

**Neuronale Korrelate merkmalsbasierter Aufmerksamkeitsselektion
der verschiedenen Bewegungs-Sub-Merkmale Geschwindigkeit,
Richtung und Kohärenz**

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 Dipl.-Biol. Stefanie Kau

geboren am 05.06.1984 in Waren (Müritz)

Gutachter: Prof. Dr. med. Ariel M. Schoenfeld
Prof. Dr. Stefan Treue

eingereicht am: 23.10.2013

verteidigt am: 14.10.2014

***Nimm an, was nützlich ist.
Lass weg, was unnütz ist.
Und füge das hinzu, was dein Eigenes ist.***

Bruce Lee

Danksagung

Ohne die Unterstützung der Menschen, denen ich an dieser Stelle herzlich danken möchte, wäre die Fertigstellung der Dissertationsschrift in dieser Form nicht möglich gewesen.

Ganz besonderer Dank gilt dabei meinem Doktorvater Prof. Dr. M. Ariel Schoenfeld, der nicht nur die wissenschaftliche Betreuung meines Dissertationsprojektes übernommen hat, sondern mich schon während und nach meiner Diplomarbeit in meinem Promotionsvorhaben wohlwollend begleitet und unterstützt hat. Die vier Jahre in seiner Arbeitsgruppe waren für mich eine glückliche und inspirierende Zeit, nicht zuletzt wegen der ausgesprochen angenehmen und kollegialen Atmosphäre.

Ein großes Dankeschön geht an die Mitarbeiter des MRT-Teams (danke Renate, Denise, Claus und Jörn) sowie des MEG-Teams (danke Laura, Nina, Steffi, Stefan und Wormi) für die tatkräftige Unterstützung bei der Durchführung sämtlicher Messungen. Ich danke Dr. Michael Scholz für die Hilfe bei der Planung der Experimente. Darüber hinaus möchte ich der gesamten wissenschaftlichen Arbeitsgruppe der Klinik für Neurologie für die freundschaftliche Atmosphäre und Hilfsbereitschaft danken.

Ein ganz besonderer Dank geht an meine Kollegen (danke Rowena, Laura, Nina, Steffi, Hendrik, Christian und Stoppel), die ich nach vier Jahren gemeinsamer Arbeit auch meine Freunde nennen darf, und die bei den konstruktiven und lustigen Kaffeepausen bei der Arbeit, aber auch privat, immer für gute Laune und die nötige Ablenkung gesorgt haben.

Nicht zuletzt bin ich meiner Familie, meinen Eltern Monika und Peter, meinen Geschwistern Martin und Christin, und meinem Freund Christoph, für die unentwegte, gleichermaßen tatkräftige und moralische Unterstützung sowohl während meines Studiums als auch während der Verwirklichung meines Dissertationsvorhabens, zu tiefstem Dank verpflichtet. Ohne ihre Hilfe, ihre Geduld, ihre Zuversicht und ihr Vertrauen wäre die Entstehung dieser Arbeit nicht möglich gewesen.

Zusammenfassung

Selektive visuelle Aufmerksamkeitsprozesse können auf orts-, merkmals- oder objektbasierter Weise operieren. Wird Aufmerksamkeit zum Beispiel auf ein Merkmal, wie Bewegung, gerichtet, so wird die Aktivität in den entsprechenden humanen kortikalen bewegungssensitiven Arealen erhöht. Obwohl die Bewegungswahrnehmung beim Menschen schon weitestgehend untersucht ist, wurden die neuronalen raum-zeitlichen Korrelate merkmalsbasierter Aufmerksamkeit in Bezug auf die Verarbeitung einfacher und komplexer Merkmale, wie zum Beispiel Geschwindigkeit, Richtung und Kohärenz, bisher noch nicht zusammen untersucht. In der vorliegenden Dissertation wurde sich dieser Fragestellung mittels kombinierter ereigniskorrelierter, bildgebender Methoden (fMRT, EEG, MEG) gewidmet.

In der Merkmalsdimension Bewegung wird grundsätzlich zwischen einfachen Sub-Merkmalen, wie Richtung und Geschwindigkeit, und komplexen, wie Kohärenz, unterschieden. Die Hypothese war, dass Aufmerksamkeit die neuronale Aktivität zu einem früheren Zeitpunkt in hierarchisch niedrigeren visuellen Arealen moduliert, wenn einfache Bewegungs-Sub-Merkmale, wie Geschwindigkeit oder Richtung, attendiert werden. Spätere Modulationen in hierarchisch höheren Regionen wurden hingegen erwartet, wenn die Aufmerksamkeit auf komplexere Bewegungs-Sub-Merkmale, wie Kohärenz, gerichtet wurde. In den drei folgenden Experimenten dieser Dissertationsschrift wurden immer jeweils zwei der drei Bewegungs-Sub-Merkmale zusammen untersucht.

Im ersten Experiment wurde der Einfluss der selektiven visuellen Aufmerksamkeit auf die Verarbeitung des einfachen Bewegungs-Sub-Merkmals Geschwindigkeit, versus den, des komplexen Kohärenz, untersucht. Dafür wurde ein 2x2 Design verwendet, in dem die Geschwindigkeit (schnell gegen langsam) und die Kohärenz (hoch versus niedrig) der sich pseudo-zufällig bewegend Punkte innerhalb einer quadratischen Apertur manipuliert wurden. Es sollte entweder die Geschwindigkeit der Punkte attendiert werden, und so schnell wie möglich ein Tastendruck für die schnellen Bewegungen erfolgen (ungeachtet der Kohärenz), oder es sollte auf die Kohärenz geachtet werden, und mit einem Tastendruck auf die hochkohärenten Bewegungen geantwortet werden (ungeachtet der Geschwindigkeit). Für die Auswertung der fMRT- und EEG/MEG-Daten wurden die physiologischen Antworten zum Standard-Stimulus (langsame und niedrigkohärente Bewegung) analysiert, welcher kein Target war. Auf diese Weise konnten sensorische oder motorische Konfundierungen ausgeschlossen werden, da es sich immer um einen identischen physikalischen Stimulus handelte, auf den niemals motorisch geantwortet werden musste. Wenn die Aufmerksamkeit auf die Geschwindigkeit des Bewegungsstimulus gerichtet wurde, so erhöhte sich die neuronale Aktivität in den dorsalen visuellen Arealen V3/V3a und dem IPL, Areale, die auf die Bewegungsverarbeitung spezialisiert sind. Wurde hingegen die Kohärenz des Bewegungsstimulus

attended, so wurden signifikante hämodynamische Aktivierungen in den parietalen Arealen fIPS und SPL beobachtet, Areale, die auf die Verarbeitung komplexer Bewegungsmuster spezialisiert sind. Die gleichzeitige Aufzeichnung ereigniskorrelierter elektro- und magnetenzephalographischer Antworten zeigte, dass die geschwindigkeitsassoziierte attentionale Modulation der Aktivität in einem früheren Zeitbereich (um 240-290 ms (Post-Stimulus)) stattfindet, während die kohärenzassoziierte später (um 320-370 ms) stattfindet. Diese Ergebnisse lassen darauf schließen, dass die attentionale Selektion des simpleren Bewegungs-Sub-Merkmals Geschwindigkeit einfacher ist und daher früher in hierarchisch niedrigeren visuellen Arealen erfolgt. Die attentionale Selektion des komplexeren Bewegungs-Sub-Merkmals Kohärenz hingegen ist schwieriger und findet daher später in hierarchisch höheren parietalen Regionen statt.

Im zweiten Experiment wurde der Einfluss der attentionalen Selektion auf die Verarbeitung des einfachen Bewegungs-Sub-Merkmals Richtung, gegen den, des komplexeren, Kohärenz, untersucht. Dafür wurde auch hier ein 2x2 Design genutzt, in dem die Richtung (nach oben versus nach unten) und die Kohärenz (hoch gegen niedrig) der sich pseudozufällig bewegenden Punkte innerhalb einer quadratischen Apertur manipuliert wurden. Es sollte entweder auf die Richtung der Punkte geachtet werden, und schnellstmöglich mit einem Tastendruck auf die Punkte, die sich nach unten bewegten, reagiert werden (ungeachtet der Kohärenz), oder es sollte die Kohärenz attendiert werden, und ein Tastendruck bei den hochkohärenten Bewegungen erfolgen (ungeachtet der Richtung). Für die Auswertung der fMRT- und EEG/MEG-Daten wurden auch hier die physiologischen Antworten auf einen Standard-Stimulus (Non-Target) verwendet, der aus niedrigkohärenten und sich nach oben bewegenden Punkten bestand. Wurde die Aufmerksamkeit auf das Bewegungs-Sub-Merkmal Richtung des Bewegungsstimulus gerichtet, so wurden auch hier erhöhte neuronale Aktivierungen in Regionen des IPL gefunden. Wurde hingegen die Kohärenz des Bewegungsstimulus attendiert, so wurden, wie in Experiment 1, signifikante hämodynamische Aktivierungen in den parietalen Arealen des fIPS und des SPL gefunden. Die gleichzeitige Aufzeichnung ereigniskorrelierter elektro- und magnetenzephalographischer Antworten zeigte, dass die richtungsassoziierte attentionale Modulation der Aktivität in einem früheren Zeitbereich (um 290-340 ms (Post-Stimulus)) stattfindet, die kohärenzassoziierte dagegen später (um 390-440 ms). Diese Ergebnisse sind ähnlich wie die des ersten Experimentes und zeigen, dass die attentionale Selektion des simpleren Bewegungs-Sub-Merkmals Richtung einfacher ist und daher früher in niedrigeren visuellen Arealen stattfindet, während die Selektion des komplexeren Bewegungs-Sub-Merkmals Kohärenz zeitaufwändiger ist und daher später in höheren parietalen Region erfolgt.

Im dritten Experiment wurde der Einfluss der attentionalen Selektion auf die Verarbeitung der beiden einfachen Bewegungs-Sub-Merkmale Geschwindigkeit versus Richtung

untersucht. In dem hier genutzten 2x2 Design wurden die Geschwindigkeit (langsam gegen schnell) und die Richtung (nach links versus nach rechts) der sich pseudo-zufällig bewegenden Punkte manipuliert. Es sollte entweder auf die Geschwindigkeit der Punkte geachtet werden, und schnellstmöglich mit einem Tastendruck auf die sich schnell bewegenden Punkte geantwortet werden (ungeachtet der Richtung), oder es sollte die Richtung attendiert werden, und ein Tastendruck bei Bewegungen nach rechts erfolgen (ungeachtet der Geschwindigkeit). Für die Auswertung der EEG/MEG-Daten wurden wieder die physiologischen Antworten auf einen Standard-Stimulus (langsame und sich nach links bewegende Punkte) analysiert, welcher niemals ein Target war. Die ereigniskorrelierten elektro- und magnetenzephalographischen Antworten zeigten, dass die aufmerksamkeitsbedingte Verarbeitung der einfachen Bewegungs-Sub-Merkmale Geschwindigkeit und Richtung einen ähnlichen zeitlichen Verlauf besitzen. Darüber hinaus zeigten die Daten, dass die Diskriminierung der Geschwindigkeit etwas schwieriger ist als die der Richtung.

Zusammenfassend lassen die gegenwärtigen Ergebnisse darauf schließen, dass die attentionale Selektion einfacher Bewegungs-Sub-Merkmale, wie Geschwindigkeit oder Richtung, früher (240-290 ms bzw. 290-340 ms), in hierarchisch niedrigeren visuellen Arealen (V3, V3A, IPL) stattfindet, da simple Sub-Merkmale schon auf Einzelneuronenebene bewegungssensitiver Nervenzellen mit bevorzugter Richtung oder Geschwindigkeit verarbeitet werden können. Hingegen ist die Selektion komplexerer Bewegungs-Sub-Merkmale, wie Kohärenz, zeitaufwändiger, da Informationen verschiedener Neurone unterschiedlich bevorzugter Richtungen integriert werden müssen und findet daher später (320-370 ms bzw. 390-440 ms), in hierarchisch höheren parietalen Arealen (fIPS, SPL) statt. Das bedeutet, dass die attentionale Selektion von Bewegungs-Sub-Merkmalen, wie Geschwindigkeit, Richtung und Kohärenz, auf frühestmöglicher Ebene operiert, auf welcher die aufgabenrelevante Diskriminierung erfolgen kann.

Abstract

Selective visual attention is known to act in a spatial, feature-based or in an object-based manner. Attentional feature-selective processing of moving visual stimuli modulates the activity in human cortical motion sensitive areas, which has been documented in numerous experiments. Until now, none of these studies directly investigated the spatio-temporal neural correlates of feature-based attention on the processing of simple and complex features such as speed, direction and coherence. In this doctoral thesis this question was analyzed by using combined event-related electrophysiological, magnetencephalographic (EEG, MEG) and hemodynamic functional magnetic resonance imaging (fMRI) measures of brain activity.

Within the visual motion feature dimension there are simple sub-features such as speed or direction but also complex ones like coherence that can be selectively attended to. The working hypothesis was that attention would modulate neural activity in lower-tier visual regions when simple features such as speed and direction are attended but in higher-tier visual areas when attention is directed on more complex ones such as coherence. In the three experiments performed in this doctoral thesis always two of the three motion sub-features were analyzed.

In the first experiment the neural correlates of attending to the simple sub-feature speed vs. the complex sub-feature coherence of motion were investigated. For this purpose a 2x2 design was employed in which the speed (slow vs. fast) and the coherence (low vs. high) of the pseudo-randomly moving dots within a central aperture were manipulated. The task was to attend either to the speed (and ignore the coherence) or to the coherence (and ignore the speed) and press a button upon the fast speed or high coherence stimulus respectively. The analysis of the fMRI and EEG/MEG data was performed on the physiological responses to a standard-stimulus, which was a slow moving low coherence stimulus that was never a target, as a function whether the subjects paid attention to the speed vs. the coherence. In this way, all sensory or motor confounds were eliminated because the physical stimulus was always identical and never required a motor response. When attention was directed to the speed of motion enhanced neural activity was found in dorsal visual areas V3/V3a and in the IPL, areas previously shown to be specialized in motion processing. In contrast, when attention was directed to the coherence of motion significant hemodynamic activity was observed in the parietal areas fIPS and SPL that are specialized in the processing of complex motion patterns. Concurrent recordings of the event-related electro- and magnetencephalographic responses revealed that the speed-related attentional modulations of activity occurred at an earlier time range (around 240-290ms), whereas the coherence-related ones occurred later (around 320-370ms) post-stimulus. These findings suggest that attentional selection of the simple motion sub-feature speed is easier and occurs earlier in

lower-tier visual regions. However, the attentional selection of the more complex motion sub-feature coherence is more time consuming and occurs later in higher-tier parietal areas.

In the second study the influence of feature-based attentional selection on the processing of the simple motion sub-feature direction versus the more complex one coherence was investigated. For this purpose a 2x2 design similar to that of experiment 1 was employed in which the direction (up or down) and the coherence (low or high) of pseudo-randomly moving dots within a central aperture were manipulated. The task was to attend either to the direction (and ignore the coherence) or to the coherence (and ignore the direction). In addition subjects had to press a button upon the downwards-moving dots or the high coherence stimulus respectively. When attention was directed to the sub-feature direction of motion enhanced neural activity was found in the IPL and also the DMN regions. In contrast, when attention was directed to the coherence of motion significant hemodynamic activity was observed in the parietal areas FIPs and SPL similar to experiment 1. Concurrent recordings of the event-related electro- and magnetencephalographic responses revealed that the direction-related attentional modulations of activity occurred at an earlier time range (around 290-340ms), while the coherence-related ones occurred later (around 390-440ms) post-stimulus. These data are well in line with the findings from the first experiment and suggest that attentional selection of a simple motion sub-feature such as direction is less difficult and occurs earlier in lower-tier visual regions, whereas the attentional selection of a more complex motion sub-feature like coherence is more time consuming and occurs later in higher-tier parietal areas.

In the third experiment the influence of feature-based attentional selection on the processing of the two simple motion sub-features speed versus direction was investigated. For this purpose a 2x2 design was also employed in which the speed (slow or fast) and the direction (left or right) of moving dots within a central aperture were manipulated. The task was to attend either to the speed (and ignore the direction) or to the direction (and ignore the speed) and press a button upon fast motion or rightward moving dots respectively. The event-related electro- and magnetencephalographic responses revealed that the attention-related processing of the simple motion sub-features speed and direction have similar time courses. Moreover the data showed that the discrimination of speed is slightly more difficult than that of direction.

