Vorwissen

Mit Hilfe der prädiktiven Hinweisreize konnten die Versuchspersonen den Zielstimulus bereits vor der eigentlichen Stimuluspräsentation lokalisieren. Dass die Hinweisreize aktiv zur Lenkung der räumlichen Aufmerksamkeit benutzt wurden, zeigte der Nachweis einer robusten LDAP Komponente deutlich [Harter et al., 1989; Hopf & Mangun, 2000]. Obwohl damit die Notwendigkeit einer globalen eigenschaftsbasierten Selektion wegfallen müsste, konnte der RME weiter nachgewiesen werden. Daraus kann gefolgert werden, dass es sich beim RME offensichtlich weniger um einen spezifischen, an die jeweilige Suchaufgabe adaptierten Verarbeitungsschritt handelt, sondern stärker um einen automatischen Selektionsprozess.

Für diese Interpretation finden sich bei näherer Betrachtung auch schon im ersten Experiment ohne Hinweisreize indirekte Hinweise: Theoretisch hätten die Probanden durch die Aufgabeninstruktion sowie die Einteilung in rote und grüne Versuchsdurchgänge eine Selektionsstrategie entwickeln können, mit der sie Zielstimulus allein durch seine Farbe identifizieren. Die Registrierung der C-förmigen Distraktoren erschien dafür nicht zwingend erforderlich. Dass die Distraktoren mit relevantem Merkmal trotzdem mitverarbeitet wurden, könnte ein weiterer vorsichtiger Hinweis dafür sein, dass der RME ein obligater Verarbeitungsprozess ist.

Im Gegensatz dazu konnten mehrere Studien [u.a. Hillyard & Münte, 1984] zeigen, dass merkmalsbasierte Selektionseffekte durch lokalisatorische Hinweisreize eliminiert werden können. Ein Grund für diese Diskrepanz liegt möglicherweise in den unterschiedlichen Stimulationsbedingungen: Während in den Experimenten von Hillyard & Münte die Zielobjekte nur für 32 ms gezeigt wurden, waren in den bisherigen Experimenten die Diskriminationszeiten mit 300 ms deutlich länger.

Modulation des RME durch verkürzte Diskriminationszeit

Im fünften Experiment wurde die Diskriminationszeit des relevanten Merkmals im Zielstimulus durch einen Maskierungseffekt verkürzt (von 300 ms auf 125 ms). Nach der Maskierung war es für die Probanden nicht mehr möglich, den Zielstimulus eindeutig zu diskriminieren. In der Bedingung mit kurzer Diskriminationszeit konnte in der Tat kein RME mehr nachgewiesen werden.

Um diesen Befund besser einordnen zu können, bietet es sich an, näher auf die Funktionsweise attentionaler Kontrollmechanismen einzugehen wie sie in den gegenwärtig führenden Theorien vertreten wird. Ihnen ist gemeinsam, dass Probanden die Merkmale des zu suchenden Zielstimulus benutzen, um die Zuweisung von Aufmerksamkeit gegenüber den einlaufenden sensorischen Informationen zu kontrollieren. So schlagen z.B. Folk und Kollegen [1992] ein Phänomen vor, das als *contingent involuntary orienting* bezeichnet wird. Dabei benutzen Probanden zentrale Kenndaten des Zielstimulus, um eine attentionale Erwartung (*attentional set*) aufzubauen. Stimmen die einlaufenden sensorischen Informationen mit der attentionalen Erwartungshaltung überein, lösen sie automatisch die Zuweisung von Aufmerksamkeit aus. In einer vergleichbaren Weise postulieren auch Duncan & Humphreys [1989], dass die Stärke der attentionale Selektion davon abhängt, inwieweit die präsentierten Stimulusattribute mit der gespeicherten Erwartung überlappen. Einen ähnlichen Ansatz verfolgt auch Bundesen [1990]. Wichtig ist, dass auch Distraktoren an irrelevanten Lokalisationen effektiv Aufmerksamkeit binden können, wenn sie mit der attentionalen Erwartung übereinstimmen und der Aufmerksamkeitsfokus noch nicht fest an einem anderen Ort gebunden ist [Kim & Cave, 1995; Shui-I & Sperling, 1996; Theeuwes & Burger, 1998; Woodman & Luck, 1999; Arnott et al., 2001; Theeuwes et al., 2001].

Unter Berücksichtigung dieser Befunde wird deutlich, dass im aktuellen Experiment vor allem die C-förmige Struktur des Zielstimulus ein Teil der attentionale Erwartung war und eine plötzliche Veränderung dieser Struktur nach 125 ms zu einer fehlenden Überlappung führte. Der RME ist demnach stark von der kontinuierlichen Präsentation des relevanten Merkmals während der laufenden Diskrimination abhängig (*ongoing processing*). Die globale Verarbeitung von Merkmalen ausserhalb des Aufmerksamkeitsfokus ist bei fehlender aktiver Diskrimination nicht mehr möglich. Diese Interpretation wäre auch mit den Aussagen aus der Studie von Hillyard & Münte [1984] vereinbar.

3.4 Flexibilität der merkmalsbasierten Selektion

Die Untersuchung der elektromagnetischen Signatur von visuellen Suchprozessen macht deutlich, dass multiple neuronale Prozesse im visuellen Kortex innerhalb eines sehr kurzen Verarbeitungsintervalls von wenigen zehntel Millisekunden koordiniert werden müssen. Dabei existiert keine starre Ordnung zwischen der eigenschaftsbasierten Selektion und den lokalisations- und objektbasierten Aufmerksamkeitsmechanismen. Die Auswahl der attentionalen Selektionsmechanismen erfolgt in Abhängigkeit von der jeweiligen visuellen Suchaufgabe *flexibel*, um aufgaben-spezifische Anforderungen optimal zu erfüllen. Die in der vorgelegten Arbeit beschriebene eigenschaftsbasierte Selektion vor der Zuweisung räumlich-fokaler Aufmerksamkeit ist dabei nur eine Möglichkeit. Im Gegensatz dazu konnten andere Studien Hinweise eine Priorität der lokalisationsbasierten Selektion demonstrieren [Hillyard & Münte, 1984; Anllo-Vento & Hillyard, 1996]. Über die Bedeutung der Merkmalsselektion und –integration bei visuellen Suchaufgaben existieren in der Literatur noch weitere Befunde, abhängig von der jeweiligen Aufgabe: So konnten z.B. Schoenfeld und Kollegen [2003] zeigen, dass auch nicht-relevante Farbmerkmale ~40 bis 60 ms nach der initialen Objektregistrierung zu einer Aktivierung von farbsensitiven Kortexarealen führten. Es zeigte sich, dass bereits auf frühen Stufen der visuellen Verarbeitung die einzelnen Merkmale eines Objektes verarbeitet werden, auch wenn sie für die aktuelle Aufgabe nicht unmittelbar relevant erscheinen. Der Nachweis einer solchen Objekt-Merkmal-Sequenz stützt die Aussagen des ‚*Integrated Competition*‘ Modells [Duncan, 1996].

Zusammenfassend wird deutlich, dass die Flexibilität der attentionalen Selektion eine notwendige Voraussetzung für die visuelle Wahrnehmung ist [Hopf et al., 2005]. Die zeitliche Abfolge der einzelnen Selektionsmechanismen hängt entscheidend von der Art der Suchaufgabe und dem Stimulusparadigma ab. Die attentionale Selektion nutzt dazu in variabler Folge Informationen über die Lokalisation, einzelne Merkmalseigenschaften und ganze Stimulusobjekte, um eine neuronale Repräsentation der visuellen Szene aufzubauen. Auf der Grundlage dieser drei Informationsquellen werden dann Distraktoren supprimiert und der Zielstimulus isoliert.

3.5 Fazit

In der vorgelegten Arbeit konnte in einer Reihe von Experimenten nachgewiesen werden, dass (I.) die Merkmalsselektion bei der visuellen Suche eine zeitliche Priorität vor räumlichen Fokussierungsprozessen hat und dass (II.) die Selektion elementarer Merkmale global, d.h., unabhängig von der Lokalisation von Suchobjekten erfolgt. Darüber hinaus konnte gezeigt werden, dass (III.) der globale Charakter der Selektion mandatorisch ist, d.h. auch bei lokalisations-relevantem Vorwissen erfolgt. Die Ergebnisse der Arbeit liefern erstmals einen verlässlichen Nachweis für die zeitliche Priorität globaler Merkmalsselektion bei der visuellen Suche und bieten überdies wichtige neurophysiologische Evidenz, die Grundannahmen einflussreicher kognitiver Modelle der visuellen Suche stützen. In zukünftigen Untersuchungen sollte neben weiteren Stimulusattributen auch der Aspekt der Lenkungsfunktion näher untersucht werden, um zu klären, inwieweit der RME ein allgemein gültiges Selektionsprinzip der visuellen Suche darstellt.

4 Zusammenfassung

Das visuelle System des Menschen ist enorm leistungsfähig und hat unterschiedliche Mechanismen entwickelt, um Aufmerksamkeit auf verhaltensrelevante Objekte in der visuellen Umwelt zu fokussieren. Neben der räumlichen Orientierung visueller Aufmerksamkeit spielt die rein merkmalsbasierte Selektion von Objekteigenschaften eine entscheidende Rolle bei der visuellen Wahrnehmung. Die neuronalen Mechanismen merkmalsbasierter Selektion sind derzeit jedoch weniger verstanden als Prozesse der räumlichen Aufmerksamkeitsorientierung. Auch existieren unterschiedliche Vorstellungen über die Interaktion der einzelnen Selektionsmechanismen: Neben der Priorität der lokalisationsbasierten Aufmerksamkeit gehen einflussreiche Modelle der visuellen Suche davon aus, dass die frühe Selektion relevanter Merkmale zu einer Einschränkung des Suchraums noch vor der Zuweisung räumlich-fokaler Aufmerksamkeit führen kann. Bisher existieren für eine solche Annahme aber nur wenige neurophysiologische Befunde.

Die vorgelegte Arbeit konzentrierte sich auf die Untersuchung neuronaler Mechanismen der merkmalsbasierten Selektion und die Interaktion von merkmals- und lokalisationsbasierter Aufmerksamkeit. Dazu wurden kombinierte EEG und MEG Ableitungen an gesunden Probanden durchgeführt. In einer visuellen Suchaufgabe musste ein Merkmal des Zielstimulus in Anwesenheit von Störinformationen diskriminiert werden. Einige Distraktoren enthielten das gleiche aufgaben-relevante Merkmal wie der Zielstimulus. Um die Verarbeitung des Merkmals von der eigentlichen Fokussierung auf das Zielobjekt dissoziieren zu können, variierte die räumliche Verteilung der Distraktoren systematisch. Es zeigte sich, dass die Präsenz des attendierten Merkmals zu einer reproduzierbaren Modulation der EKP und EKMF Antworten 140-300 ms nach der Stimuluspräsentation führte. Die Modulation war dabei unabhängig von der Lokalisation des Zielstimulus und trat gegenüber Distraktoren im gesamten visuellen Feld auf. Der relevante Merkmalseffekt lag ~ 40 ms vor der N2pc Komponente, welche die früheste räumlich-attentionale Fokussierung auf den Zielstimulus reflektiert (Experiment 1). Der RME konnte weder auf stimulluspezifische Eigenschaften noch auf perzeptuelle Effekte wie ein Orientierungskontrast-Phänomen reduziert werden (Kontrollexperimente 1 und 2). Die Ergebnisse legen nahe, dass die Merkmalsselektion bei der visuellen Suche eine zeitliche Priorität vor räumlichen Fokussierungsprozessen hat und dass die Selektion elementarer Merkmale global, d.h. unabhängig von der Lokalisation von Suchobjekten erfolgt.