In summary, the current results suggest that the attentional selection of simple motion sub-features like speed or direction occurs faster (240-290ms or 290-340ms) in lower-tier visual areas (V3, V3A, IPL), given that these simple sub-features can already be processed in low-tier areas by motion responsive neurons featuring a preferred direction and speed. However, the selection of the more complex motion sub-features like coherence requires the integration of different information from several neurons with different preferred directions.

Hence, it occurs later (320-370 ms or 390-440 ms) in higher-tier parietal areas (FIPs, IPL). This suggests, that the attentional selection of motion sub-features such as speed, direction and coherence operates on the earliest possible level and boosts neural processing in the lowest-tier regions in which the task-difficult discrimination can be performed.

Inhaltsverzeichnis

Danksagung	III
Zusammenfassung	IV
Abstract	VII
Abkürzungen	XIII
1 Allgemeine Einleitung.....	1
1.1 Aufmerksamkeit	1
1.2 Theorien der selektiven Aufmerksamkeit	3
1.3 Mechanismen der visuellen Aufmerksamkeitsselektion	5
1.3.1 Raumbasierte Aufmerksamkeit.....	7
1.3.2 Merkmalsbasierte Aufmerksamkeit.....	10
1.3.3 Objektbasierte Aufmerksamkeit.....	14
1.3.4 Zusammenfassung.....	17
1.4 Ziel dieser Dissertationsschrift.....	17
2 Allgemeine Methoden	21
2.1 Die funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRT).....	21
2.1.1 Prinzip der Magnetresonanz und der Bildgebung	21
2.1.2 Ortslokalisation.....	23
2.1.3 Aufbau des MR-Scanners	24
2.1.4 Prinzip der fMRT und des BOLD-Effektes	24
2.1.5 Echo-Planar-Imaging (EPI).....	25
2.2 Die Elektroenzephalographie (EEG)	26
2.2.1 Neurophysiologische Grundlagen.....	26
2.2.2 EEG-System	27
2.2.3 Vom EEG zum EKP	28
2.3 Die Magnetenzephalographie (MEG)	28
2.3.1 Biomagnetische und messtechnische Grundlagen	29
2.3.2 MEG-System.....	29
2.3.3 Quellenanalyse	30

3 Experiment 1 – Merkmalsbasierte attentionale Selektion der Sub-Merkmale Geschwindigkeit versus Kohärenz eines Bewegungsstimulus	32
3.1 Einleitung	32
3.2 Methoden	33
3.2.1 Versuchspersonen	33
3.2.2 Stimuli und Experimentelles Design	33
3.2.3 fMRT Datenakquisition	35
3.2.4 fMRT Datenanalyse.....	36
3.2.5 Retinotopische Kartierung	37
3.2.6 EEG/MEG Datenakquisition	37
3.2.7 EEG/MEG Datenanalyse.....	38
3.3 Ergebnisse.....	39
3.3.1 Verhaltensdaten	39
3.3.2 fMRT Ergebnisse.....	40
3.3.3 EEG/MEG Ergebnisse.....	42
3.3.4 Ergebnisse der Retinotopischen Kartierung.....	45
3.4 Zusammenfassung	46
4 Experiment 2 – Merkmalsbasierte attentionale Selektion der Sub-Merkmale Richtung versus Kohärenz eines Bewegungsstimulus	48
4.1 Einleitung	48
4.2 Methoden	49
4.2.1 Versuchspersonen	49
4.2.2 Stimuli und Experimentelles Design	49
4.2.3 fMRT Datenakquisition	51
4.2.4 fMRT Datenanalyse.....	51
4.2.5 EEG/MEG Datenakquisition	52
4.2.6 EEG/MEG Datenanalyse.....	53
4.3 Ergebnisse.....	53
4.3.1 Verhaltensdaten	53
4.3.2 fMRT Ergebnisse.....	54
4.3.3 EEG/MEG Ergebnisse.....	56

4.4 Zusammenfassung	59
5 Experiment 3 – Merkmalsbasierte attentionale Selektion der Sub-Merkmale Richtung versus Geschwindigkeit eines Bewegungsstimulus	61
5.1 Einleitung	61
5.2 Methoden	62
5.2.1 Versuchspersonen	62
5.2.2 Stimuli und Experimentelles Design	62
5.2.3 EEG/MEG Datenakquisition	64
5.2.4 EEG/MEG Datenanalyse.....	65
5.3 Ergebnisse.....	66
5.3.1 Verhaltensdaten	66
5.3.2 EEG/MEG Ergebnisse.....	66
5.4 Zusammenfassung	68
6 Allgemeine Diskussion	70
6.1 Distinkte neuronale Korrelate des Attendierens der Geschwindigkeit und der Kohärenz eines Bewegungsstimulus	70
6.2 Distinkte neuronale Korrelate des Attendierens der Richtung und der Kohärenz eines Bewegungsstimulus	74
6.3 Timing der attentionalen Selektion der Geschwindigkeit und der Richtung eines Bewegungsstimulus	78
6.4 Zusammenfassung	80
7 Literaturverzeichnis	82
Curriculum Vitae	102

Abkürzungen

AC - PC	Anteriore Kommissur – Posteriore Kommissur
ACC	Anteriorer Zingulärer Kortex
ANOVA	Analysis of Variance – Varianzanalyse
BOLD	Blood Oxygen(ation) Level Dependency – Abhängigkeit des Blutsauerstoffgehalts
EEG	Elektroenzephalographie
EKP	Ereigniskorreliertes Potenzial
EKMF	Ereigniskorreliertes Magnetfeld
EPI	Echo Planar Imaging
FG	Gyrus Fusiformis
fIPS	Fundus des Intraparietalen Sulcus
FoV	Field of View – Gesichtsfeld
fMRT	funktionelle Magnetresonanztomographie
HF	Hochfrequenz
hMT/V5	Humanes analoges Mediotemporales Areal
HRF	Hemodynamic Response Function – hämodynamische Antwortfunktion
IFG	Inferiorer Frontaler Gyrus
IPL	Inferiorer Parietallappen
ISI	Interstimulusintervall
KO	Kinetic Occipital region – kinetische okzipitale Region im menschlichen visuellen Kortex
LG	Gyrus Lingualis
LO	Lateral Occipital region – laterale okzipitale Region im menschlichen visuellen Kortex
MEG	Magnetenzephalographie
MNI	Montreal Neurological Institute
MPFC	Medialer Präfrontalkortex
PCC	Posteriorer Zingulärer Kortex

(R)ANOVA	Repeated measures ANOVA – Varianzanalyse mit Messwiederholung
ROI	Region Of Interest – Bereich von Interesse
SFG	Superiorer Frontaler Gyrus
SPL	Superiorer Parietallappen
SPM	Statistical Parametric Mapping – Software zur Analyse von fMRT-Daten
RT	Reaktionszeit
TE	Time Echo – Spinechozeit
TR	Time Repetition – Wiederholungszeit
V3/V3A	Visuelles humanes Areal

1 Allgemeine Einleitung

Die Bewältigung alltäglicher Anforderungen erfordert ein gewisses Maß an Konzentration und Wachheit (Vigilanz), um unsere Umwelt mit allen Sinnen bewusst wahrnehmen und entsprechend unserer Erfahrungen, Erwartungen und Bedürfnisse handeln zu können. Da der Mensch nicht fähig ist, diese Fülle von Reizen, mit der er permanent konfrontiert wird, gleichzeitig und gleichrangig zu verarbeiten, ist er gezwungen, eine „Auswahl“ zu treffen, um trotzdem möglichst effizient auf verhaltensrelevante Informationen reagieren zu können. Diese bewusste Zuweisung beschränkter Ressourcen auf bestimmte Stimuli, Inhalte oder Informationen wird als Aufmerksamkeit bezeichnet und ist eines der meist untersuchten Gebiete der heutigen psychologischen Forschung und kognitiven Neurowissenschaften. In den folgenden Kapiteln soll ein Überblick über die Mechanismen der Wahrnehmung sowie die wissenschaftlichen Theorien der Aufmerksamkeit und ihrer neurophysiologischen Grundlagen gegeben werden.

1.1 Aufmerksamkeit

„Jeder weiß was Aufmerksamkeit ist (...)“ (James and Rouben Mamoulian Collection (Library of Congress), 1890). Schon 1890 hat William James in seinem Buch „Principles of Psychology“ beschrieben, dass Aufmerksamkeit die eindeutige und klare Zuwendung des Geistes auf ein Objekt aus scheinbar mehreren simultan möglichen Objekten oder Gedanken ist. Dabei sind die Fokussierung und die Konzentration des Bewusstseins wesentlich. Es impliziert die Vernachlässigung einiger Stimuli, um andere effektiver verarbeiten zu können. Diese Selektivität ist es, wodurch sich die Aufmerksamkeit von der Vigilanz unterscheidet.

In den vergangenen Jahren der Aufmerksamkeitsforschung gab es einige unterschiedliche Theorien und Modelle, die versucht haben, die Aufmerksamkeit zu definieren. Das gängigste Modell ist heute jedoch die „Drei-Komponententheorie der Aufmerksamkeit“ nach Posner und Peterson (1990) und jüngsten Reviews (Posner, 2008; Posner and Petersen, 1990; Posner et al., 1980; Raz and Buhle, 2006). Demnach wird die Aufmerksamkeit in drei unterschiedliche, miteinander in Verbindung stehende Subsysteme aufgeteilt: die Aufmerksamkeitsaktivierung (Alerting), die Aufmerksamkeitsausrichtung (Orienting) und die Exekutive Kontrolle (Executive Functioning).

Die Aufmerksamkeitsaktivierung bezieht sich auf eine Änderung des internen Zustandes und beschreibt die ungerichtete Aufmerksamkeit, d.h. die allgemeine Wachheit (Vigilanz) und anhaltende Reaktionsbereitschaft (Daueraufmerksamkeit) in Vorbereitung auf die Ausführung eines Tasks, bei Wahrnehmung eines entsprechenden Warnsignals (temporaler Reiz/Cue). Zum stark lateralisierten „Alerting-Netzwerk“ gehört, neben rechten frontalen

und parietalen Arealen, auch das retikuläre System des Hirnstamms (Formatio reticularis), das mit dem Neurotransmitter Noradrenalin in Verbindung gebracht wird (Kinomura et al., 1996). Die allgemeine Wachheit wird wiederum in die tonische (physiologischer Wachzustand des Organismus) und die phasische (plötzliche Aufmerksamkeitszunahme infolge eines Cues) Wachheit unterteilt.

Die Aufmerksamkeitsausrichtung bezieht sich auf die gezielte Auswahl von Informationen aus dem sensorischen Input und beschreibt die selektive oder auch fokussierte Aufmerksamkeit, um möglichst schnell und richtig auf relevante Stimuli eines Tasks reagieren zu können und dabei irrelevante zu ignorieren. Diese Selektion oder Ausrichtung der Aufmerksamkeit kann verdeckt oder offen, reflexiv oder willkürlich erfolgen und durch einen räumlichen Hinweisreiz variiert werden, indem der Cue anzeigt, wo im Raum der Proband den Stimulus erwarten kann, welcher dann verstärkt verarbeitet wird (Posner, 1980). Das „Orienting-Netzwerk“ der Selektion setzt sich vor allem aus posterioren parietalen und frontalen kortikalen Strukturen zusammen (Corbetta, 1998; Corbetta and Shulman, 2002), und auf neurochemischer Ebene spielt Acetylcholin eine wichtige Rolle. Darüber hinaus wird das Aufmerksamkeitsausrichtungssystem noch in die drei Subsysteme unterschieden: Disengagement (Loslösung des Aufmerksamkeitsfokus), Shifting (Aufmerksamkeitsverschiebung) und Engagement (erneute Fokussierung eines Objektes).

Die Exekutive Kontrolle bezieht sich auf komplexe mentale Anforderungen, welche die Handlungsplanung und -kontrolle, die Fehlererkennung, den Aufmerksamkeitswechsel, den Umgang mit neuen Informationen oder die Lösung von Antwortkonflikten verlangen (Raz and Buhle, 2006). Die Vorgänge der exekutiven Aufmerksamkeit können durch Aufgaben mit kognitivem Konflikt ermittelt werden, wie zum Beispiel dem „Stroop-Test“ (Stroop, 1935). Zum „Executive-Control-Netzwerk“ gehören die Basalganglien, der anteriore zinguäre sowie der mediale und der dorsolaterale präfrontale Kortex (Botvinick et al., 2004; Egnor and Hirsch, 2005), und wird vorrangig durch den Neurotransmitter Dopamin beeinflusst.

Obwohl das „Drei-Komponentensystem“ zwar eine allgemeine Klassifizierung einiger Aspekte der Aufmerksamkeit ermöglicht, so lässt es doch keine ausreichend detaillierte Konzeptualisierung in Bezug auf die neuronalen modulierenden Effekte von Aufmerksamkeit auf die perzeptuelle Verarbeitung im sensorischen (visuellen, auditorischen) Systems zu. Daher wurden bezüglich der Aufmerksamkeitsausrichtung (Orientierung) ausführlichere Klassifizierungssysteme unterteilt, die entsprechend der selektierten Einheit vorrangig verarbeitet werden. Diese Selektion kann sich auf einen bestimmten Ort im Raum beziehen (Heinze et al., 1994; Moran and Desimone, 1985; Posner, 1980), an dem der Stimulus präsentiert wird, auf ein bestimmtes Objekt (mit all seinen Merkmalen und unabhängig vom Ort) (Duncan, 1984; O'Craven et al., 1999; Schoenfeld et al., 2003; Valdes-Sosa et al., 1998a)

oder auf einzelne oder mehrere Merkmale eines solchen Objektes (Corbetta et al., 1991; Saenz et al., 2002; Treue and Martinez Trujillo, 1999).

In den folgenden Kapiteln soll daher auf die Theorien der allgemeinen Aufmerksamkeitsselektion (Kapitel 1.2) sowie auf die Mechanismen der selektiven visuellen Aufmerksamkeit (Kapitel 1.3) näher eingegangen werden. Im speziellen soll der Einfluss der raumbasierten- (Kapitel 1.3.1), merkmalsbasierten- (Kapitel 1.3.2) und objektbasierten Aufmerksamkeitsselektion (Kapitel 1.3.3) auf die Verhaltensleistung sowie die neuronale Verarbeitung näher erläutert werden.

1.2 Theorien der selektiven Aufmerksamkeit

Da der Mensch nur über eine limitierte Prozesskapazität verfügt, ist er nicht in der Lage, die Flut sensorischer Informationen, mit der er in seiner täglichen Umgebung konfrontiert wird, gleichrangig wahrzunehmen und zu verarbeiten. Daher ist es notwendig, relevante Informationen selektieren und irrelevante ignorieren zu können. Diesen „Top-down“-Prozess bezeichnet man als selektive Aufmerksamkeit.

Mit der Wichtigkeit der selektiven Aufmerksamkeit haben sich Verhaltenspsychologen schon in den späten 50er und frühen 60er Jahren beschäftigt. Colin Cherry konnte 1953 mit dem von ihm postulierten „Cocktail-Party-Effekt“ zeigen, dass der menschliche Gehörsinn fähig ist aus einer Vielzahl akustischer Reize die für ihn relevante Schallquelle herauszufiltern, während er die anderen, irrelevanten, unterdrücken kann. Dazu führte er eine Reihe von Experimenten zum dichotischen Hören durch, indem die Versuchspersonen über einen Kopfhörer gleichzeitig zwei verschiedene Nachrichten in das linke und rechte Ohr zugespielt bekamen. Die eine Nachricht sollte beachtet und nachgesprochen werden, während die andere Nachricht unbeachtet bleiben sollte. Danach sollten sie die Inhalte beider Nachrichten wiedergeben. Die Probanden waren jedoch kaum in der Lage, sich an die Nachrichteninhalte des unattendierten Ohres zu erinnern (Cherry, 1953).