Um die Interaktion zur räumlichen Aufmerksamkeit näher zu untersuchen, wurde das Stimulusdesign durch lokalisatorische Hinweisreize vor der eigentlichen Stimuluspräsentation erweitert (Experiment 2). Obwohl die Notwendigkeit einer globalen Merkmalsverarbeitung

entfallen sollte und alternative Selektionsstrategien scheinbar effektiver wären, konnte der RME weiterhin nachgewiesen werden. Dies zeigt, dass er globale Charakter der Selektion mandatorisch ist, d.h. auch bei lokalisations-relevantem Vorwissen erfolgt. Abschliessend wurde die Diskriminationsdauer des relevanten Merkmals im Zielstimulus durch einen Maskierungseffekt verkürzt (Experiment 3). Nach der Manipulation wurde kein RME mehr nachgewiesen. Dies zeigt, dass der RME stark verarbeitungsabhängig ist von einer kontinuierlichen Präsentation des relevanten Merkmals während der laufenden Diskrimination. Die Ergebnisse der Arbeit liefern erstmals einen verlässlichen Nachweis für die zeitliche Priorität globaler Merkmalsselektion bei der visuellen Suche und liefern überdies wichtige neurophysiologische Evidenz, die Grundannahmen einflussreicher kognitiver Modelle der visuellen Suche stützen. Insbesondere die Annahme, wonach die frühe Selektion relevanter Merkmale bei bestimmten Suchprozessen räumlich-fokale Aufmerksamkeit auf potentielle Ziellokalisierungen lenken kann, passt gut zu den in der Arbeit beschriebenen Ergebnissen.

Zusammenfassend zeigen die hier vorliegenden Untersuchungen, dass bei der visuellen Verarbeitung unterschiedliche Selektionsprozesse auf einer sehr engen Zeitskala von wenigen zehntel Millisekunden interagieren und deren relative Priorität abhängig von der jeweiligen Aufgabe flexibel einsetzt wird, um die aufgabenspezifischen Anforderungen optimal zu erfüllen.

Summary

The human visual system is both flexible and adaptive, with systems that allow it to focus the brain's processing resources onto the most relevant aspects of our visual world. Selective visual attention plays an important role in perception as it determines which aspects of the sensory input will be processed at higher visual levels. Selections can be based not only on the spatial position of an object, but also on non-spatial stimulus features (such motion direction, orientation, and color). However, different models disagree about the manner in which these different selection mechanisms interact. While some studies argue that location-based attention dominates over feature-based selection processes, others demonstrate that the early selection of relevant features can provide location information (at least in a coarse manner) and thereby highlight potential target locations. Until now, however, the evidence bearing the occurrence of such a feature guidance effect has been inconclusive in human neurophysiological investigations.

In the present study, neuronal mechanisms of feature-based attention and their relationship to location-based selection were investigated. Healthy volunteers were instructed

to solve complex visual attention tasks while combined electrical and magnetic recordings were non-invasively obtained. The spatial distribution of distractors, which interfere with the target because they contain a task-specific feature, was varied systematically to separate the relevant feature selection process from spatial focusing onto the potential target item. The results showed that the presence of an attended feature led to a modulation of the ERP and ERMF responses in a time period between 140 and 300 ms after the stimulus presentation. This modulation was completely independent of the target location. The relevant feature effect was found in the inferior-temporal cortex ~40 ms before the onset of the neuronal activity that represents the suppression of distractors (N2pc component, experiment 1). It could not be explained by the stimulus-specific values used in the experiment or by a simple perceptual effect (control experiments 1 and 2). In addition, location precueing was added to the original design to determine the impact of prior location knowledge on the relevant feature effect (experiment 2). Taken together, the presented results provide direct neurophysiological evidence for a neuronal correlate of the coding of relevant features before the operation of spatial focusing in vision. It is important to emphasize that the relevant feature effect reflects an automatic and location-independent selection process. This type of feature-based selection process has been discussed in several models of visual attention. It acts to briefly highlight the most relevant aspects of the internal representation of our visual world. These highlighted aspects can serve as markers that guide the subsequent deployment of spatial attention. In particular, the feature guidance that has been proposed by several models of visual search could depend on such feature-based modulations. To evaluate the relationship of these modulations to location-based attention in greater detail, the discrimination time for the relevant feature was reduced by visual masking (experiment 3). When this was done, no relevant feature effect was found. Thus, the relevant feature effect was clearly strongly dependent on the ongoing stimulus processing, so that relevant features outside of the spatial focus of attention were only given preferential processing when features were discriminated actively.

Altogether, the present experiments showed that visual attention must coordinate different selection processes on a tight temporal scale of tens of milliseconds, and uses attentional modules in a flexible manner, in order to perform in a manner that best suits the requirements of an individual search task.

Literaturverzeichnis

- Anllo-Vento, L., & Hillyard, S.A. (1996). Selective attention to the color and direction of moving stimuli: electrophysiological correlates of hierarchical feature selection. *Perception & Psychophysics*, *58*, 191-206.
- Anllo-Vento, L., Luck, S.J., & Hillyard, S.A. (1998). Spatio-temporal dynamics of attention to color: evidence from human electrophysiology. *Human Brain Mapping*, *6*, 216-238.
- Arnott, S.R., Pratt, J., Shore, D.I., & Alain, C. (2001). Attentional set modulates visual areas: an event-related potential study of attentional capture. *Brain Research Cognitive Brain Research*, *12*, 383-395.
- Bacon, W.F., & Egeth, H.E. (1994). Overriding stimulus-driven attentional capture. *Perception & Psychophysics*, *55*, 485-496.
- Bartels, A., & Zeki, S. (2000). The architecture of the colour centre in the human visual brain: new results and a review. *European Journal of Neuroscience*, *12*, 172-193.
- Beauchamp, M.S., Cox, R.W., & DeYoe, E.A. (1997). Graded effects of spatial and featural attention on human area MT and associated motion processing areas. *Journal of Neurophysiology*, *78*, 516-20.
- Bichot, N.P., Cave, K.R., & Pashler, H. (1999). Visual selection mediated by location: feature-based selection of noncontiguous locations. *Perception & Psychophysics*, *61*, 403-423.
- Bichot, N.P., Rossi, A.F., & Desimone, R. (2005). Parallel and serial neural mechanisms for visual search in macaque area V4. *Science*, *308*, 529-534.
- Bisiach, E., & Vallar, G. (1988). Hemineglect in humans. In: F. Boller, J. Grafman, G. Rizzolatti, H. Goodglass (Hrsg.), *Handbook of Neuropsychology* (S. 195-222). Amsterdam: Elsevier.
- Blaser, E., Pylyshyn, Z.W., & Holcombe, A.O. (2000). Tracking an object through feature space. *Nature*, *408*, 196-199.
- Boynton, G.M. (2005). Attention and visual perception. *Current Opinion in Neurobiology*, *15*, 465-469.
- Brefczynski, J.A., & DeYoe, E.A. (1999). A physiological correlate of the 'spotlight' of visual attention. *Nature Neuroscience*, *2*, 370-374.
- Broadbent, D.E. (1958). Perception and communication. Oxford: Pergamon Press.

- Bundesen, C. (1990). A theory of visual attention. *Psychological Review*, 97, 523-547.
- Cave, K.R., & Pashler, H. (1995). Visual selection mediated by location: Selecting successive visual objects. *Perception & Psychophysics*, 57, 421-432.
- Cave, K.R. (1999). The FeatureGate model of visual selection. *Psychological Research*, 62, 182-194.
- Chelazzi, L., Miller, E.K., Duncan, J., & Desimone, R. (1993). A neural basis for visual search in inferior temporal cortex. *Nature*, 363, 345-347.
- Chelazzi, L., Duncan, J., Miller, E.K., & Desimone, R. (1998). Responses of neurons in inferior temporal cortex during memory-guided visual search. *Journal of Neurophysiology*, 80, 2918-2940.
- Chelazzi, L., Miller, E.K., Duncan, J., & Desimone, R. (2001). Responses of neurons in macaque area V4 during memory-guided visual search. *Cerebral Cortex*, 11, 761-772.
- Cohen, A., & Ivry, R. (1989). Illusory conjunctions inside and outside the focus of attention. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 15, 650-663.
- Connor, C.E., Gallant, J.L., Preddie, D.C., & Van Essen, D.C. (1996). Responses in area V4 depend on the spatial relationship between stimulus and attention. *Journal of Neurophysiology*, 75, 1306-1308.
- Connor, C.E., Preddy, D.C., Gallant, J.L., & Van Essen, D.C. (1997). Spatial attention effects in macaque area V4. *Journal of Neuroscience*, 19, 3201-3214.
- Cook, E.P., & Maunsell, J.H. (2002). Attentional modulation of behavioral performance and neuronal responses in middle temporal and ventral intraparietal areas of macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, 22, 1994-2004.
- Corbetta, M., Miezin, F.M., Dobmeyer, S., Shulman, G.L., & Petersen, S.E. (1990). Attentional modulation of neural processing of shape, color, and velocity in humans. *Science*, 248, 1556-1559.
- Corbetta, M., Miezin, F.M., Dobmeyer, S., Shulman, G.L., & Petersen, S.E. (1991). Selective and divided attention during visual discriminations of shape, color, and speed: functional anatomy by positron emission tomography. *Journal of Neuroscience*, 11, 2383-2402.
- Corbetta, M., & Shulman, G.L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 3, 201-215.

- Crouzeix, A., Yvert, B., Bertrand, O., & Pernier, J. (1999). An evaluation of dipole reconstruction accuracy with spherical and realistic head models in MEG. *Clinical Neurophysiology*, *110*, 2176-2188.
- Desimone, R. (1998). Visual attention mediated by biased competition in extrastriate visual cortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *353*, 1245-1255.
- Desimone, R., & Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annual Review of Neurosciences*, *18*, 193-222.
- Deutsch, J.A., & Deutsch, D. (1963). Attention: Some theoretical considerations. *Psychological Review*, *70*, 80-90.
- Driver, J., & Baylis, G.C. (1989). Movement and visual attention: the spotlight metaphor breaks down. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *15*, 448-456.
- Duncan, J. (1984). Selective attention and the organization of visual information. *Journal of Experimental Psychology: General*, *113*, 501-517.
- Duncan, J., & Humphreys, G.W. (1989). Visual search and stimulus similarity. *Psychological Review*, *96*, 433-458.
- Duncan, J., & Humphreys, G. (1992). Beyond the search surface: visual search and attentional engagement. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *18*, 578-588.
- Duncan, J., Humphreys, G., & Ward, R. (1997). Competitive brain activity in visual attention. *Current Opinion Neurobiology*, *7*, 255-261.
- Eimer, M. (1997). "Sensory gating" as a mechanism for visuospatial orienting: electrophysiological evidence from trial-by-trial cuing experiments. *Perception & Psychophysics*, *55*, 667-675.
- Eriksen, C.W., & Hoffman, J.E. (1973). The extent of processing of noise elements during selective encoding from visual displays. *Perception and Psychophysics*, *14*, 155-160.
- Ferrera, V.P., Rudolph, K.K., & Maunsell, J.H. (1994). Responses of neurons in the parietal and temporal visual pathways during a motion task. *Journal of Neuroscience*, *14*, 6171-6186.
- Folk, C.L., & Remington, R. (1998). Selectivity in distraction by irrelevant featural singletons: evidence for two forms of attentional capture. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *24*, 847-858.

- Folk, C.L., Remington, R.W., & Johnston, J.C. (1992). Involuntary covert orienting is contingent on attentional control settings. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *18*, 1030-1044.
- Fuchs, M., Drenckhahn, R., Wischmann, H.A., & Wagner, M. (1998). An improved boundary element method for realistic volume-conductor modeling. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, *45*, 980-997.
- Fuchs, M., Wagner, M., Kohler, T., & Wischmann, H.A. (1999). Linear and nonlinear current density reconstructions. *Journal of Clinical Neurophysiology*, *16*, 267-295.
- Haenny, P.E., & Schiller, P.H. (1988). State dependent activity in monkey visual cortex. I. Single cell activity in V1 and V4 on visual tasks. *Experimental Brain Research*, *69*, 225-244.
- Haenny, P.E., Maunsell, J.H., & Schiller, P.H. (1988). State dependent activity in monkey visual cortex. II. Retinal and extraretinal factors in V4. *Experimental Brain Research*, *69*, 245-259.
- Halligan, P.W., Fink, G.R., Marshall, J.C., & Vallar, G. (2003). Spatial cognition: evidence from visual neglect. *Trends in Cognitive Science*, *7*, 125-133.
- Hämäläinen, M.S., & Sarvas, J. (1989). Realistic conductivity geometry model of the human head for interpretation of neuromagnetic data. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, *36*, 165-171.
- Hämäläinen, M.S., & Ilmoniemi, R.J. (1994). Interpreting magnetic fields of the brain: minimum norm estimates. *Medical Biological Engineering and Computing*, *32*, 35-42.
- Harter, M.R., & Previc, F.H. (1978). Size-specific information channels and selective attention: visual evoked potential and behavioral measures. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology*, *45*, 628-640.
- Harter, M.R., & Guido, W. (1980). Attention to pattern orientation: negative cortical potentials, reaction time, and the selection process. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology*, *49*, 461-475.
- Harter, M.R., Aine, C., & Schroeder, C. (1982). Hemispheric differences in the neural processing of stimulus location and type: effects of selective attention on visual evoked potentials. *Neuropsychologia*, *20*, 421-438.
- Harter, M.R., & Anllo-Vento, L. (1991). Visual-spatial attention preparation and selection in children and adults. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology*, *42*, 183-194.