Ein großer Konflikt in der Aufmerksamkeitsforschung war jedoch die Frage nach der Stufe der Selektion und wurde jahrelang kontrovers diskutiert. Es gab Verfechter der frühen und der späten Selektion, d. h. die Trennung der „unwichtigen“ von den „wichtigen“ Informationen erfolgt entweder unmittelbar nach dem Input oder sie werden zuerst gespeichert, bevor sie prozessiert werden. Aufbauend auf Cherrys Ergebnissen und mit Hilfe weiterer Untersuchungen seines „Split-span“-Paradigmas, in dem er den Versuchspersonen simultan Ziffernpaare in das linke und rechte Ohr darbot, welche möglichst vollständig, in Abhängigkeit des bevorzugten Ohres (und nicht des Darbietungspaares), wiedergegeben werden sollten (Broadbent, 1954), konnte Broadbent 1958 die „Filtertheorie“ aufstellen (Broadbent, 1958). Diese besagt, dass nur eine Nachricht zu einem Zeitpunkt semantisch verarbeitet

werden kann, um bewusst Bestandteil des Langzeitgedächtnisses zu werden. In einem strikt kapazitätslimitierten und seriellen Verarbeitungssystem werden in zwei fortlaufenden Schritten zunächst auf einer frühen Verarbeitungsstufe alle physikalischen Merkmale des sensorischen Inputs (wie Reizort, einzelne Reizmerkmale wie Frequenz etc.) dem sensorischen Speicher parallel zugänglich gemacht. Aber nur einer der Reize (basierend auf seinen physikalischen Eigenschaften) darf den selektiven Filter passieren, während andere nach dem Alles-oder-Nichts-Prinzip abgeblockt werden (aber vorübergehend, für einen eventuellen späteren Zugriff, im Speicher bleiben). In einem späteren Schritt werden dann die Informationen, die den ersten Filter passiert haben, auf semantischer Ebene selektiert. Demnach werden, gemäß Broadbent, Informationen schon auf der frühen kategorischen Ebene des ersten Verarbeitungsschrittes und auf der Basis einfacher physikalischer Merkmale der sensorischen Eingangsinformation, sprich vor Abschluss der perzeptuellen Enkodierung, selektiert.

Allerdings wurde die Theorie der frühen Selektion Broadbents kritisiert, da man herausfand, dass auch Bestandteile der von den Probanden zu ignorierenden Nachricht, wie z. B. ein bestimmtes Wort, noch erinnert wurden. Das heißt, dass unsere Aufmerksamkeit durch einen plötzlich auftretenden salienten Reiz, wie z. B. einen lauten Knall oder der Ruf des eigenen Namens, parallel erregt werden kann, obwohl man gerade auf eine andere Aufgabe fokussiert ist. So ist es unserem Organismus möglich, auf Gefahrensignale reagieren zu können, obwohl er seine Konzentration gerade auf einen anderen Task gerichtet hat. Diese Entdeckungen stehen im Gegensatz zu der Annahme der frühen Selektion von Broadbents Filtertheorie. Daher wurden weitere Theorien der späten Selektion entwickelt. Bei diesen wird davon ausgegangen, dass alle ankommenden Informationen gleichrangig das Stadium der perzeptuellen Enkodierung erreichen und die Limitation in der Kapazitätsbeschränkung des sensorischen Kurzzeitgedächtnisses liegt (Deutsch and Deutsch, 1963). Das heißt, es findet zunächst eine vollständige Analyse aller Inputs statt und je nach momentaner Aufgabenrelevanz und Aufmerksamkeitszuwendung werden die Eingangsinformationen dann bewusst wahrgenommen und weiterverarbeitet (z. B. Speicherung im Gedächtnis oder Entscheidung über eine motorische Reaktion). Die späte Selektion wird also durch die Aufgabenrelevanz bzw. die semantische Bedeutung der Eingangsinformationen definiert und nicht, wie bei der frühen Selektion, durch die einfachen physikalischen Stimuluseigenschaften.

Da jedoch nicht alle Funde durch die Mechanismen der frühen oder späten Selektion erklärt werden konnten, wurden weitere Versuche unternommen, um diese in einem einheitlichen Bezugssystem einzuordnen. Anne Treisman zum Beispiel geht in ihrer „Attenuationstheorie“ von einem flexiblen Filter aus, der nach dem „Mehr-oder-Weniger“-Prinzip arbeitet (Treisman, 1960). Hierbei werden ungewollte, unattendierte Informationen

des vernachlässigten Kanals nicht komplett abgeblockt, sondern abgeschwächt, während die wichtigen, attendierten Informationen verstärkt werden. Auf diese Weise wird die Reizschwelle zwischen dem attendierten und dem unattendeden Kanal reguliert und die Inputs flexibel und in Abhängigkeit spezifischer Stimuluseigenschaften, aufgabenrelevanter Faktoren sowie verfügbarer Verarbeitungskapazität analysiert. Saliente Stimuli, wie z. B. der eigene Name, haben eine niedrige Reizschwelle und werden daher weitergeleitet. Diese Theorie des flexiblen Filters konnte erklären, warum ein Stimulus, der zwar nicht beachtet wird aber von besonderer Bedeutung ist, trotzdem bewusst verarbeitet werden kann. Diese Theorie wurde von Nilli Lavie in ihrem „perceptual load“-Modell der selektiven Aufmerksamkeit in einer Reihe von Versuchen weitergeführt. Sie konnte zeigen, dass der Umfang der Verarbeitung nicht beachteter Informationen von den noch verbleibenden Kapazitäten nach der Analyse wichtiger Inputs abhängig ist (Lavie, 1995, 2005; Lavie et al., 2004; Lavie and Tsai, 1994). Der Selektionszeitpunkt ist laut Lavie flexibel und wird durch die Beanspruchung (attentionale Belastung durch den Task; „load“) des sensorischen Systems determiniert.

Aufbauend auf diesen Konzepten der Aufmerksamkeitsselektion konnten im Laufe der Zeit und im Zuge der technischen Entwicklung neben Verhaltensdaten auch neue experimentelle Daten mit Hilfe intrazerebraler Messtechniken sowie nicht-invasiver, funktioneller, bildgebender Verfahren auf neuronaler Ebene erhoben werden. Darüber hinaus konnten auch weiterführende Untersuchungen in Bezug auf die retinotopische Organisation des visuellen Systems und dessen Selektivität unternommen werden, auf die im folgenden Kapitel näher eingegangen werden soll.

1.3 Mechanismen der visuellen Aufmerksamkeitsselektion

Die ständige Flut visueller Informationen, der wir zu jedem Zeitpunkt ausgesetzt sind, sowie deren adäquate Verarbeitung erfordert unsere Aufmerksamkeitszuwendung. Um dies bewerkstelligen zu können, ist das visuelle System hierarchisch (retinotopisch) und funktionell so organisiert, dass es unterschiedliche Merkmalsdimensionen (z. B. Farbe, Form) parallel verarbeiten kann. Daraus ergibt sich die Frage, wie sämtliche Informationen zusammengefasst werden, um eine einheitliche Wahrnehmung zu erreichen („Binding“-Problem). Dieses „Binding“-Problem konnte bis heute nicht eindeutig geklärt werden. Darüber hinaus nimmt die Größe der rezeptiven Felder mit aufsteigender Hierarchie zu (neuronale Konvergenz: synaptische Verschaltung mehrerer Neurone mit einem einzigen weiterleitenden Neuron), während gleichzeitig die Art der bevorzugten Stimuli immer komplexer wird (Corbetta et al., 1990; Desimone et al., 1985; Felleman and Van Essen, 1991; Kastner and Ungerleider, 2000; Maunsell and Newsome, 1987; Sereno et al., 1995; Zeki et al., 1991). Basierend auf diesen Grundlagen und Broadbents „Filtertheorie“ entwickelte Anne Treisman 1980 ihre

„Merkmalsintegrationstheorie“ (FIT – „Feature Integration Theory“), welche die Objektwahrnehmung mit Hilfe visueller Aufmerksamkeit erklärt und dabei in verschiedene Phasen unterteilt (Treisman, 1998; Treisman and Gelade, 1980). Diese Theorie geht wie schon bei Broadbent davon aus, dass Merkmale auf einer prä-attentiven Ebene und innerhalb ihrer jeweils spezialisierten Module (in sogenannten „Feature-Maps“ wie Farbe, Größe, Orientierung, Distanz) parallel detektiert und verarbeitet werden. Die Bindung dieser separaten Merkmale zu einer ganzheitlichen Objektpräsentation erfolgt hingegen durch serielle Zuweisung der Aufmerksamkeit. So war mit der „Merkmalsintegrationstheorie“ eine Lösung des „Binding“-Problems gegeben. Die FIT zog dabei vor allem Nutzen aus den Erkenntnissen visueller Suchaufgaben („Merkmals-Konjunktions-Suche“), die zeigten, dass die Suchfunktionen (Reaktionszeiten) linear mit zunehmender Zahl der Distraktoren (Störreize) anstiegen (Treisman, 1988; Treisman and Gormican, 1988; Treisman and Sato, 1990; Treisman and Gelade, 1980). Soll beispielsweise jeweils ein Merkmal zweier präsentierter Objekte (z. B. die Farbe des einen und die Orientierung des anderen) zur gleichen Zeit identifiziert werden, so verschlechtert sich die „Task-Performance“ (Suchleistung) deutlich verglichen damit, wenn zwei Merkmale nur eines Objektes gleichzeitig identifiziert werden sollen (Duncan, 1980, 1984; Treisman, 1969). Bei dieser „Merkmals-Konjunktions-Suche“ („Feature Conjunction Search“) werden Displayobjekte sukzessive mit fokaler Aufmerksamkeit abgesucht, wobei die separat kodierten Merkmale des Objektes in ein zusammenhängendes Objekt integriert („Binding“) und mit der Targetbeschreibung abgeglichen werden (FIT). Die ursprünglich formulierte FIT wurde jedoch kritisiert, da einige Befunde nicht durch diese Theorie sequenzieller fokaler Aufmerksamkeit geklärt werden konnten (die Steigung der Suchfunktion konnte oft von sehr „flach“ bis sehr „steil“ variieren, wobei die Ähnlichkeit der Targets zu den Distraktoren eine besondere Rolle spielte). Während die FIT also davon ausging, dass die Verarbeitung von Merkmalen parallel und die von Merkmalskonjunktionen hingegen seriell abläuft, wies Wolfe darauf hin, dass die Suche nach Konjunktionsreizen häufig zu schnell für eine vollständig serielle Suche verlief. Er postulierte daher seine „Guided search“-Theorie (gesteuerte Aufmerksamkeitssuche), bei der es sich wie bei der FIT um ein Zwei-Stufen-Modell handelt: eine prä-attentive (parallele) Verarbeitungsstufe mit unbegrenzter Kapazität und eine sich daran anschließende attentive (serielle), kapazitätsbegrenzte Stufe. Der entscheidende Unterschied liegt in einer veränderten Interaktion zwischen den beiden Stufen (die prä-attentive Verarbeitung kann die Verarbeitung der darauffolgenden attentiven lenken) und in der Art der strategischen Kontrolle (nicht Inhibition irrelevanter, sondern Aktivierung relevanter Merkmalskarten) (Cave, 1999; Cave and Wolfe, 1990; Nakayama and Silverman, 1986; Treisman and Sato, 1990; Wolfe, 1994; Wolfe et al., 1989). Darüber hinaus stellten Duncan und Humphreys die „Ähnlichkeits-Theorie“ der visuellen Suche auf, die davon ausgeht, dass die Schwierigkeit der Suche mit der Ähnlichkeit von Distraktoren und Zielreizen

zunimmt und zusätzlich auch vom Grad der Ähnlichkeit der Distraktoren untereinander (hohe Ähnlichkeit erleichtert die Suche) abhängt (Duncan and Humphreys, 1989). Trotz all der Kritiken und alternativen Theorien trifft das Prinzip der „Merkmalsintegrationstheorie“ generell nach wie vor zu. Die „Merkmalsintegrationstheorie“ liefert somit zwar eine gute Beschreibung darüber, wie bestimmte Merkmale während der „Merkmals-Konjunktions-Suche“ auf hierarchischer (struktureller) Ebene verarbeitet werden, kann aber nicht klären, wie die Kodierungsmehrdeutigkeiten (Ambiguitäten) aufgrund der enormen neuronalen Konvergenz des visuellen Systems durch Aufmerksamkeitszuwendung gelöst werden können. Wird das visuelle System zum Beispiel, wie oben beschrieben, mit mehrere Objekten gleichzeitig konfrontiert, werden diese aufgrund der limitierten Prozesskapazität des visuellen Systems um die neuronale Repräsentation konkurrieren. Daher wurden alternative Theorien postuliert, die sich mit diesem Wettstreit (Competition) verschiedener Reize um neuronale Repräsentation beschäftigen und die durch „Top-down“- (z.B. Stimulus-Salience) und „Bottom-up“-Prozesse (z.B. selektive Aufmerksamkeit) beeinflusst werden können.

Eine dieser Modellvorstellungen, das „Biased Competition“-Modell (BCM), welches versucht, den Prozess der selektiven Aufmerksamkeit zu beschreiben, beruht auf durch Erwartung beeinflusster Konkurrenz. Es wird davon ausgegangen, dass selektive Aufmerksamkeit die neuronale Aktivität in Bezug auf attendierte Objekte verstärkend beeinflusst, indem sie die rezeptiven Felder um das attendierte Objekt einengt, während gleichzeitig irrelevante, nicht attendierte Objekte supprimiert werden (Desimone, 1998; Desimone and Duncan, 1995; Duncan and Humphreys, 1989; Moran and Desimone, 1985). Ein weiteres Konzept, das „Feature-Similarity-Gain“-Modell, wurde ursprünglich von Treue und Martinez-Trujillo 1999 entwickelt und geht davon aus, dass die Höhe des Aufmerksamkeitseffektes (die Höhe der neuronalen Aktivität im extrastriären Kortex), sprich die Verstärkung oder die Suppression, von der Übereinstimmung der attendierten Stimuluseigenschaften mit der Selektivität des entsprechenden Neurons abhängt (Maunsell and Treue, 2006; Treue, 2001; Treue and Martinez Trujillo, 1999).

Neben diesen verschiedenen Theorien und Modellvorstellungen der Aufmerksamkeitsselektion haben sich grundsätzlich drei Mechanismen der selektiven visuellen Aufmerksamkeit etabliert. Diese werden als die räumliche-, die merkmalsbezogene- und die objektbasierte Aufmerksamkeit beschrieben. In den folgenden Abschnitten sollen die bisherigen Verhaltensdaten sowie die Ergebnisse neurophysiologischer und bildgebender Untersuchungen dieser drei Mechanismen näher erläutert werden.

1.3.1 Raumbasierte Aufmerksamkeit

Bereits 1894 führte Hermann von Helmholtz erste Experimente bezüglich selektiver, räumlicher Aufmerksamkeit durch, indem er auf einer Buchstabentafel bestimmte Buchstaben

innerhalb einer von ihm attendierten Region, die er kurzzeitig belichtete (bei gleichzeitiger Fixation eines zentralen Kreuzes), diskriminierte. Er stellte fest, dass er nur die Buchstaben, die in seinem Aufmerksamkeitslokal lagen, diskriminieren konnte, dieser Bereich aber variabel innerhalb der Buchstabentafel verschoben werden konnte. Diese frühen Untersuchungen zur räumlichen Aufmerksamkeit konnten durch spätere Studien bestätigt werden. So kann der Mensch eine alltägliche visuelle Szene analysieren, indem er mit seinen Augen einen Ort nach dem anderen absucht und seine Aufmerksamkeit auf den jeweiligen Ort richtet, auf den auch die Augen gerichtet sind (overt attention). Eine andere Möglichkeit ist, seine Aufmerksamkeit verdeckt (covert attention), ohne Augenbewegung, auf einen bestimmten Ort im Raum zu richten und visuelle Informationen innerhalb des räumlichen Fokus verstärkt zu verarbeiten. Man spricht dabei von einem „spotlight of attention“, einem Suchscheinwerfer bestimmter Größe, der willentlich verschiedene Bereiche einer visuellen Szene „beleuchten“ kann. Dieses klassische Konzept des „spotlight of attention“ wurde von Posner postuliert (Posner, 1980; Posner et al., 1980). Weitere empirisch wichtige Befunde wurden in einem späteren Experiment, dem „Spatial-Cueing“-Paradigma von Posner erbracht. Darin präsentierte er Versuchspersonen Hinweisreize (Cues), die entweder auf die Seite verwiesen, auf der ein Zielstimulus (Target) erschien (gültiger, valider Cue) oder auf die andere Seite zeigten (ungültiger, invalider Cue). Die Ergebnisse dieses Experimentes zeigten signifikant bessere Trefferraten und signifikant schnellere Reaktionszeiten, wenn der Zielstimulus im attendierten Bereich präsentiert wurde (valider Cue). Damit konnte er also zeigen, dass Targets innerhalb eines attendierten Bereichs schneller und akkurater detektiert werden, wenn vorher ein Cue auf den zu beachtenden Ort hinweist, die Aufmerksamkeit also durch einen exogenen Cue kontrolliert gelenkt wird (Posner et al., 1984). Darüber hinaus deuteten weitere Experimente darauf hin, dass der Aufmerksamkeitsfokus auch in verschiedene Bereiche, sprich in mehrere „spotlights“, getrennt werden kann (Cavanagh and Alvarez, 2005; Juola et al., 1991; Malinowski et al., 2007; McMains and Somers, 2004, 2005; Muller and Hubner, 2002; Muller et al., 2003a; Shaw and Shaw, 1977) und die Verarbeitung an diesen getrennten „spotlights“ verstärkt wird (Awh and Pashler, 2000; Bichot et al., 1999; Castiello and Umiltà, 1992; Schmidt et al., 1998).