- Heinze, H.J., Mangun, G.R., Burchert, W., Hinrichs, H., Scholz, M., Münte, T.F., Gös, A., Scherg, M., Johannes, S., Hundeshagen, H., Gazzaniga, M.S., & Hillyard, S.A. (1994). Combined spatial and temporal imaging of brain activity during visual selective attention in humans. *Nature*, *372*, 543-546.
- Helmholtz, H.v. (1910). *Handbuch der Physiologischen Optik*. Hamburg/Leipzig: Voss.
- Heslenfeld, D.J., Kenemans, J.L., Kok, A., & Molenaar, P.C.M. (1997). Feature processing and attention in the human visual system: an overview. *Biological Psychology*, *45*, 183-215.
- Hillyard, S.A., & Münte, T.F. (1984). Selective attention to color and location: an analysis with event-related brain potentials. *Perception & Psychophysics*, *36*, 185-198.
- Hillyard, S.A., & Mangun, G.R. (1987). Sensory gating as a physiological mechanism for visual selective attention. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology Supplement*, *40*, 61-67.
- Hillyard, S.A., & Anllo-Vento, L. (1998). Event-related brain potentials in the study of visual selective attention. *PNAS*, *95*, 781-787.
- Hillyard, S.A., Vogel, E.K., & Luck, S.J. (1998). Sensory gain control (amplification) as a mechanism of selective attention: electrophysiological and neuroimaging evidence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *353*, 1257-1270.
- Hopf, J.M., Luck, S.J., Girelli, M., Hagner, T., Mangun, G.R., Scheich, H., & Heinze, H.J. (2000). Neural sources of focused attention in visual search. *Cerebral Cortex*, *10*, 1233-1241.
- Hopf, J.M., & Mangun, G.R. (2000). Shifting visual attention in space: an electrophysiological analysis using high spatial resolution mapping. *Clinical Neurophysiology*, *111*, 1-17.
- Hopf, J.M., Boelmans, K., Schoenfeld, A.M., Heinze, H.J., & Luck, S.J. (2002a). How does attention attenuate target-distractor interference in vision? Evidence from magnetoencephalographic recordings. *Brain Research: Cognitive Brain Research*, *15*, 17-29.
- Hopf, J.M., Vogel, E., Woodman, G., Heinze, H.J., & Luck, S.J. (2002b). Localizing visual discrimination processes in time and space. *Journal of Neurophysiology*, *88*, 2088-2095.
- Hopf, J.M., Nösselt, T., Tempelmann, C., Braun, J., Schoenfeld, M.A., & Heinze, H.J. (2004). Popout modulates focal attention in primary visual cortex. *NeuroImage*, *22*, 574-582.

- James, W. (1950). *The principles of psychology* (Bd. 1). New York: Dover Publications (ursprünglich veröffentlicht 1890).
- Jonides, J., & Yantis, S. (1988). Uniqueness of abrupt visual onset in capturing attention. *Perception & Psychophysics*, *43*, 346-354.
- Kastner, S., Nothdurft, H.C., & Pigarev, I.N. (1997). Neuronal correlates of pop-out in cat striate cortex. *Vision Research*, *37*, 371-376.
- Kastner, S., Pinsk, M.A., De Weerd, P., Desimone, R., & Ungerleider, L.G. (1999). Increased activity in human visual cortex during directed attention in the absence of visual stimulation. *Neuron*, *22*, 751-761.
- Kenemans, J.L., Kok, A., & Smulders, F.T. (1993). Event-related potentials to conjunctions of spatial frequency and orientation as a function of stimulus parameters and response requirements. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *88*, 51-63.
- Kim, M.S., & Cave, K.R. (1995). Spatial attention in visual search for features and feature conjunctions. *Psychological Science*, *6*, 376-380.
- Lavie, N., & Driver, J. (1996). On the spatial extent of attention in object-based visual selection. *Perception & Psychophysics*, *58*, 1238-1251.
- Liu, T., Larsson, J., & Carrasco, M. (2007). Feature-based attention modulates orientation-selective responses in human visual cortex. *Neuron*, *55*, 313-323.
- Luck, S.J., & Hillyard, S.A. (1990). Electrophysiological evidence for parallel and serial processing during visual search. *Perception & Psychophysics*, *48*, 603-617.
- Luck, S.J., Heinze, H.J., Mangun, G.R., & Hillyard, S.A. (1990). Visual event-related potentials index focused attention within bilateral stimulus arrays. II. Functional dissociation of P1 and N1 components. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *75*, 528-542.
- Luck, S.J., & Hillyard, S.A. (1994a). Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search. *Psychophysiology*, *31*, 291-308.
- Luck, S.J., & Hillyard, S.A. (1994b). Spatial filtering during visual search: evidence from human electrophysiology. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *20*, 1000-1014.
- Luck, S.J., & Hillyard, S.A. (1995). The role of attention in feature detection and conjunction discrimination: an electrophysiological analysis. *Intern. Journal of Neuroscience*, *80*, 281-297.

- Luck, S.J., Girelli, M., McDermott, M.T., & Ford, M.A. (1997a). Bridging the gap between monkey neurophysiology and human perception: an ambiguity resolution theory of visual selective attention. *Cognitive Psychology*, *33*, 64-87.
- Luck, S.J., Chelazzi, L., Hillyard, S.A., & Desimone, R. (1997b). Mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, *77*, 24-42.
- Luck, S.J. (1999). Direct and indirect integration of event-related potentials, functional magnetic resonance images, and single-unit recordings. *Human Brain Mapping*, *8*, 115-120.
- Luck, S.J., Woodman, G.F., & Vogel, E.K. (2000). Event-related potential studies of attention. *Trends in Cognitive Science*, *4*, 432-440.
- Luck, S.J. & Vecera, S.P. (2002). Attention. In H. Pashler (Series Ed.) & S. Yantis (Volume Ed.), *Stevens Handbook of Experimental Psychology: Vol. 1. Sensation and Perception*.
- Mangun, G.R., & Hillyard, S.A. (1988). Spatial gradients of visual attention: behavioral and electrophysiological evidence. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *70*, 417-428.
- Mangun, G. R., & Hillyard, S. A. (1991). Modulations of sensory-evoked brain potentials indicate changes in perceptual processing during visuospatial priming. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *17*, 1057-1074.
- Mangun, G.R. (1995). Neural mechanisms of visual selective attention. *Psychophysiology*, *32*, 4-18.
- Mangun, G.R., Buonocore, M.H., Girelli, M., & Jha, A.P. (1998). ERP and fMRI measures of visual spatial selective attention. *Human Brain Mapping*, *6*, 383-389.
- Martinez-Trujillo, J.C., & Treue, S. (2004). Feature-based attention increases the selectivity of population responses in primate visual cortex. *Current Biology*, *14*, 744-751.
- Maunsell, J.H., & Newsome, W.T. (1987). Visual processing in monkey extrastriate cortex. *Annual Reviews of Neuroscience*, *10*, 363-401.
- Maunsell, J.H., Sclar, G., Nealey, T.A., & DePriest, D.D. (1991). Extraretinal representations in area V4 in the macaque monkey. *Vision in Neuroscience*, *7*, 561-573.
- McAdams, C.J., & Maunsell, J.H. (1999). Effects of attention on orientation-tuning functions of single neurons in macaque cortical area V4. *Journal of Neuroscience*, *19*, 431-441.
- McAdams, C.J., & Maunsell, J.H. (2000). Attention to both space and feature modulates neuronal responses in macaque area V4. *Journal of Neurophysiology*, *83*, 1751-1755.

- Melcher, D., Papathomas, T.V., Vidnyánszky, Z. (2005). Implicit attentional selection of bound visual features. *Neuron*, 46, 723-729.
- Mitchell, J.F., Stoner, G.R., Fallah, M., & Reynolds, J.H. (2003). Attentional selection of superimposed surfaces cannot be explained by modulation of the gain of color channels. *Vision Research*, 43, 1323-1328.
- Moran, J., & Desimone, R. (1985). Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science*, 229, 782-784.
- Motter, B. (1993). Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli. *Journal of Neurophysiology*, 70, 909-919.
- Motter, B.C. (1994). Neural correlates of attentive selection for color or luminance in extrastriate area V4. *Journal of Neuroscience*, 14, 2178-2189.
- Nakayama, K., & Silverman, G.H. (1986). Serial and parallel processing of visual feature conjunctions. *Nature*, 320, 264-265.
- Neisser, U. (1967). *Cognitive psychology*. New York: Appleton-Centry-Crofts.
- Nissen, M.J. (1985). Accessing features and objects: is location special? In Posner & Marin (Eds.), *Attention and performance XI* (pp. 205-219). Hillsdale, N.J.: Erlbaum.
- O'Craven, K.M., Rosen, B.R., Kwong, K.K., Treisman, A., & Savoy, R.L. (1997). Voluntary attention modulates fMRI activity in human MT-MST. *Neuron*, 18, 591-598.
- O'Craven, K.M., Downing, P. & Kanwisher, N.K. (1999). fMRI Evidence for Objects as the Units of Attentional Selection. *Nature*, 401, 584-587.
- Olshausen, B.A., Anderson, C.H., & Van Essen, D.C. (1993). A neurobiological model of visual attention and invariant pattern recognition based on dynamic routing of information. *Journal of Neuroscience*, 13, 4700-4719.
- Posner, M.I. (1980). Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 32, 3-25.
- Posner, M.I., Snyder, C.R., & Davidson, B.J. (1980). Attention and the detection of signals. *Journal of Experimental Psychology*, 109, 160-174.
- Rafal, R.D. (1994). Neglect. *Current Opinion of Neurobiology*, 4, 231-236.
- Reynolds, J.H., Chelazzi, L., & Desimone, R. (1999). Competitive mechanisms subserve attention in macaque areas V2 and V4. *Journal of Neuroscience*, 19, 1736-1753.

- Reynolds, J.H., Pasternak, T., & Desimone, R. (2000). Attention increases sensitivity of V4 neurons. *Neuron*, *26*, 703-714.
- Reynolds, J.H., Alborzian, S., & Stoner, G.R. (2003). Exogenously cued attention triggers competitive selection of surfaces. *Vision Research*, *43*, 59-66.
- Ritter, W., Simson, R., & Vaughan, H. G. (1988). Effects of the amount of stimulus information processed on negative event-related potentials. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *69*, 244-258.
- Rossi, A.F., & Paradiso, M.A. (1995). Feature-specific effects of selective visual attention. *Vision Research*, *35*, 621-634.
- Saenz, M., Buracas, G.T., & Boynton, G.M. (2002). Global effects of feature-based attention in human visual cortex. *Nature Neuroscience*, *5*, 631-632.
- Saenz, M., Buracas, G.T., & Boynton, G.M. (2003). Global feature-based attention for motion and color. *Vision Research*, *43*, 629-637.
- Schein, S.J., & Desimone, R. (1990). Spectral properties of V4 neurons in the macaque. *Journal of Neuroscience*, *10*, 3369-3389
- Schoenfeld, M.A., Heinze, H.J., & Woldorff, M.G. (2002). Unmasking motion-processing activity in human brain area V5/MT+ mediated by pathways that bypass primary visual cortex. *Neuroimage*, *17*, 769-779.
- Schoenfeld, M.A., Tempelmann, C., Martinez, A., Hopf, J.M., Sattler, C., Heinze, H.J., & Hillyard, S.A. (2003). Dynamics of feature binding during object-selective attention. *PNAS*, *100*, 11806-11811.
- Serences, J.T., Schwarzbach, J., Courtney, S.M., Golay, X., & Yantis, S. (2004). Control of object-based attention in human cortex. *Cerebral Cortex*, *14*, 1346-1357.
- Serences, J.T., & Boynton, G.M. (2007). Feature-based attentional modulations in the absence of direct visual stimulation. *Neuron*, *55*, 301-312.
- Shui-I, S., & Sperling, G. (1996). Is there feature-based attentional selection in visual search? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *22*, 758-779.
- Smid, H.G., Mulder, G., Mulder, L.J., & Brands, G.J. (1992). A psychophysiological study of the use of partial information in stimulus-response translation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *18*, 1101-1119.
- Society, A.E. (1994). Guideline seven: a proposal for standard montages to be used in clinical EEG. American Electroencephalographic Society. *Journal of Clinical Neurophysiology*, *11*, 30-36.