Dieses Modell des „spotlight of attention“ wurde von Eriksen und Kollegen erweitert. Sie postulierten die „Zoomlinsen-Metapher“ („Zoom-lens“), welche besagt, dass die Größe und die Form des Aufmerksamkeitsfokus je nach Anforderungsbereich flexibel variiert werden kann (Eimer, 2000; Eriksen and St James, 1986; Eriksen and Yeh, 1985; Hopf et al., 2006b; McMains and Somers, 2005; Muller et al., 2003b; Song et al., 2006) und dass die Zielstimuli im attendierten Fokus verstärkt verarbeitet werden (Desimone and Ungerleider, 1989). Man spricht auch von Lenkung der Aufmerksamkeit oder verdeckter Aufmerksamkeitslenkung, da diese „Suche“ ohne Augenbewegung erfolgen kann (Helmholtz, 1867;

Helmholtz, 1867). Schätzungen der Größe des Aufmerksamkeits-„spotlights“ ergaben, dass er von ca. 1° bis über 10° Sehwinkel differieren kann (Eriksen and Hoffman, 1973; Hughes and Zimba, 1985; LaBerge, 1983). Die Größe des Aufmerksamkeitsfokus und somit die Verarbeitungsleistung der Stimuli innerhalb dieses Fokus ist jedoch abhängig von der Menge der verteilten Ressourcen (Castiello and Umiltà, 1990; Eriksen and Murphy, 1987; Eriksen and St James, 1986). Die „Konzentration“ an Aufmerksamkeit ist bei einem kleinen Fokus demnach höher als bei einem großen.

Eine Weiterentwicklung dieser Idee stellt der Aufmerksamkeitsgradient dar. Danach erfährt der räumlich fokussierte Bereich nach Downings „Gradienten-Modell“ zentral die stärkste Verarbeitung, während die Verarbeitungsstärke zur Peripherie hin abnimmt (Downing, 1988; Hillyard and Mangun, 1987). In einer jüngeren Studie postulierten Hopf et al. das Modell des „Mexican-Hat“ („Mexikaner-Hut“). Dieses Modell beschreibt ein sogenanntes „Center-surround“-Profil des Aufmerksamkeitsfokus, nach dem die Verarbeitungsstärke vom Zentrum weg nicht nur abnimmt, sondern stark supprimiert wird, bevor weiter peripher die Stärke der Verarbeitung wieder leicht ansteigt (Boehler et al., 2009; Hopf et al., 2006a).

Der räumlichen Aufmerksamkeit wurden neben Verhaltensstudien auch viele elektro- und neurophysiologische Studien gewidmet. Einzelzelleitungen bei Primaten konnten räumliche Aufmerksamkeitseffekte in einer Vielzahl der retinotopisch organisierten Areale des visuellen Kortex nachweisen. In diesen Einzelzell-Studien wurden die Affen darauf trainiert, visuelle Stimuli, die an einer bestimmten Position im visuellen Feld präsentiert wurden, zu beachten, während andere Reize außerhalb des attendierten Bereichs ignoriert werden sollten. Die neuronalen Antworten der Zellen, in deren rezeptiven Feldern die zu attendierenden Stimuli lagen, stiegen an, und fielen ab, wenn die Stimuli außerhalb der rezeptiven Felder lagen. Diese räumlich bedingten Aufmerksamkeitsmodulationen konnten im primären visuellen Kortex V1 (Luck et al., 1997; Motter, 1993) sowie in den Arealen entlang des dorsalen Pfades, wie zum Beispiel V2 (Luck et al., 1997; Motter, 1993) und V4 (Luck et al., 1997; McAdams and Maunsell, 1999; Moran and Desimone, 1985; Motter, 1994) und entlang des ventralen Pfades, wie MT (Treue and Maunsell, 1996, 1999) und LIP (Colby et al., 1996) beobachtet werden.

Ähnliche Ergebnisse konnten auch mittels nicht-invasiver fMRT beim Menschen beobachtet werden. Auch hier ließen sich räumliche Aufmerksamkeitseffekte in den entsprechenden visuellen, retinotopisch organisierten, striären und extrastriären kortikalen Arealen nachweisen (Brefczynski and DeYoe, 1999; Hadjikhani et al., 1998; Martinez et al., 1999; Martinez et al., 2001; O'Craven et al., 1997; Tootell et al., 1998). Darüber hinaus konnten EEG/MEG-Messungen wichtige Erkenntnisse über den zeitlichen Verlauf raumbasierter selektiver Aufmerksamkeit liefern. Diese zeigten, dass räumliche Aufmerksamkeitsselektion eine Vergrößerung der P1- und N1-Amplituden (erste große positive [70-130 ms] bzw. nega-

tive Welle [130-200ms]) hervorruft, was auf einen gesteigerten Verarbeitungsprozess, spricht auf erhöhte neuronale Aktivität in frühen kortikalen visuellen Arealen hinweist (Harter et al., 1982; Heinze et al., 1990; Hillyard and Mangun, 1987; Hillyard and Munte, 1984; Hillyard et al., 1998; Luck and Hillyard, 1994). Diese P1- und N1-Effekte sind vor allem posterior lateral und medial okzipital am stärksten ausgeprägt. Aus funktionaler Sicht spiegeln die Modulationen der P1 eher frühe Ziel-Kontroll-Mechanismen wieder (Suppression des Inputs irrelevanter Stimuli), während die Modulationen der N1 dem Prozess des Erkennens und der Diskriminierung attendierter Stimuli entsprechen (Hopf et al., 2002; Luck and Hillyard, 2000).

1.3.2 Merkmalsbasierte Aufmerksamkeit

Unter merkmalsbezogener Aufmerksamkeit versteht man den Mechanismus, dass visuelle Informationen auf der Basis einzelner Merkmale wie Bewegung oder Farbe selektiert werden können. Wie in dem vorangegangenen Abschnitt (1.3.1) bereits beschrieben, gehen die meisten Aufmerksamkeitsmodelle davon aus, dass einzelne Attribute eines Objektes die Aufmerksamkeitszuwendung (z. B. bei der visuellen Suche) gezielt und aktiv lenken können (Cave, 1999; Treisman and Sato, 1990; Wolfe, 1994; Wolfe et al., 1989) und dass der Ort bei der attentionalen Verarbeitung von Stimulusmerkmalen bzw. beim „Binding“ individueller Attribute in ein ganzheitliches Objekt von vorrangiger Bedeutung ist (Cave and Bichot, 1999; Treisman and Sato, 1990; Treisman and Gelade, 1980). Merkmalsbasierte bzw. dimensionsbasierte Selektionsprozesse finden demnach innerhalb des selben räumlichen Mediums statt wie die objektbezogene Selektion, allerdings werden nicht ganze Objekte attendiert, sondern nur dessen einzelne Attribute wie Farbe, Form oder Bewegung (Wolfe, 2003). Darüber hinaus konnte gezeigt werden, dass der Mechanismus der merkmalsbasierten attentionalen Selektion global auf das gesamte Gesichtsfeld wirkt und unabhängig von raumbasierter Aufmerksamkeit ist (Hopf et al., 2004; Martinez-Trujillo and Treue, 2004; Motter, 1994; Treue and Martinez Trujillo, 1999). Neben psychophysiologischen Verhaltensstudien fand die Theorie der selektiven merkmalsbasierten Aufmerksamkeit auch Evidenzen auf verschiedenen strukturellen Ebenen, spricht in Einzelzellableitungs-Studien in Affen, in bildgebenden Verfahren wie der PET und der nicht-invasiven fMRT sowie in elektrophysiologischen und magnetenzephalographischen (EEG und MEG) Untersuchungen beim Menschen.

Wie schon in Abschnitt 1.3 erläutert, wurde diese Form der merkmalsbezogenen Aufmerksamkeitszuwendung auf Verhaltensebene vor allem durch zahlreiche Suchexperimente postuliert. In diesen sollten ein oder mehrere Zielobjekte anhand eines bestimmten Merkmals in einer Menge von Distraktoren aufgefunden werden (Smith, 1962; Treisman, 1982). Das Grundparadigma zur visuellen Suche postulierten Treisman und Gelade (Treisman and Gelade, 1980). Sie unterschieden zwei Modi: zum einen die prä-attentive parallele Suche („simple feature search“), wie zum Beispiel die Suche eines roten Target-

Xes unter blauen Distraktor-Xen und zum anderen die serielle Suche („feature conjunction search“), wie die Suche eines roten Xes unter blauen Xen und roten Os. Bei der einfachen Merkmalssuche waren die Suchfunktionen sehr flach und das Target-X schien aus dem Display heraus zu springen. Es verursachte also einen sogenannten „Pop-out“-Effekt, welcher nach Treisman auf einem parallelen, prä-attentionalen Suchprozess beruht. Bei der „Merkmals-Konjunktions-Suche“ hingegen stiegen die Suchfunktionen linear mit zunehmenden Distraktoren an, woraus Treisman einen seriellen, attentionalen Suchprozess schloss. Wie oben bereits beschrieben, werden bei der „feature conjunction search“ die Displayobjekte schrittweise mit fokaler Aufmerksamkeit abgesucht, wobei die einzeln kodierten Eigenschaften des Objektes in ein zusammenhängendes Objekt („Binding“) integriert und mit der Targetbeschreibung abgeglichen werden (FIT, „Merkmalsintegrationstheorie“). Nach dieser FIT werden zwar einzelne Merkmale von Objekten im visuellen Feld parallel registriert, ihre Bindung in eine ganzheitliche Objektpräsentation erfolgt hingegen durch serielle Zuweisung. Diese ursprünglich formulierte „Merkmals-Integrations“-Theorie wurde jedoch stark kritisiert, was dazu führte, dass alternative Theorien, wie zum Beispiel die „Guided-Search“-Theorie (Wolfe, 1994) und die „Ähnlichkeitstheorie“(Duncan and Humphreys, 1989) postuliert wurden, die zur Klärung widersprüchlicher Befunde beitragen sollten und in denen „Top-down“- und „Bottom-up“-Prozesse beschrieben wurden.

In tierexperimentellen Studien konnte mittels Einzelzelleableitungen bei Affen im visuellen Kortex gezeigt werden, dass die Neurone in den jeweiligen spezialisierten neuronalen Arealen selektiv auf die verschiedenen Merkmale eines Stimulus mit erhöhter Feuerrate reagierten, wenn diese im rezeptiven Feld der Zelle präsentiert wurden und mit deren Präferenz (Merkmalsselektivität) übereinstimmten und dabei unabhängig von der Lokalisation des räumlichen Aufmerksamkeitsfokus waren. Dies konnten Moran und Desimone bereits 1985 für die Areale V4 und IT beobachten, deren Neurone selektiv auf das Merkmal Farbe reagierten, wenn Aufmerksamkeit auf den für das Neuron präferierten Stimulus gerichtet wurde (Moran and Desimone, 1985). Ähnliche farbspezifische Effekte konnten in vielen nachfolgenden Studien in den visuellen Arealen V2, V4 und IT beobachtet werden (Luck et al., 1997; Motter, 1994; Reynolds et al., 1999). Auch für das Merkmal Orientierung konnten spezifische aufmerksamkeits-selektive Modulationen in den Regionen V1, V2 und V4 gefunden werden (McAdams and Maunsell, 1999; Motter, 1993). Vergleichbare merkmalspezifische Aktivitäten konnten auch in den bewegungssensitiven Arealen V5/MT und MST von Makaken gemessen werden. Während die Aufmerksamkeitszuwendung auf eine Bewegungsrichtung einer präsentierten Punktwolke multiplikativ zur Erhöhung der Feuerrate in den MT-Zellen führte, wenn diese mit der präferierten Bewegungsrichtung des Neuron übereinstimmte, wurde die Zellantwort für die nicht-attendierte, anti-präferierte Bewegungsrichtung hingegen supprimiert (Treue and Martinez Trujillo, 1999; Treue and Maunsell, 1996,

1999). Diese Ergebnisse sprechen für das „Feature similarity gain“-Modell, das besagt, dass die individuelle Neuronenantwort von der Merkmalsähnlichkeit zwischen dem verhaltensrelevanten Target und der Merkmalspräferenz des Neurons abhängig ist. Diese merkmalspezifischen Modulationen konnten auch beobachtet werden, wenn die Aufmerksamkeit auf einen Stimulus außerhalb des rezeptiven Feldes (RF) gerichtet wurde, was darauf hinweist, dass merkmalsbasierte Aufmerksamkeit räumlich global wirkt (Martinez-Trujillo and Treue, 2004; Treue and Martinez Trujillo, 1999).

Die Befunde der Einzelzelleableitungen konnten in zahlreichen Studien mittels bildgebender Verfahren beim Menschen repliziert und somit die kortikalen Lokalisationen der Verarbeitung von Merkmalen wie Farbe, Form, Bewegung etc. bestimmt werden. Diese merkmalspezifischen Modulationen wurden in zahlreichen Arealen entlang der Verarbeitungshierarchie des visuellen Kortex, wie zum Beispiel in V1 (Huk and Heeger, 2000; Liu et al., 2007), V2 (Kamitani and Tong, 2006; Liu et al., 2007), V3 (Buchel et al., 1998; Chawla et al., 1999b; Saenz et al., 2002), V4/V8 (Corbetta et al., 1990; Liu et al., 2007; Saenz et al., 2002) und hMT (Buchel et al., 1998; Chawla et al., 1999b; Corbetta et al., 1990; Huk and Heeger, 2000; O'Craven et al., 1997; Saenz et al., 2002) beschrieben. Corbetta konnte in einer PET-Studie ähnliche nichträumliche, merkmalspezifische Aufmerksamkeitsmodulationen nachweisen, wenn die Aufmerksamkeit zwischen Stimulusmerkmalen wechselte, die in verschiedenen visuellen Regionen verarbeitet wurden (Corbetta et al., 1990, 1991). Er konnte zeigen, dass die Aufmerksamkeitszuwendung auf die Bewegung eines Reizes zu einer Aktivierung in den bewegungsverarbeitenden Arealen im visuellen Kortex führte, während die Aufmerksamkeitszuwendung auf die Farbe des selben Stimulus eine Aktivierung in farbverarbeitenden Regionen hervorrief. Weiterführende fMRT-Untersuchungen, in denen ereigniskorrelierte Aktivierungsveränderungen mit dem Wechsel des Target-definierten Merkmals (insbesondere Bewegung nach Farbe und umgekehrt) einhergingen, bestätigten Corbettas Ergebnisse (Pollmann et al., 2006; Pollmann et al., 2000). Für das Merkmal Farbe wurde so das visuelle Areal V4v/V8 (Chawla et al., 1999b; Clark et al., 1997; Martin et al., 1995; Saenz et al., 2003) und für die Bewegung die Area V5/hMT (Beauchamp et al., 1997; Chawla et al., 1999a; Chawla et al., 1998; Chawla et al., 1999b; O'Craven et al., 1997; Saenz et al., 2002, 2003) detektiert. In Analogie zu den Versuchen von Treue und Martinez-Trujillo (1999) untersuchten Saenz und Kollegen mit Hilfe der fMRT die merkmalsbasierten Aufmerksamkeitseffekte im humanen visuellen Kortex. Sie konnten die Befunde ersterer, dass merkmalsbezogene Aufmerksamkeit unabhängig von räumlicher Aufmerksamkeit agieren kann und somit global über das gesamte visuelle Gesichtsfeld wirkt, bekräftigen (Saenz et al., 2002, 2003). Weitere Studien zeigten, dass sich die erhöhten neuronalen Aktivierungen in Bezug auf die attendierten Stimuluseigenschaften auch auf die nicht stimulierten Bereiche des visuellen Feldes (VF) ausweiten, merkmalsbasierte attentionale Modulationen also auch in Abwesen-

heit direkter visueller Stimulation stattfinden (Chawla et al., 1999b; Kastner et al., 1999; Serences and Boynton, 2007).