- Talairach, J., & Tournoux, P. (1988). Co-planar stereotaxic atlas of the human brain: 3-dimensional proportional system: an approach to cerebral imaging. Stuttgart: Thieme Verlag.
- Theeuwes, J., & Burger, R. (1998). Attentional control during visual search: the effect of irrelevant singletons. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 24, 1342-1353.
- Theeuwes, J., Kramer, A.F., & Atchley, P. (2001). Spatial attention in early vision. *Acta Psychologica*, 108, 1-20.
- Treisman, A. (1964). Selective attention in man. *British Medical Bulletin*, 20, 12-16.
- Treisman, A., & Gelade, G. (1980). A feature-integration theory of attention. *Cognitive Psychology*, 12, 97-136.
- Treisman, A., & Gormican, S. (1988). Feature analysis in early vision: Evidence from search asymmetries. *Psychological Review*, 95, 15-48.
- Treisman, A., & Sato, S. (1990). Conjunction search revisited. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 16, 459-478.
- Treisman, A. (1996). The binding problem. *Current Opinion in Neurobiology*, 6, 171-178.
- Treue, S., & Maunsell, J.H. (1996). Attentional modulation of visual motion processing in cortical areas MT and MST. *Nature*, 382, 539-541.
- Treue, S., & Martinez-Trujillo, J.C. (1999). Feature-based attention influences motion processing gain in macaque visual cortex. *Nature*, 399, 575-579.
- Treue, S. (2001). Neuronal correlates of attention in primate visual cortex. *Trends in Neurosciences*, 24, 295-300.
- Tsal, Y. (1983). Movement of attention across the visual field. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 9, 523-530.
- Valdes-Sosa, M., Cobo, A., & Pinilla, T. (1998). Transparent motion and object-based attention. *Cognition*, 66, B13-23.
- Vandenberghe, R., Gitelman, D.R., Parrish, T.B., & Mesulam, M.M. (2001). Functional specificity of superior parietal mediation of spatial shifting. *Neuroimage*, 14, 661-673.
- Vogel, E.K., & Luck, S.J. (2000). The visual N1 component as an index of a discrimination process. *Psychophysiology*, 37, 190-203.

- Wade, A.R., Brewer, A.A., Rieger, J.W., & Wandell, B.A. (2002). Functional measurements of human ventral occipital cortex: retinotopy and colour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Biological Science*, 357, 963-973.
- Wijers, A.A., Mulder, G., Okita, T., Mulder, L.J.M., & Scheffers, M.K. (1989). Attention to color: an analysis of selection, controlled search, and motor activation, using event-related potentials. *Psychophysiology*, 26, 89-109.
- Wijers, A.A., Lange, J.J., Mulder, G., Mulder, L.J. (1997). An ERP study of visual spatial attention and letter target detection for isoluminant and nonisoluminant stimuli. *Psychophysiology*, 34, 553-565.
- Wolfe, J.M., Cave, K.R., & Franzel, S.L. (1989). Guided search: an alternative to the feature integration model for visual search. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 15, 419-433.
- Wolfe, J. (1994). Guided search 2.0 A revised model of visual search. *Psychonomic Bulletin & Review*, 1, 202-238.
- Wolfe, J.M., & Gancarz, G. (1996) Guided Search 3.0 Basic and Clinical Applications of Vision Science. Dordrecht: Kluwer Academic.
- Wolfe, J.M., Oliva, A., Butcher, S.J., & Arsenio, H.C. (2002). An unbinding problem? The disintegration of visible, previously attended objects does not attract attention. *Journal of Vision*, 2, 256-271.
- Womelsdorf, T., Anton-Erxleben, K., Pieper, F., & Treue, S. (2006). Dynamic shifts of visual receptive fields in cortical area MT by spatial attention. *Nature Neuroscience*, 9, 1156-1160.
- Woodman, G.F., & Luck, S.J. (1999). Electrophysiological measurement of rapid shifts of attention during visual search. *Nature*, 400, 867-869.
- Yantis, S., & Hillstrom, A.P. (1994). Stimulus-driven attentional capture: evidence from equiluminant visual objects. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 20, 95-107.
- Yantis, S., & Egeth, H.E. (1999). On the distinction between visual salience and stimulus-driven attentional capture. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 25, 661-676.
- Yantis, S., Schwarzbach, J., Serences, J.T., Carlson, R.L., Steinmetz, M.A., Pekar, J.J., & Courtney, S.M. (2002). Transient neural activity in human parietal cortex during spatial attention shifts. *Nature Neuroscience*, 5, 995-1002.
- Yantis, S., & Serences, J.T. (2003). Cortical mechanisms of space-based and object-based attentional control. *Current Opinion in Neurobiology*, 13, 187-193.

Zomeran, A.H. & Brouwer, W.H. (1994). *Clinical neuropsychology of attention*. New York: Oxford Univ. Press.

Anhang

A.1 Probandeninformation (*Auszug*)

Sie stellen sich für ein Experiment zur Verfügung, welches die räumliche und zeitliche Analyse eines definierten kognitiven Prozesses (z.B. visuelle Aufmerksamkeit, Gedächtnisaufgabe, Sprachverarbeitung) zum Ziel hat. Dazu werden Ihnen visuell, akustisch oder mechanisch Reize dargeboten, auf die Sie in geeigneter Weise reagieren müssen. Die genaue Form des experimentellen Ablaufes, insbesondere die Aufgabe, wird Ihnen vom Versuchsleiter erklärt. Während des Experimentes werden an Ihrer Kopfoberfläche kontinuierlich die Hirnströme (Elektroenzephalogramm (EEG)) und die hirneigenen Magnetfelder (Magnetoenzephalogramm (MEG)) gemessen. Um Störungen dieser Messungen zu vermeiden, findet das Experiment komplett in einem abgeschirmten Raum statt. Während der Messung sind Sie allein in diesem Raum. Sie werden allerdings fortlaufend per Video und per Gegensprechanlage überwacht – das Personal befindet sich unmittelbar vor der Abschirmkammer.

Nachfolgend werden die beiden Messverfahren kurz erläutert:

1. Elektroenzephalogramm (EEG)

Aufgrund der Aktivität der Nervenzellen lässt sich an der Kopfoberfläche fortlaufend eine elektrische Spannung messen – das Elektroenzephalogramm (EEG). Um diese Spannung messtechnisch erfassen zu können, müssen an verschiedenen Stellen des Kopfes Elektroden platziert werden, die eine leitende Verbindung zwischen Kopfoberfläche und Messverstärker herstellen. Die Elektroden bestehen aus Silber/Silberchlorid, Zinn oder Gold. Zur Verbesserung der Leitfähigkeit wird eine Paste verwendet, die im wesentlichen aus Wasser, Kochsalz und Verdickungsmittel besteht. Um zwischen Haut und Elektrode einen hinreichend guten Kontakt herzustellen, werden die Elektroden durch eine spezielle Haube an der Kopfoberfläche fixiert. In Sonderfällen werden sie mittels spezieller Kleber (Collodium) am Kopf befestigt. Zur Messung verwendet man spezielle Verstärker, denen ein Rechner zwecks Erfassung, Speicherung und Verarbeitung nachgeschaltet ist.

Es werden nur solche Geräte verwendet, die den einschlägigen Sicherheitsbestimmungen genügen. Sie werden in gleicher Form auch für die klinische Routine eingesetzt. Die EEG-Messung ist vollständig gefahrlos.

2. Magnetoenzephalogramm (MEG)

Die aktiven Nervenzellen erzeugen neben dem elektrischen Feld auch ein magnetisches Feld (MEG), welches mittels geeigneter Sensoren und Elektronik gemessen werden kann. Die Messung erfolgt hier kontaktlos, d.h., die Sensoren befinden sich in einigen Zentimeter Abstand vom Kopf. Zur Messung wird die helm-ähnliche Kopfspule dicht an Ihre Kopfoberfläche positioniert. Die insgesamt 148 Sensoren sind hinter der Helmoberfläche verborgen. Sie werden mit flüssigem Helium auf einer Temperatur von -269 Grad Celsius gehalten. Die Helmoberfläche hat dennoch Raumtemperatur.

Das MEG-Gerät entspricht den gängigen Sicherheitsvorschriften und wird auch für routinemässige Messungen an Patienten genutzt. Die MEG-Messung ist völlig gefahrlos. Zur Messung werden Sie weder irgendwelcher Strahlung noch einem magnetischen Feld ausgesetzt.

3. Datenverarbeitung

Zur eindeutigen Identifikation der Messungen werden einige persönliche Daten von Ihnen erfasst und intern auf einem Rechner archiviert. Des weiteren wird dort auch Ihre Bankverbindung eingetragen. Diese Informationen sind aber nur wenigen, an der Klinik für Neurologie II beschäftigten Mitarbeitern und Forschern zugänglich, die zur vertraulichen Behandlung der Daten verpflichtet sind. Die Daten werden nach den geltenden Vorschriften des Datenschutzes behandelt. Die Messdaten werden gleichfalls in einem Rechnersystem archiviert und ausgewertet. Diese Datensätze sind vollständig anonymisiert und werden ausschliesslich in anonymisierter Form publiziert.

Curriculum Vitae

Dr. med. Kai Boelmans

Universitätsklinikum Hamburg-Eppendorf
 Klinik und Poliklinik für Neurologie
 Martinistraße 52
 20246 Hamburg
 Telefon: (040) 42803-3770
 Fax: (040) 42803-6721
 E-Mail: k.boelmans@uke.uni-hamburg.de

Persönliche Informationen:

Geburtsdatum/-ort: 05.09.1977 in Nordhorn
 Staatsangehörigkeit: deutsch
 Familienstand: ledig

Bildungsweg:

1984 – 1988 Grundschule, Schüttdorf
 1988 – 1997 Missionsgymnasium St. Antonius, Bad Bentheim/Bardel
 1997 – 1998 Grundwehrdienst
 1998 – 2004 Studium der Humanmedizin, Medizinische Fakultät,
 Otto-von-Guericke-Universität, Magdeburg
 2000 – 2004 Studiengang Neurowissenschaften, Naturwissenschaftliche Fakultät,
 Otto-von-Guericke-Universität, Magdeburg
 2004 – 2007 Assistenzarzt an der Klinik für Neurologie II, Otto-von-Guericke-
 Universität, Magdeburg (Leitung Prof. H.-J. Heinze)
 seit 2007 Assistenzarzt an der Klinik und Poliklinik für Neurologie,
 Universitätsklinikum Hamburg-Eppendorf (Leitung: Prof. C. Gerloff)

Medizinische Promotion:

2002 – 2005 Neuronale Mechanismen der Auflösung von ambiger Merkmals-
 kodierung bei der visuellen Suche. Elektro- und magnet-
 enzephalographische Untersuchungen.

Publikationen:

- Hopf JM, Luck SJ, Boelmans K, et al.. The neural site of attention matches the spatial scale of perception. *J Neurosci* 2006;26:3532-40.
- Hopf JM, Boelmans K, Schoenfeld MA, et al. Attention to features precedes attention to locations in visual search: Evidence from electromagnetic brain responses in humans. *J Neurosci* 2004;24:1822-32.
- Hopf JM, Boelmans K, Schoenfeld MA, et al. How does attention attenuate target-distractor interference in vision? Evidence from magnetoencephalographic recordings. *Brain Res Cogn Brain Res* 2002;15:17-29.