Um über die räumliche Lokalisation von Hirnregionen merkmalsbezogener Aufmerksamkeit hinaus auch Aussagen über den zeitlichen Verlauf der Aktivität treffen zu können, waren zeitlich hochauflösende Verfahren wie EEG und MEG nötig. Dabei konnte gezeigt werden, dass die Selektion aufgabenrelevanter Merkmale, wie zum Beispiel Farbe, Form, Bewegungsrichtung, Orientierung oder Ortsfrequenz, im Zeitbereich von 120-180 ms nach Stimulusbeginn stattfindet (Anllo-Vento and Hillyard, 1996; Beer and Roder, 2004, 2005; Harter and Aine, 1984; Kenemans et al., 2000; Kenemans et al., 1993; Martinez et al., 2001; Motter, 1994; Smid et al., 1999; Torriente et al., 1999). Harter und Aine zeigten erstmals 1984 eine spezifische elektrophysiologische Signatur für die Theorie der merkmalsbasierten Aufmerksamkeit. Sie fanden heraus, dass es zu einer verstärkten Negativierung im ereignis-korrelierten Potential kommt, sobald die Aufmerksamkeit auf ein Merkmal des präsentierten Stimulus gerichtet wurde. Diese Beobachtung bezeichneten sie als „selection negativity“ (SN), welche am stärksten über dem zentro-parietalen und okzipitalen Kortex ausgeprägt ist (Harter and Aine, 1984). In zahlreichen weiteren Studien konnten eben diese Modulationen der SN sowie assoziierte Komponenten der selektiven Aufmerksamkeit in Bezug auf die Merkmale Farbe, Form, Orientierung und Bewegung beobachtet werden (Anllo-Vento and Hillyard, 1996; Anllo-Vento et al., 1998; Anllo-Vento et al., 2004; Harter and Aine, 1984; Hillyard and Anllo-Vento, 1998; Hillyard and Munte, 1984; Smid et al., 1999). Die SN wird besonders deutlich bei Differenz-Wellenformen, in denen die evozierten EKPs eines nicht-attendierte Stimulusmerkmals (z. B. blauer Stimulus, wenn rot zu beachten ist) von denen eines attendierten Merkmals (z. B. ein blauer Stimulus, wenn blau zu attendieren ist) subtrahiert werden. Die Dipolanalysen und Quellenlokalisationen dieser SN weisen darauf hin, dass diese Modulationen den gleichen neuronalen Generatoren wie bei den entsprechenden fMRT-Untersuchungen zugeschrieben werden können (Hillyard and Anllo-Vento, 1998). Im Gegensatz zu raumbasierter Aufmerksamkeit ist die Selektion von Stimulusobjekten auf der Basis ihrer nicht-räumlichen Merkmale wie Farbe, Form oder Bewegung also nicht mit einer P1-, sondern mit einer N1-Komponente assoziiert. Schoenfeld et al. konnten in einer kombinierten Studie von 2007 unter Verwendung von EEG, MEG und fMRT zeigen, dass bereits 90-120 ms nach Stimulus-Onset aufmerksamsbedingte Modulationen in den für das attendierte Merkmal spezifischen Hirnarealen auftreten. Darüber hinaus ist die Latenzzeit vom Typ des Selektionsprozesses (von der Schwierigkeit der Diskriminierungsaufgabe) abhängig. Das bedeutet, dass die Latenzzeit kürzer ist, wenn die Versuchspersonen zwischen zwei verschiedenen Merkmalsdimensionen (wie Farbe und Bewegung) unterscheiden müssen, als wenn sie innerhalb einer Merkmalsdimension (z. B. Farbe rot versus orange) diskriminieren müssen. Dann nimmt die Latenzzeit um ca. 50 ms zu (Anllo-Vento and

Hillyard, 1996; Hillyard and Munte, 1984; Karayanidis and Michie, 1996; Lange et al., 1998; Schoenfeld et al., 2007). Ist hingegen ein Merkmal aufgabenirrelevant und wird nur aufgrund der Tatsache selektiert, dass es zu einem attendierten Objekt bzw. zu einem Objekt an einem attendierten Ort gehört, so beginnt die merkmalsbasierte Selektion erst nach ca. 230-240 ms (Schoenfeld et al., 2003). Dies spricht wiederum dafür, dass die merkmalsbasierte Selektion global agiert (Andersen et al., 2011; Andersen et al., 2009; Hopf et al., 2004; Muller et al., 2006; Stoppel et al., 2012) und dass der zeitliche Verlauf dieser merkmalsselektiven Modulationen stark von der Art des Selektionsprozesses abhängig ist.

1.3.3 Objektbasierte Aufmerksamkeit

Die Modelle der objektbasierten Aufmerksamkeit gehen davon aus, dass die Aufmerksamkeit nicht nur auf einzelne Merkmale, sondern auf die Gesamtheit aller Eigenschaften eines attendierten Objektes gerichtet wird, sodass dieses als ein Ganzes selektiert werden kann. Dabei spielen sogenannte „Grouping“-Effekte eine zentrale Rolle. Bei diesem Prozess (perzeptuelles Grouping) werden auf der Basis menschlicher Wahrnehmung Objekte mit gleichen Eigenschaften (Lage, Struktur, Ähnlichkeit) zu einer Gruppe zusammengefasst (Driver and Baylis, 1989; Han et al., 2005a; Han et al., 2005b; Han et al., 2001; Mao et al., 2004; Neisser, 1967). Betrachtet man demnach ein bestimmtes Merkmal eines attendierten Objektes, so werden auch alle weiteren Merkmale, die in diesem Objekt gebunden sind, verstärkt verarbeitet (Driver and Baylis, 1998; Kanwisher and Driver, 1992; Scholl, 2001).

Wissenschaftliche psychophysiologische Evidenz für diese Theorie konnte Duncan 1984 mit einer Verhaltensstudie liefern (Duncan, 1984). In dieser präsentierte er den Versuchspersonen zwei übereinander gelagerte Objekte, um räumliche Aufmerksamkeitseffekte ausschließen zu können. Bei den Objekten handelte es sich um ein vertikal orientiertes Rechteck und eine Linie, die dieses Rechteck durchzog. Beide Objekte besaßen jeweils zwei spezifische Merkmale. Das erste Objekt, das Rechteck, konnte in der Größe zwischen klein und groß variieren und eine Lücke entweder auf der rechten oder linken Seite aufweisen. Das zweite Objekt, die Linie, konnte sich zum einen in ihrer Kontur zwischen gepunktet oder gestrichelt unterscheiden und zum anderen in ihrer Neigung differieren, sprich nach rechts oder nach links geneigt sein. Die Aufgabe der Probanden bestand darin, entweder ein Merkmal eines Objektes (z. B. die Größe des Rechtecks) oder zwei Merkmale eines Objektes (z. B. die Größe und die Seite der Lücke) oder aber je ein Merkmal eines jeden Objektes (z. B. die Neigung der Linie und die Größe des Rechtecks) zu diskriminieren. Auf diese Weise konnten Duncan zeigen, dass die Versuchspersonen wesentlich genauer antworteten, wenn sich die beiden Ziel-Merkmale auf einem Objekt befanden, als wenn sie sich auf die getrennten Objekte bezogen, obwohl sie am gleichen Ort präsentiert wurden. Dieser Effekt ist bekannt als „same object advantage“ (Vorteil des selben Objektes). Darüber hinaus ant-

worteten die Probanden genauso korrekt auf die beiden Merkmale eines Objektes, wie wenn sie nur eines diskriminieren sollten (Kontroll-Bedingung). Diese Ergebnisse konnten durch eine Reihe nachfolgender Studien, allerdings mit veränderten Stimuli und Aufgaben, repliziert werden (Duncan, 1993a, b; Duncan and Nimmo-Smith, 1996; Egly et al., 1994; Kramer et al., 1997; Lamy and Tsal, 2000; Vecera and Farah, 1994).

In Anlehnung an das Modell des „same object advantage“ und des von Moran und Desimone 1985 mittels neurophysiologischer Affenstudien postulierten „Biased-Competition“-Modells (siehe Kapitel 1.3), stellte Duncan als eine Art Erweiterung die „Integrated-Competition“-Hypothese auf. In dieser geht er davon aus, dass, sobald ein Objektmerkmal den Konkurrenzkampf in seinem spezifischen Hirnareal gewonnen hat, sämtliche weitere Merkmale dieses Objektes in ihren repräsentativen kortikalen Arealen dominant werden (Desimone, 1998; Driver and Baylis, 1998; Duncan, 1996; Duncan et al., 1997). Diese Theorien fanden Evidenz in einigen anderen Studien. So konnten zum Beispiel Valdes-Sosa und Kollegen in einer Reihe von Experimenten zeigen, dass die gleichzeitige Beurteilung der Geschwindigkeit und der Richtung zweier sich überlagernder, transparenter, sich bewegender Oberflächen genauer war, wenn diese Attribute nur auf einer Oberfläche diskriminiert werden sollten, als wenn sie sich auf beide Oberflächen bezogen. In einer weiteren neurophysiologischen Affenstudie sollte wiederum eine von zwei sich überlagernden, transparenten, rotierenden Punktwolken beachtet werden. Sie konnten demonstrieren, dass sich die Feuerrate der Neuronen in V4 erhöhte, wenn die Farbe der attendierten Oberfläche der Farbpräferenz der Neuronen in V4 entsprach (Valdes-Sosa et al., 1998a; Valdes-Sosa et al., 1998b, 2000). Diese Ergebnisse beweisen, dass die Verarbeitung aufgabenirrelevanter Merkmale lediglich deshalb erfolgt, weil sie Teil des attendierten Objektes sind. Ähnliche Befunde objektbasierter, attentionaler Selektion konnten auf Zellebene auch für die visuellen Areale V1 (Roelfsema et al., 1998) und V5/MT (Katzner et al., 2009) bei Primaten erbracht werden.

Darüber hinaus konnten auch O’Craven et al. diese Theorie aus physiologischer Sicht in einer fMRT-Studie stützen. In dieser präsentierten sie den Versuchspersonen zwei räumlich übereinander gelagerte, transparente Bilder von Häusern und Gesichtern. Eines bewegte sich, während das andere stationär blieb. Es gab drei Merkmale, auf die der Aufmerksamkeitsfokus gerichtet werden konnte: entweder auf die Bewegung, das Gesicht oder das Haus. Die Ergebnisse zeigten eine erhöhte Aktivität in dem spezifischen Hirnareal für das jeweils attendierte Stimulusmerkmal. Wurde also die Aufmerksamkeit auf das Gesicht gerichtet, so fanden O’Craven und Kollegen gesteigerte hämodynamische Aktivierungen in der fusiformen face area (FFA). Wurde hingegen das Haus attendiert, so fand sich erhöhte neuronale Aktivität in der parahippocampalen place area (PPA). Beim Diskriminieren der Bewegung zeigten sich signifikante hämodynamische Aktivierungen im bewegungssensitiven

humanen Areal hMT (human middle temporal area). Zusätzlich wurden auch die spezifischen Hirnareale der aufgabenirrelevanten Merkmale des attendierten Objektes aktiviert (O'Craven et al., 1999). Damit konnte erstmals aus neurophysiologischer Sicht gezeigt werden, dass, sobald ein Merkmal eines Objektes attendiert wird, auch dessen aufgabenirrelevantes Merkmal verstärkt verarbeitet wird. Ähnliche Ergebnisse konnten auch in einer Studie von Serences und Kollegen gefunden werden, in der die Aufmerksamkeit zwischen zwei räumlich übereinander gelagerte Objekten (Gesichter und Häuser) verschoben werden sollte (Serences et al., 2004).

Allerdings blieben noch einige Fragen offen. So konnten zum Beispiel aufgrund der schlechten zeitlichen Auflösung des fMRT keine Aussagen hinsichtlich des zeitlichen Verlaufs der Aktivierungssteigerungen in kortikalen Arealen in Bezug auf eine momentane Aufmerksamkeitsausrichtung getroffen werden. Schoenfeld et al. untersuchten diese Fragestellung 2003 mit Hilfe einer multimodalen Bildgebungsstudie (fMRT, EEG und MEG), was neben einer hohen räumlichen (fMRT) auch eine hohe zeitliche Auflösung (EEG, MEG) lieferte. Der Stimulus wurde in einer quadratischen Apertur präsentiert und setzte sich aus zwei räumlich exakt übereinander gelagerten, transparenten Oberflächen zusammen. Jede dieser Oberflächen bestand aus 50 zufällig im Raum verteilten Punkten (Random-Dot Display). In jedem der 300ms andauernden Trials, bewegte sich eine Oberfläche nach rechts, während sich die andere Oberfläche mit der gleichen Geschwindigkeit nach links bewegte. Aufgrund der unterschiedlichen Bewegungsrichtungen konnten die beiden übereinander gelagerten Oberflächen als zwei getrennte Objekte wahrgenommen werden. Die Probanden wurden vor jedem Trial instruiert ihre Aufmerksamkeit entweder auf die sich nach rechts oder nach links bewegende Punktwolke zu richten. Somit war das Merkmal Bewegung aufgabenrelevant. Zusätzlich konnte eine der Punktwolken innerhalb dieses Trials entweder einen Farbwechsel von weiß nach rot vollziehen oder aber weiß bleiben. Der Farbwechsel war jedoch für die Versuchspersonen aufgabenirrelevant. Der Vergleich der ereigniskorrelierten Potentiale (EKPs) und Magnetfelder (EKMFs), in denen die attendierte Oberfläche einen Farbwechsel vollzog, versus die, in denen die nicht beachtete Oberfläche die Farbe wechselte, zeigte einen signifikanten Unterschied zwischen den beiden Bedingungen nach 200-240ms. Sowohl die fMRT-Daten, als auch die Quellenanalysen der EKP/EKMF-Wellenformen wiesen erhöhte Aktivierungen in den Gyri fusiformi auf, welche dem retinotopisch organisierten und farbspezifischen Areal V4v zugeordnet wurden, da V4v schon früher als eine auf die Farbverarbeitung spezialisierte Hirnregion identifiziert werden konnte (McKeefry and Zeki, 1997). Die Tatsache, dass die Aktivierung von V4v durch eine aufgabenirrelevante (200-240ms) und eine aufgabenrelevante Farbaktivierung (180-260ms) im gleichen Zeitfenster stattfand, zeigte, dass die Integration aufgabenirrelevanter Merkmale des attendierten Objektes in eine perzeptuelle Einheit des vollständigen Objektes verhältnismäßig schnell erfolgte und somit

die zugrunde liegenden merkmalsbindenden Prozesse ermöglichte (Schoenfeld et al., 2003). Dies konnte auch durch einige andere fMRT- und EEG/MEG-Studien nachgewiesen werden (Ciaramitaro et al., 2011; Cortese et al., 1999; Karayanidis and Michie, 1996; Pinilla et al., 2001; Rodriguez and Valdes-Sosa, 2006; Safford et al., 2010; Smid et al., 1999; Valdes-Sosa et al., 1998a).

Diese Studien belegen, dass die aufmerksamkeitsbedingte Selektion eines Stimulus anhand von Objektbindungskriterien erfolgen kann, und entsprechen somit den Vorhersagen objektbasierter Aufmerksamkeitsmodelle, die besagen, dass Aufmerksamkeit nicht nur auf einzelne Merkmale, sondern auch auf die Gesamtheit aller Eigenschaften eines attendierten Objektes gerichtet werden kann.

1.3.4 Zusammenfassung

Wie in den vorherigen Kapiteln beschrieben, ist die Aufmerksamkeit ein wichtiger Mechanismus, um mit der Fülle sensorischer Informationen, mit der wir alltäglich konfrontiert werden, adäquat umzugehen. Die eingehenden Informationen werden dabei auf der Grundlage ihrer Relevanz und der gegebenen Umstände (z. B. Anforderungen an die Aufgabe bzw. experimentelle Anweisungen) selektiert, was dann wiederum zu einer Steigerung oder Suppression ihrer Verarbeitung führt. Das heißt, gewisse Anteile der eingehenden Informationen unserer visuellen Umwelt werden gezielt ausgeblendet, um bestimmte andere Reizinhalt bewusst wahrnehmen zu können. Dieser attentionale Selektionsprozess kann, wie oben beschrieben, auf der Basis räumlicher Lokalisationen, ganzer Objekte oder aber spezieller Merkmale wie Farbe oder Bewegung erfolgen. Die raum-zeitlichen Charakteristika dieser drei Aufmerksamkeitsstheorien wurden bisher in einer Reihe von Studien und mit Hilfe behavioraler und elektrophysiologischer Methoden sowie bildgebender Verfahren wie der EEG, MEG und funktionalen MRT untersucht. Obwohl die Prozesse der räumlichen, merkmals- und objektbasierten Aufmerksamkeitsselektion schon weitgehend analysiert wurden, sind einige Aspekte bisher immer noch ungelöst. Vor allem die aufmerksamkeitsbedingten Verarbeitungsprozesse komplexer Merkmale innerhalb der Bewegungsdimension (wie z. B. die Kohärenz) sind bisher noch ungeklärt. Mit dieser Fragestellung beschäftigt sich die vorliegende Dissertationsschrift, dessen Ziel im folgenden Kapitel (1.4) dargelegt werden soll.

1.4 Ziel dieser Dissertationsschrift

Wie schon im allgemeinen Teil der Einleitung beschrieben wurde, kann Aufmerksamkeitsselektion auf verschiedenen visuellen Merkmalen, wie zum Beispiel Farbe oder Bewegung basieren. Frühere Studien konnten zeigen, dass das Attendieren eines solchen Merkmals die neuronale Aktivität in den korrespondierenden merkmalspezifischen kortikalen Arealen

entlang des dorsalen und ventralen visuellen Systems erhöht (Corbetta et al., 1990, 1991; O'Craven et al., 1999; Saenz et al., 2002; Schoenfeld et al., 2007; Stoppel et al., 2007; Stoppel et al., 2011; Treue and Martinez Trujillo, 1999; Treue and Maunsell, 1996).

Die meisten Studien berichteten, dass sich die neuronale Aktivität im visuellen Areal hMT/V5 des dorsalen Pfades erhöhte, wenn ein Bewegungsreiz attendiert wurde (Chawla et al., 1999a; Chawla et al., 1998; Corbetta et al., 1990, 1991; Culham et al., 2001a; Heeger et al., 1999; O'Craven et al., 1997; Saenz et al., 2002; Schoenfeld et al., 2007; Stoppel et al., 2011; Tootell et al., 1995; Watson et al., 1993).

Innerhalb der visuellen Bewegungsmerkmaldimension gibt es jedoch einfache Sub-Merkmale, wie zum Beispiel Geschwindigkeit oder Richtung, aber auch komplexe, wie Kohärenz, die selektiv attendiert werden können. Diese einfachen Sub-Merkmale werden schon auf Einzelneuronenebene bewegungssensitiver Neurone verarbeitet, die eine bevorzugte Richtung und Geschwindigkeit besitzen. Das Attendieren einer Richtung eines Bewegungsstimulus erhöht die Aktivität der Neurone im visuellen Areal MT, die für diese Richtung selektiv sind (Treue and Maunsell, 1999). Der gleiche Effekt konnte kürzlich auch auf Populationsebene mit Hilfe des fMRT gezeigt werden (Stoppel et al., 2011). Dennoch, die Diskriminierung einfacher Sub-Merkmale, wie Geschwindigkeit oder Richtung, muss nicht zwangsläufig im Areal MT geschehen, sondern kann schon in hierarchisch niedrigeren visuellen bewegungssensitiven Arealen, wie zum Beispiel V3 und V3A, verarbeitet werden (Sunaert et al., 1999; Tootell et al., 1997). Darüber hinaus konnte gezeigt werden, dass visuelle Aufmerksamkeit die neuronale Aktivität in diesen Arealen modulieren kann (Buchel et al., 1998; Stoppel et al., 2011; Sunaert et al., 2000).

Hingegen ist weniger eindeutig geklärt, in welchen Arealen die Verarbeitung komplexer Sub-Merkmale, wie zum Beispiel Kohärenz, stattfindet. Um zwischen verschiedenen Kohärenzlevel diskriminieren zu können, müssen die Informationen verschiedener Neurone mit unterschiedlich bevorzugten Richtungen integriert werden. Typischerweise rufen derartige Stimuli starke neuronale Antworten in den höheren parietalen visuellen Arealen FIPS, SPL und IPL hervor (Orban et al., 2004; Peuskens et al., 2004; Sunaert et al., 1999; Vanduffel et al., 2002b). Auf der anderen Seite kann die Verarbeitung in hMT selbst (geprüft in (Orban, 2011)), sowie in einigen anderen benachbarten Regionen im lateralen okzipitalen Kortex, wie LO (Grill-Spector et al., 2001; Grill-Spector et al., 1999; Grill-Spector et al., 1998; Grill-Spector et al., 2000; Kourtzi and Kanwisher, 2000, 2001; Malach et al., 1995) oder KO (Dupont et al., 1997), erfolgen. Besonders wichtig ist, dass die Aktivität in diesen Regionen typischerweise gesteigert ist, wenn Aufmerksamkeit auf visuelle Bewegungen gerichtet ist (Braddick et al., 2000; Heeger et al., 2000; Saenz et al., 2002; Schoenfeld et al., 2007; Stoppel et al., 2011; Treue and Martinez Trujillo, 1999), besonders, wenn dieser Stimulus komplexe Bewegungs-Sub-Merkmale, wie zum Beispiel Kohärenz oder „3D-structures-from-

motion“ (3D-Strukturen aus Bewegungen errechnen), enthält (Beer et al., 2009; Peuskens et al., 2004; Tsao et al., 2003; Yang et al., 2008).

Obwohl viele Studien die Bewegungswahrnehmung beim Menschen untersucht haben, wurden die neuronalen raum-zeitlichen Korrelate merkmalsbasierter Aufmerksamkeit in Bezug auf die Verarbeitung einfacher und komplexer Merkmale, wie zum Beispiel Geschwindigkeit, Richtung und Kohärenz, bisher noch nicht erforscht. In den gegenwärtigen Experimenten wurde sich mit dieser Frage befasst, indem kombinierte Methoden mit hoher räumlicher (fMRT) und zeitlicher (EEG und MEG) Auflösung eingesetzt wurden. Die Arbeitshypothese war, dass Aufmerksamkeit die neuronale Aktivität in hierarchisch niedrigeren visuellen Regionen moduliert, wenn einfachere Merkmale, wie Geschwindigkeit oder Richtung, attendiert werden und in höheren Arealen, wenn die Aufmerksamkeit auf komplexere Merkmale, wie Kohärenz, gerichtet ist.

Dazu wurde in jedem der 3 Experimente ein ähnliches 2x2 Design genutzt, das aus einhundert sich bewegenden Punkten innerhalb einer zentralen Apertur bestand, und es wurden immer jeweils zwei der drei Bewegungs-Sub-Merkmale Geschwindigkeit, Richtung und Kohärenz manipuliert. In Experiment 1 sollten die Probanden entweder die Geschwindigkeit (langsam versus schnell) oder die Kohärenz (niedrig versus hoch) attendieren. Bei Aufmerksamkeitszuwendung auf die Geschwindigkeit sollten sie mit einem Tastendruck auf die schnellen Bewegungen reagieren (ungeachtet des Kohärenzlevels), und beim Attendieren der Kohärenz sollten sie mit einem Knopfdruck auf die hochkohärenten Bewegungen antworten (ungeachtet der Geschwindigkeit). In Fortsetzung zu Experiment 1 waren die Probanden in Experiment 2 dazu angehalten, entweder auf die Richtung (nach oben oder nach unten) oder auf die Kohärenz (niedrig versus hoch) zu achten und entweder jeweils auf die Bewegungen nach unten bzw. auf die hochkohärenten Bewegungen mit einem Tastendruck zu reagieren (ungeachtet des jeweils zu ignorierenden Merkmals Kohärenz oder Richtung). In Experiment 3 wurden weiterführend zu Experiment 1 und 2 die beiden Merkmale Geschwindigkeit (langsam gegen schnell) und Richtung (nach links versus nach rechts) manipuliert, und auch hier sollten die Versuchspersonen entweder auf die schnelle Bewegung (ungeachtet der Richtung) oder auf die Bewegungen nach rechts (ungeachtet der Geschwindigkeit) mit einem Tastendruck reagieren.

Die Hypothese war, dass der Aufmerksamkeitseffekt in Bezug auf die Geschwindigkeit und die Richtung in einem früheren Zeitbereich auftritt, während sich hingegen der Aufmerksamkeitseffekt in Bezug auf die Kohärenz später zeigen sollte. Dies würde es ermöglichen, die Quellen der Aufmerksamkeitseffekte für Geschwindigkeit und Richtung (im frühen Zeitbereich präsent) von denen für Kohärenz (im späten Zeitbereich) in den elektrophysiologischen Daten zu trennen. Alle Analysen wurden basierend auf der physiologischen Antwort auf den jeweiligen Standard-Stimulus (immer Non-Targets) durchgeführt, in Abhängigkeit

davon, ob die Versuchspersonen ihre Aufmerksamkeit auf das eine oder andere Sub-Merkmal gerichtet hatten. Auf diese Weise wurden alle sensorischen und motorischen Konfundierungen eliminiert, da der physikalische Stimulus immer exakt der Gleiche war und niemals eine motorische Antwort erforderte.

Alle Experimente dieser Dissertation wurden durch das lokale Ethikkomitee der Fakultät für Medizin der Otto-von-Guericke-Universität Magdeburg genehmigt

2 Allgemeine Methoden

Die in den Kapiteln 3-5 vorgestellten Experimente (1, 2 und 3) wurden mittels nicht-invasiver bildgebender Verfahren der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT) und/oder der Elektro-/Magnetenzephalographie (EEG/MEG) durchgeführt. Die Funktionsweise sowie die Prinzipien physikalischer und physiologischer Prozesse dieser Methoden sollen im Folgenden kurz vorgestellt werden.

2.1 Die funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRT)

Die Kernspin- oder auch Magnetresonanztomographie ist ein nicht-invasives Diagnostikverfahren (mit überlegener räumlicher Auflösung), welches mit starken Magnetfeldern und hochfrequenten Radiowellen arbeitet und dessen Bildgebung auf der magnetischen Eigenschaft der Wasserstoffatome im menschlichen Körper beruht.

2.1.1 Prinzip der Magnetresonanz und der Bildgebung

Das Prinzip der Magnetresonanztomographie beruht auf der Eigenschaft der Elementarteilchen, welche auf Grund der ungeraden Protonenanzahl der Atomkerne einen sogenannten Spin (Eigendrehimpuls) besitzen, wie zum Beispiel auch die Wasserstoffkerne (H^+). Das positiv geladene Wasserstoff-Proton rotiert um seine eigene Längsachse und erzeugt durch die Eigenrotation der elektrischen Ladung ein geringes Magnetfeld (magnetischer Dipol). Werden die H-Protonen einem äußeren Magnetfeld ausgesetzt, richten sich die magnetischen Dipole, die im Normalfall räumlich diffus orientiert sind, entlang des äußeren Magnetfeldes in eine Richtung aus. Die Ausrichtung der Wasserstoffkerne kann parallel oder antiparallel erfolgen, wobei die parallele Ausrichtung (aufgrund des niedrigeren Energieniveaus) energetisch günstiger ist. Die im Magnetfeld ausgerichteten Kernspins beginnen nun in einer von der Magnetfeldstärke abhängigen Frequenz (Lamorfrequenz) um die Feldachsen zu präzedieren und erzeugen dabei eine Spannung, die mit Hilfe einer Empfangsspule im Magnetresonanztomographen gemessen werden kann (MR-Signal).

Wird der Kopf einer Versuchsperson diesem Magnetfeld ausgesetzt, so entsteht aufgrund der beschriebenen Eigenschaften der H-Protonen im Kopf der Probanden ein Dipolmoment parallel zum Magnetfeld. Eine Spule, die den Kopf des Probanden umgibt, sendet einen RF-Impuls aus (Impuls im Radiofrequenzbereich; „High Frequency“ oder HF-Impuls), der mit der Lamorfrequenz übereinstimmt (Resonanzbildung). Im Normalfall wird ein für die Bildgebung optimaler 90° -RF-Impuls (Kippwinkel oder „Flipwinkel“ von 90°) genutzt. Die Protonen (genau die Hälfte der Spins) werden um 90° ausgelenkt (in die antiparallele Lage

umgekippt), absorbieren die durch elektronmagnetische Wechselspannung induzierte Energie und werden durch diese Energiezufuhr auf ein höheres Energieniveau angehoben. Die Spins werden in ihrer Kreisbewegung synchronisiert, was in einer Abnahme der Längsmagnetisierung M_L (Longitudinale Magnetisierung) und somit in einer Zunahme der Quermagnetisierung M_T (Transversale Magnetisierung) resultiert, wobei die Protonen in Phase mit der Larmorfrequenz rotieren (Phasenkohärenz/Magnetresonanz-Signal).

Nach Abstellen der HF-Einstrahlung gehen die H-Protonen wieder in ihren stabilen Ausgangszustand zurück, was zur Abnahme des MR-Signals führt. Das bedeutet, die Quermagnetisierung M_T nimmt langsam ab, während die Längsmagnetisierung M_L wieder zunimmt (zurückkippen der Spins in die energieärmere, parallele Richtung durch Zusammenstöße mit anderen Atomen). Diese beiden, voneinander unabhängigen Vorgänge finden zeitgleich statt und werden auch als T1- beziehungsweise T2-Relaxation bezeichnet.

Bei der longitudinalen Relaxation (T1-Relaxation; Spin-Gitter-Relaxation) wird Energie frei, die gemessen werden kann. Die Zeit, bis die Protonen wieder in ihren Ursprungszustand zurückgekehrt sind (Wiederaufbau der Längsmagnetisierung), kann, in Abhängigkeit der verschiedenen Gewebearten/Strukturen des Gehirns, eine halbe bis hin zu mehreren Sekunden dauern (T1-Zeit). Gleichzeitig findet die T2-Relaxation (transversale Relaxation) statt, wobei die synchron ausgelenkten Protonen aufgrund von Wechselwirkungen zwischen den Spins (Spin-Spin-Relaxation) ihre einheitliche Rotation verlieren. Die Quermagnetisierung geht also durch „Außer-Phase“ geratene Spins (Dephasierung; Verlust der Phasenkohärenz) mit einer Zeitkonstanten T2 verloren. T2 ist ebenfalls gewebespezifisch und kürzer als T1 (einige hundert Millisekunden). Während T1 die Zeit darstellt, nach der 63% der Längsmagnetisierung wieder hergestellt ist, definiert die Zeitkonstante T2 die Zeit, nach der 37% der Quermagnetisierung wieder auf ihr Ursprungsniveau zurückgekehrt ist.

Neben der T2-Relaxationszeit, die durch die Spin-Spin-Wechselwirkung charakterisiert und abhängig vom Gewebetyp ist, unterscheidet man auch die T2*-Relaxationszeit, welche von Magnetfeldinhomogenitäten (durch den Tomographen selbst oder den Körper des Probanden verursacht) bestimmt wird und ebenso wie die T2-Relaxation zur Phasenkohärenz führt. Diese Inhomogenitäten des Magnetfeldes überlagern den T2-Abfall und beschleunigen dadurch die Relaxation, sodass der Dephasierungsprozess (Spins „laufen auseinander“) nicht mit der Zeitkonstanten T2, sondern viel kürzer mit T2* passiert. Dieser exponentielle Abfall des HF-Signals mit der Zeitkonstanten T2* wird auch als FID bezeichnet („Free Induction Decay“).

Um die Magnetfeldinhomogenitäten zu verhindern, wird ein Spin-Echo erzeugt. Das heißt, dem 90°-Impuls folgt ein 180°-Impuls (der HF-Impuls wird doppelt so lange eingeschaltet wie beim 90°-Impuls zuvor) nach, der das Drehen der Spins um 180° bewirkt, was zur Folge hat, dass sich deren Rotationsrichtung ändert und die Spins „wieder zusammen

laufen“ (Rephasierung; Wiederherstellung der Quermagnetisierung) und ein maximal verstärktes, messbares Signal (Spin-Echo) erzeugt wird. Da nun keine Inhomogenitäten des Magnetfeldes mehr existieren, verläuft die folgende Querrelaxation nicht mit $T2^*$, sondern langsamer mit der Zeitkonstanten $T2$. Durch das An- und Abschalten des HF-Impulses in Bruchteilen von Sekunden, was das charakteristisch laute Geräusch des Scanners ausmacht, wird eine Vielzahl von Signalen geliefert, die in einem aufwändigen Verfahren in ein Bild umgewandelt werden.

Je nach Wahl der Sequenzparameter TR (Repetitionszeit; Intervall zwischen den Wiederholungen der Pulssequenzen, also der Anregung der gleichen Schicht) und TE (Spin-Echo-Zeit; Intervall zwischen Anregung einer Schicht mit dem RF-Impuls und Messung des MR-Signals) können T1- oder T2/T2*-protonengewichtete MRT Bilder aufgenommen werden. Bei kurzer TR und TE ($TR \sim < 500\text{ms}$; $TE \sim < 30\text{ms}$) spricht man von einem T1-gewichteten Bild (Wasser dunkel). Die Rede von einem T2/T2*-gewichteten Bild (Wasser hell) ist, wenn die TR und TE lang sind ($TR \sim > 1500\text{ms}$; $TE \sim > 80\text{ms}$).

2.1.2 Ortslokalisierung

Um die bei der MRT empfangenen HF-Signale lokalisieren zu können, werden Gradientenspulen eingesetzt, die sich in alle drei Raumrichtungen (x-, y-, z-Richtung) zuschalten lassen und die neben dem homogenen Hauptmagnetfeld (in dem alle Spins mit der gleichen Larmorfrequenz angeregt werden, sodass keine Signale lokalisiert werden können) Schnittbilder einzelner Schichten durch den Körper ermöglichen. Dabei wird das Hauptmagnetfeld mit dem Gradientenfeld überlagert, sodass sich die Larmorfrequenz entlang einer gewünschten Schicht, z. B. der z-Richtung, graduell ändert (Gradientenprinzip) und die Protonen dieser Schicht entsprechend angeregt werden. Da die Larmorfrequenz proportional zur Hauptmagnetfeldstärke ist, kann sicher gestellt werden, dass das HF-Signal nur aus der darzustellenden Schicht abgestrahlt wird, da durch die veränderte Magnetfeldstärke die Spins eine unterschiedliche Präzessionsfrequenz aufweisen. Um herauszufinden, welcher Punkt (Voxel; Volumenelement) einer Schicht das MR-Signal erzeugt hat, müssen in einem nächsten Schritt weitere Gradienten in x- und y-Richtung zugeschaltet werden (Phasen- und Frequenzkodierung).

Bei der Phasenkodierung wird kurzzeitig zwischen dem 90° - und dem 180° Impuls ein Gradient in y-Richtung zugeschaltet, was zu einer Änderung der Präzessionsgeschwindigkeit der Spins führt (rotieren schneller), da sich die Magnetfeldstärke geändert hat. Nach Abschalten des Gradienten präzedieren alle Spins wieder mit der gleichen Geschwindigkeit (Frequenz), jedoch phasenverschoben, sodass die Spins entlang der y-Richtung identifiziert werden können.

Für die Dekodierung der dritten Ortsrichtung wird während des Signalechos ein weiterer Gradient in x-Richtung zugeschaltet. Bei dieser Frequenzkodierung kommt es zum Anstieg der Präzessionsfrequenz der Spins entlang des x-Gradienten (d.h. von links nach rechts). Während der Messung des MR-Signals besitzen die Signalechos somit nicht nur eine Frequenz, sondern jede Zeile eine unterschiedliche Frequenz, sprich ein ganzes Frequenzspektrum. Das bedeutet, jedes Echo bzw. Volumenelement (Voxel) ist durch seine eigene spezifische Phase sowie Frequenz charakterisiert. Aus dem empfangenen Summensignal der gemessenen Schicht können mittels zweifacher (2D) Fourier-Transformation die Einzelsignale der Voxel einer Schicht ermittelt werden.

Durch Schaltung eines zweiten Phasenkodiergradienten in z-Richtung (analog zur Phasenkodierung in y-Richtung) erreicht man eine 3-dimensionale Ortskodierung, sprich die Anregung eines ganzes Volumens (3D-MRT). Mittels 3D-Fourier-Transformation kann nun wiederum die Signalintensität eines jeden Voxels errechnet werden.

Die auf diese Weise erhaltenen Schnittbilder weisen pro Pixel (Bildpunkt) einen gewissen Grauwert auf, welcher der Stärke des empfangenen HF-Signals des jeweiligen Voxels entspricht.

2.1.3 Aufbau des MR-Scanners

Der Standard-MR-Scanner besteht neben einer elektromagnetischen Hauptspule, die ein starkes homogenes Magnetfeld (> 1 Tesla) erzeugt, aus weiteren Gradientenspulen (in x-, y-, z-Richtung), die eine exakte räumliche Lokalisation des Signals ermöglichen. Außerdem werden RF-Spulen zum Senden und Empfangen von Hochfrequenz-Signalen benötigt sowie kleinere Oberflächenspulen, wie z. B. Kopfspulen, zur Signalverstärkung.

Ein hochleistungsfähiger Rechner wandelt die elektromagnetischen Impulse in Bildsignale um, sodass Schnittbilder in beliebigen Ebenen sowie dreidimensionale Bilder des menschlichen Körpers erzeugt werden können.

2.1.4 Prinzip der fMRT und des BOLD-Effektes

Die funktionelle Magnetresonanztomographie ist eine relativ junge Weiterentwicklung der klassischen MRT und beruht auf dem physikalischen Prinzip des BOLD-Effektes (Blood-Oxygen-Level-Dependency), welcher Aussagen über Aktivitätszustände des menschlichen Gehirns ermöglicht. Bei entsprechenden Aktivierungen der Hirnregionen haben aktive Nervenzellen aufgrund ihrer sauerstoffverbrauchenden Leistung einen erhöhten Energie- und Sauerstoffbedarf, infolgedessen der regionale zerebrale Blutfluss (rCBF) in diesen aktivierten Regionen stark zunimmt.

Entscheidend dabei ist das lokale Verhältnis von sauerstoffreichem zu sauerstoffarmen Blut, da oxygeniertes und desoxygeniertes Hämoglobin unterschiedliche magnetische Eigenschaften besitzen (Ogawa et al., 1990). Der Blutfarbstoff Hämoglobin besitzt magnetische Eisenatome, die Sauerstoff binden können (Oxyhämoglobin), sodass die Eigenschaften des Eisenatoms maskiert und dadurch diamagnetisch (nicht-magnetisch) werden. Desoxyhämoglobin hingegen ist sauerstoffarm und somit magnetisch (paramagnetisch) und verursacht dadurch in seiner unmittelbaren Umgebung Magnetfeldveränderungen (Inhomogenitäten).

Kommt es zum Anstieg neuronaler Aktivität durch Stimulation entsprechender Kortexareale, so steigt auch die kortikale Metabolismusrate (cMRO_2), was zur Folge hat, dass der regionale zerebrale Blutfluss (rCBF) im aktivierten Areal zunimmt. Dabei wird mehr Sauerstoff antransportiert als durch die neuronale Aktivität verbraucht werden kann, sodass eine Überkompensation an diamagnetischem Oxyhämoglobin besteht. Da sich dadurch das Verhältnis von Oxy- zu Desoxyhämoglobin zu Gunsten des Oxyhämoglobins verschoben hat, kommt es durch den geringeren Anteil an paramagnetischem Desoxyhämoglobins zu einer Verringerung der lokalen Magnetfeldinhomogenitäten. Die Dephasierung der Spins erfolgt daher langsamer mit einer $T2^*$ -Relaxationszeit, was zu einem messbaren Signalanstieg im MR-Bild führt. Somit ist fMRT vom lokalen zerebralen Blutfluss abhängig und misst nur indirekt die neuronale Aktivität.

Darüber hinaus muss bei der Messplanung und –auswertung der fMRT-Daten darauf geachtet werden, dass die Präsentation eines Stimulus sowie die Antwort bzw. Detektion auf diesen Stimulus der hämodynamischen Antwortfunktion (HRF; BOLD-Antwort) mit ihrem charakteristischen zeitlichen Verlauf entspricht, die hauptsächlich aus drei Abschnitten besteht: verzögerter Beginn der HRF mit „initial dip“ (von 1-2 s.), Maximum der BOLD-Antwort mit „overshoot“ (nach 4-8 s), Post-Stimulus mit „undershoot“ (nach 10-12 s).

2.1.5 Echo-Planar-Imaging (EPI)

Aufgrund ihrer schnellen Akquisitionszeit (50-100 ms) und zur Verbesserung der örtlichen sowie zeitlichen Auflösung sind echoplanare Sequenzen für die funktionelle MR-Bildgebung besonders vorteilhaft (Stehling et al., 1991). Mittels dieser Gradientenechotechnik kann nach nur einer Anregung mittels HF-Impuls eine Reihe von Daten, d. h. ein MR-Bild nach weniger als 100 ms erzeugt werden. Dabei wird der für die Ortskodierung notwendige Frequenzgradient wiederholt hin und her geschaltet, sodass eine Serie von Gradientenechos mit wechselnden Vorzeichen entsteht. Die schnelle Aufnahmezeit wirkt sich dahingehend positiv auf die Bildqualität aus, als dass Bewegungsartefakte durch diese verringert werden.

Da EPI auf einem Gradientenecho und nicht auf einem Spinecho basiert (d. h. nach Wegfall des üblicherweise in einer Aufnahme verwendeten 180° -Impulses verbleibt nur die

zusätzliche Gradientenecho-Sequenz), entsteht der Nachteil des fehlenden Ausgleichs von Magnetfeldinhomogenitäten und somit ein T2*-Signalabfall (Weishaupt et al., 2001).

Da die bei der fMRT gemessenen Signale sehr klein sind und von Artefakten überlagert werden, sind viele Wiederholungen nötig, um Aussagen über die statistische Signifikanz einer Antwort treffen zu können. Daher ist es bei komplexen kognitiven Experimenten wichtig, das Signal-Artefakt-Verhältnis (SNR: „Signal-to-Noise-Ratio“) zu verringern. Solche Artefakte, insbesondere durch Körperbewegungen der Probanden hervorgerufen, müssen vor der Auswertung der Daten minimiert werden, indem die aufgenommenen Bilder auf das erste Bild der Messreihe (Referenzbild) bewegungskorrigiert werden.

Auf diese Daten-Vorverarbeitung wird in den individuellen Methodenteilen der einzelnen Experimente näher eingegangen.

2.2 Die Elektroenzephalographie (EEG)

Die Elektroenzephalographie ist eine nicht-invasive, diagnostische Methode zur Messung der von den Neuronen des Gehirns ausgehenden elektrischen Aktivität. Dabei werden die Ströme (Signalübertragung) von Millionen synchron aktiver Nervenzellen an der Kopfoberfläche mittels Elektroden abgeleitet. Aufgrund der sehr guten zeitlichen Auflösung, kann die EEG kognitive Prozesse in Form evozierter Potentiale im Millisekundenbereich messen.

2.2.1 Neurophysiologische Grundlagen

Bei der EEG macht man sich die elektrischen Eigenschaften neuronaler Antworten auf einen Stimulus zu Nutzen. Das bedeutet, dass man Potentialänderung an der Kortexoberfläche messen kann. Die zugrunde liegenden Potentialquellen liegen in der Hirnrinde und werden durch aktivierte Synapsen, die in den nachgeschalteten Neuronen eine lokal begrenzte Membranpotentialschwankung verursachen, generiert. Diese kortikalen Neuronen werden prinzipiell in zwei Gruppen eingeteilt, in die Pyramidenzellen, welche die Mehrheit aller kortikaler Neurone ausmachen und in die Nicht-Pyramidenzellen, wie z. B. die Stern- und die Korbzellen. Die Pyramidenzellen sind besonders große Nervenzellen und über ihre zahlreichen synaptischen „spines“ (Dornfortsätze, Dendriten) mit anderen Zellen verbunden. Ihre langen apikalen Dendriten strecken sich parallel zueinander aus, sodass sie senkrecht zur Kortexoberfläche zu liegen scheinen. Daraus resultierend ist die Richtung des elektrischen Stromflusses in den Dendriten ebenfalls senkrecht zur Kopfoberfläche.

Obwohl ursprünglich angenommen wurde, dass die kurzen Aktionspotentiale (AP) für das EEG-Signal ursächlich sind, geht die Forschung heute davon aus, dass exzitatorische (EPSP) und inhibitorische (IPSP) postsynaptische Potentiale das EEG-Signal generieren. Im

Gegensatz zu den Aktionspotentialen verlaufen die postsynaptischen Potentiale (PSP) deutlich langsamer (träger), sodass sie sich überlagern und Summenpotentiale im Bereich der Dendriten bilden können. Bei einem PSP kommt es aufgrund lokaler Änderungen des elektrischen Potentials (infolge eines ankommenden APs) zu einem veränderten Stromfluss entlang der Synapse und der extrasynaptischen Zellmembran eines Neurons. Im Falle eines EPSPs führt dies zur Öffnung von Natrium-Ionenkanälen und zum Einstrom von Na^+ -Ionen in die Zelle, was wiederum eine Veränderung der Ionen-Konzentration bewirkt (Zahl positiver Ionen im Zellinneren erhöht, aber außerhalb der Zelle vermindert). Es kommt zu einer Erniedrigung des örtlichen Membranpotentials (Depolarisation), was als neues Aktionspotential wahrgenommen wird. Im Falle eines IPSP werden Kalium- und Chlorid-Kanäle geöffnet und es kommt zu einem Ausstrom von K^+ - und Cl^- -Ionen (Überschuss positiver Ionen an der Außenseite der Zelle), d. h. zu einer Hyperpolarisation (keine Weiterleitung eines APs, da durch erhöhtes Membranpotential Auslösung erschwert ist; Inhibition).

Im Falle eines EPSPs, d. h. einer exzitatorisch wirkenden Synapse, kommt es also infolge des Na^+ -Einstroms in die postsynaptische Zelle zu einem vorübergehenden Pluspol („current source“ oder Quelle) im Bereich des Somas und der basalen Dendriten. Die apikalen Dendriten hingegen erscheinen im Vergleich dazu negativ (Minuspole, „current sink“ oder Senke). Eine derartige Struktur eines elektrischen Feldes wird als elektrischer Dipol bezeichnet. Die elektrischen Dipole der einzelnen Nervenzellen haben aufgrund ihrer Anordnung eine identische Dipolorientierung, sodass ihre postsynaptischen Potentiale über die Zeit sowie räumlich aufsummiert werden können („Summendipol“). Das daraus resultierende elektrische Feld ist stark genug, um an der Kortexoberfläche abgeleitet werden zu können (Quellenableitung).

2.2.2 EEG-System

Die Ableitung des EEG-Signals erfolgt über Elektroden, die mittels einer Haube auf der Kopfhaut angebracht werden. Dabei werden Potentialdifferenzen (Spannungsschwankungen) zwischen einer oder mehreren aktiven Elektroden, die an Stellen vermuteter neuronaler Aktivität platziert werden, und einer Referenzelektrode (Mastoid), die an einer neuroelektrisch inaktiven Stelle platziert wird, gemessen.

Da sich aufgrund verschiedener Schädelgrößen und -formen keine absoluten Maßangaben für die Lage der Ableitpunkte bestimmen lassen, ist es wichtig, dass die Elektroden in relativen Abständen zueinander positioniert werden. Daher wird ein standardisiertes internationales Elektroden-Montagesystem (10-20-System nach Jasper, 1958) genutzt. Dazu werden relative Positionen entlang bestimmter, absoluter Referenzpunkte definiert: man misst entlang des Schädelknochens vom Nasion bis zum Inion und nimmt diese Strecke als 100 Prozent an. Vom Nasion aus geht man dann 10 Prozent in Richtung Inion und dann

noch vier weitere 20 Prozent-Schritte. Zum Schluss geht man dann wieder 10 Prozent Richtung Inion. Auf der Hälfte der Strecke (50 Prozent) befindet sich dann die zentrale Elektrode (Cz). Auf die gleiche Weise verfährt man auch zwischen den präaurikulären Punkten (von Ohr zu Ohr). Ausgehend von diesen Koordinaten werden die Elektroden angebracht, die nach ihren anatomischen Landmarken benannt (Fp: frontaler Pol; F: frontal; C: zentral; T: temporal; P: parietal; O: okzipital; I: Inion) und mit Zahlen (für die linke Hemisphäre mit ungeraden Zahlen, für die rechte mit geraden) oder einem zweiten Buchstaben (für die mittlere Elektrodenreihe) kombiniert werden. Die Elektroden nahe der Mittellinie besitzen die kleinste Zahl und werden zur Seite hin größer. Die in dieser Dissertationsschrift erhobenen EEG-Daten wurden unter Verwendung eines analogen 32-Kanal-EEG-Systems (4-D NeuroImaging, Inc. San Diego, USA) aufgenommen.

2.2.3 Vom EEG zum EKP

Die EEG misst im Allgemeinen spontane Aktivitäten (Potentialdifferenzen) des Gehirns, die als „Rauschen“ betrachtet werden. In der Forschung ist man jedoch eher an psychologischen und physiologischen Vorgängen in Bezug auf experimentelle Ereignisse hinsichtlich ihrer kognitiven Funktionen interessiert. Dabei werden elektrische Signale als Antwort auf einen bestimmten, sich wiederholenden Stimulus oder Reiz gemessen. Diese werden ereigniskorrelierte Potentiale genannt (EKP) und liegen im Mikrovolt-Bereich (μV). Um diese EKPs vom allgemeinen Rauschsignal des EEG extrahieren zu können, mittelt man über bestimmte Zeitabschnitte („time-locked“ Epochen), die wiederholt als Antwort auf ein bestimmtes experimentelles Event auftreten. Auf diese Weise wird das Signal-Rausch-Verhältnis verbessert, da durch die Mittelung des allgemeinen, spontanen EEG-Signals, das von Epoche zu Epoche variiert (und nicht „time-locked“ bezüglich eines Events ist), das Hintergrundrauschen vermindert wird. Erst nach dieser Mittelung erhält man die eigentlichen Signale (die EKPs), die nun ausgewertet werden können.

2.3 Die Magnetenzephalographie (MEG)

Die Magnetenzephalographie ist, wie die fMRT und EEG, ein nicht-invasives, neurophysiologisches Verfahren, welches wie die EEG durch eine hohe zeitliche Auflösung im Millisekundenbereich besticht und darüber hinaus durch seine mehreren hundert Sensoren an der Kopfoberfläche eine höhere räumliche Auflösung gegenüber der EEG besitzt (jedoch im Vergleich zur fMRT bedeutend niedriger einzuordnen ist). Grundlage der MEG sind die sehr kleinen, an der Kopfoberflächen messbaren Magnetfelder, die durch neuronale Aktivität bei kognitiven Prozessen, d. h. durch Änderungen der Hirnpotentiale (neuronale elektrische Ströme) hervorgerufen werden.

2.3.1 Biomagnetische und messtechnische Grundlagen

Der neurophysiologische Vorgang, der für die Entstehung der magnetischen Felder des Gehirns verantwortlich ist, ist auch gleichermaßen bei der EEG von Bedeutung. Ursächlich sind demnach die aufgrund erregender postsynaptischer Potentiale entstehenden Ströme in den Nervenzellen (Pyramidenzellen der neokortikalen Schicht), die sehr kleine Magnetfelder im menschlichen Gehirn erzeugen, wobei nur eine große Zahl synchron aktiver Neuronenverbände ein an der Kopfoberfläche detektierbares Signal generiert und sich somit vom übrigen „Rauschen“ abhebt. Bei der MEG misst man hauptsächlich Aktivitäten der obersten Schicht des Gehirns, d. h. des Zerebralen Kortex (eine 2-4 mm dicke Schicht grauer Substanz). Aus neuroanatomischer Sicht bedeutet das, dass vorwiegend intrazelluläre Aktivitäten aus den Sulci, also tangential zur Kortexoberfläche ausgerichtete Stromdipole, detektiert werden, hingegen radiale Potentialquellen (d. h. senkrecht zur Kopfoberfläche orientierte kortikale Ströme) kein messbares Magnetfeld erzeugen.

Zur Auswertung dieser MEG-Signale wird das Modell der Stromdichteverteilung, welches auf dem Konzept des Stromdipols basiert, genutzt, um näherungsweise den Fluss des elektrischen Stroms in einem kleinen Areal bestimmen zu können. Die topographische Feldkarte eines solchen Stromdipols (Magnetfeldes) besteht typischerweise aus einem Maximum und einem Minimum, wobei der Dipol im rechten Winkel zwischen den beiden Feldextrema liegt und die Feldlinien miteinander verbindet (Hämäläinen et al., 1993). Die Stärke eines solchen Stromdipols, hervorgerufen durch die synchrone Aktivität zehntausender Neurone, liegt bei ca. 10 nA (Nanoampere).

2.3.2 MEG-System

Da bei der MEG sehr kleine hirneigene Magnetfelder im Pico- bis Femtotesla-Bereich (μT : 10^{-12} ; fT : 10^{-15}) gemessen werden, die Magnetfelder der Störquellen (Erdmagnetfeld (10^{-4} Tesla), Stromleitungen, Autos etc.) aber erheblich größer sind, benötigt man zum einen spezielle Sensoren, die sehr geringe Feldstärken erfassen können und zum anderen eine magnetische Abschirmkammer, die ein Messrauschen, d. h. magnetische Störungen der Umgebung, reduzieren kann.

Diese entsprechenden Spulen, welche die Magnetfelder detektieren, werden als SQUIDS (Super Conducting Quantum Interference Device) bezeichnet und bestehen aus einem kleinen supraleitenden Ring (im Millimeterbereich), der an zwei Stellen durch einen „Josephson-Kontakt“ unterbrochen ist. Da der Supraleitungseffekt aber nur bei sehr geringen Temperaturen erreicht werden kann, müssen die Sensoren mit Hilfe flüssigen Heliums auf -270°C (3,15 K) gekühlt werden. Diese MEG-Sensoren sind in einem helmartigen Messkopf angeordnet und befinden sich in einem gekühlten Vakuum-Isolierbehälter (Kryostat). Zum

anderen wird die Supraleitung (das Fließen des Suprastroms) des „Josephson-Kontaktes“ (dünne (~ nm) supraleitende Barriere) nur gewährleistet, solange eine kritische Stromstärke I_c nicht überschritten wird. Bei Überschreitung würde die Spannung in Abhängigkeit des magnetischen Flusses (Stärke des Magnetfeldes), dem die SQUIDs ausgesetzt sind, über den „Josephson-Kontakt“ abfallen. In dieser Weise wird die magnetische Flussschwankung, die mit dem EEG korreliert ist, in eine Spannungsschwankung umgewandelt (Hinrichs, 1995, 2002, 2012).

Um die Messung am Patienten ohne Störung durch externe Magnetfelder durchführen zu können, muss eine solche MEG-Untersuchung in einer besonderen elektrisch und magnetisch abgeschirmten Messkabine stattfinden. Eine solche Abschirmung wird durch mehrere, die Kammer umgebende Lagen aus Metall (μ -Metall; Eisenplatten mit spezieller Legierung) erzielt.

Des Weiteren können die Störeffekte durch den Einsatz von Gradiometern („Pick-up-Spulen“), die das zu messende Magnetfeld auffangen, verringert werden. Man unterscheidet prinzipiell zwischen Magnetometern (Sensoren mit nur einer Spule), sowie axialen- und planaren Gradiometern (zwei gekoppelte Spulen mit entgegengesetzten Windungen, die entweder vertikal übereinander oder in einer Ebene angeordnet sind). Während Magnetometer nur das absolute homogene Magnetfeld, d. h. Aktivitäten weiter entfernter Quellen messen, die sich räumlich nur langsam ändern, detektieren Gradiometer Magnetfeldinhomogenitäten nahe liegender Quellen, während sie gegenüber weiter entfernter Quellen weitestgehend unempfindlich sind. Dabei wird bei axialen Gradiometern ein Magnetfeldgradient zwischen der unteren und der oberen Spule gemessen. Den größten Vorteil bieten die planaren Gradiometer aufgrund der kompakten Größe ihrer verdrehten Doppel-D-Konstruktion. Sie sind am empfindlichsten für Quellen, die sich direkt unter ihnen befinden und antworten maximal auf die Stromquelle, die sich senkrecht zum Magnetfeldgradienten befindet (Hämäläinen et al., 1993).

Bei den aktuellen MEG-Systemen handelt es sich um sogenannte Ganzkopfsysteme (aus 100-300 Sensoren bestehend), die räumlich gleichmäßig in einer helmartigen Anordnung dem menschlichen Kopf angepasst sind und simultan das Magnetfeld an der Kopfoberfläche erfassen können. Die in dieser Dissertationsschrift erhobenen MEG-Daten wurden unter Verwendung eines 248-Kanal BTI Ganzkopf-Magnetometer-Systems (Magnes 3600 WH, Biomagnetic Technologies, Inc., San Diego, USA) aufgenommen.

2.3.3 Quellenanalyse

In der neurowissenschaftlichen Forschung kommt die klassische Quellenanalyse mit dem MEG vorrangig bei ereigniskorrelierten Magnetfeldern (EKMF) zur Anwendung. Unter EKMF versteht man das Auftreten elektrokortikaler Magnetfelder, die in einem zeitlichen Zusam-

menhang zu motorischen, sensorischen oder psychischen Ereignissen stehen. Erst nach Summation der Einzelsignale (zur Verbesserung des Signal-Rausch-Verhältnisses) sowie reizsynchrone Mittelung der EKMF kann eine Aussage über die Wahrnehmung und die Verarbeitung externer Reize (kognitiver Prozesse) getroffen werden und die zugrunde liegenden Quellen lokalisiert werden.

Ein grundlegendes Problem bei der Quellenlokalisierung ist das sogenannte elektromagnetische „Inverse Problem“. Das bedeutet, dass für die an der Kopfoberfläche gemessenen magnetischen Felder kein eindeutiger Ort für die Quellen lokalisiert werden kann, da jedes Magnetfeld durch verschiedene Anordnungen von Quellen erklärt werden kann. Schon Hermann von Helmholtz zeigte bereits 1853, dass es für dieses Problem keine eindeutige Lösung gibt und man nur unter Verwendung von Einschränkungskriterien, wie z. B. räumliche Eingrenzung (theoretisch mögliche Lageverteilung der Quellen), eine wahrscheinliche Lösung ermitteln kann (Helmholtz, 1853; Helmholtz, 1853).

Daher nutzt man bei der Quellenlokalisierung und zur Lösung des „Inversen Problems“ bestimmte näherungsweise Schätzungsverfahren und lineare Lösungsansätze, wie die sLORETA (standardized low resolution brain electromagnetic tomography), die in der Neuroimaging-Software Curry 6.0 (NeuroScan, Inc., USA) implementiert ist und eine Erweiterung des Minimum Norm Lösungsansatzes (MNLS - Minimum Norm Least Square) darstellt (Hamalainen and Ilmoniemi, 1994). Bei diesem von Pascual-Marqui et al. entwickelten Brain Imaging Verfahren werden alle möglichen Quellen in einem dreidimensionalen Raum gleichzeitig in die Berechnung miteinbezogen (Pascual-Marqui, 2002; Pascual-Marqui et al., 1999; Pascual-Marqui et al., 1994) und keine Vorannahmen über die Anzahl, Orientierung, Lokalisation oder Ausdehnung der Quellen getroffen.

Das MEG ist also eng mit der EEG verbunden, da beide Methoden die Signale messen, welche durch die gleiche synchronisierte neuronale Aktivität des Gehirns generiert wurden. Da sowohl die EEG als auch die MEG eine zeitliche Auflösung im Millisekundenbereich besitzen, ist es möglich, schnelle Veränderungen in der kortikalen Aktivität nachzuvollziehen, welche die laufende Signalverarbeitung im Gehirn reflektiert. Zusammen mit der fMRT und ihrer sehr guten räumlichen Auflösung ist es außerdem möglich, diese Veränderungen der neuronalen Aktivität millimetergenau zu messen und den entsprechenden anatomischen Strukturen zuzuordnen.

Auf die detaillierte Verarbeitung und Auswertung der EEG- und MEG-Daten wird in den individuellen Methodenteilen der einzelnen Experimente näher eingegangen.

3 Experiment 1 – Merkmalsbasierte attentionale Selektion der Sub-Merkmale Geschwindigkeit versus Kohärenz eines Bewegungsstimulus

3.1 Einleitung

Wie in der Allgemeinen Einleitung ausführlich beschrieben, kann Aufmerksamkeitsselektion auf verschiedenen visuellen Merkmalen, wie Farbe oder Bewegung, basieren, wobei das Attendieren eines solchen Merkmals die neuronale Aktivität in den korrespondierenden merkmalspezifischen kortikalen Arealen entlang des dorsalen und ventralen visuellen Systems erhöht (Corbetta et al., 1990, 1991; O'Craven et al., 1999; Saenz et al., 2002; Schoenfeld et al., 2007; Stoppel et al., 2007; Stoppel et al., 2011; Treue and Martinez Trujillo, 1999; Treue and Maunsell, 1996). Innerhalb der visuellen Merkmalsdimension Bewegung kann man zwischen einfachen Sub-Merkmalen (z.B. Geschwindigkeit oder Richtung) und komplexen (z.B. Kohärenz) unterscheiden. Während einfache Sub-Merkmale schon auf Einzelneuronenebene verarbeitet werden können, ist hingegen weniger eindeutig geklärt, in welchen Arealen die Verarbeitung komplexerer Sub-Merkmale stattfindet. So kann die Diskriminierung einfacher Sub-Merkmale, wie Geschwindigkeit oder Richtung, schon in hierarchisch niedrigen visuellen bewegungssensitiven Arealen, wie zum Beispiel V3 und V3A, erfolgen (Sunaert et al., 1999; Tootell et al., 1997), während die Diskriminierung komplexerer Sub-Merkmale, wie die Unterscheidung zwischen verschiedenen Kohärenzlevel, die Integration verschiedener Bewegungskomponenten erfordert und somit in höheren parietalen visuellen Arealen, wie fIPS, SPL und IPL, stattfindet (Orban et al., 2004; Peuskens et al., 2004; Sunaert et al., 1999; Vanduffel et al., 2002b). Darüber hinaus konnte in früheren Studien gezeigt werden, dass visuelle Aufmerksamkeit auf einen sich bewegenden Stimulus die neuronale Aktivität in den hierarchisch niedrigen Arealen (Buchel et al., 1998; Stoppel et al., 2011; Sunaert et al., 2000), aber auch in den höheren parietalen Regionen (Braddick et al., 2000; Heeger et al., 2000; Saenz et al., 2002; Schoenfeld et al., 2007; Stoppel et al., 2011; Treue and Martinez Trujillo, 1999) modulieren kann.

Obwohl viele Studien die Bewegungswahrnehmung beim Menschen untersucht haben, wurden die neuronalen raum-zeitlichen Korrelate merkmalsbasierter Aufmerksamkeit in Bezug auf die Verarbeitung einfacher und komplexer Merkmale, wie zum Beispiel Geschwindigkeit und Kohärenz, bisher noch nicht erforscht. In Experiment 1 wurde sich mit dieser Frage befasst, indem fMRT- mit EEG/MEG-Ableitungen kombiniert wurden. Dafür wurden die Geschwindigkeit (langsam gegen schnell) und die Kohärenz (gering versus hoch) der sich bewegenden Punkte innerhalb einer zentralen Apertur manipuliert, wobei entweder

die Geschwindigkeit (ungeachtet der Kohärenz) oder die Kohärenz (ungeachtet der Geschwindigkeit) attendiert werden sollte. Alle Analysen wurden basierend auf den physiologischen Antworten auf einen langsamen und niedrig kohärenten Stimulus (Standard-Stimulus) durchgeführt, welcher niemals Target war und somit niemals eine motorische Antwort erforderte. Auf diese Weise war es möglich, den Einfluss der Aufmerksamkeit auf die „Geschwindigkeit versus Kohärenz“ unter identischen physikalischen Bedingungen und frei von sensorischen oder motorischen Konfundierungen zu untersuchen.

3.2 Methoden

3.2.1 Versuchspersonen

Jeweils 18 junge gesunde Probanden haben gegen Bezahlung freiwillig an dem fMRT- (elf Männer) und dem EEG/MEG-Experiment (sieben Männer) teilgenommen. Die Versuchspersonen waren zwischen 20 und 31 Jahren alt, besaßen einen normalen oder auf normal korrigierten Visus und gaben ihre Einverständniserklärung. Elf dieser Probanden haben an beiden, sowohl dem fMRT-, als auch dem EEG/MEG-Experiment teilgenommen. Vor jeder experimentellen Messung im fMRT oder im EEG/MEG absolvierte jeder Proband einen Trainingsdurchgang am Computer.

3.2.2 Stimuli und Experimentelles Design

Die Stimuli für das experimentelle Design wurden mit der Software Presentation 7.0 (Neurobehavioral Systems, Inc., Albany, California) erstellt. Den Versuchspersonen wurde eine quadratische Apertur ($8^\circ \times 8^\circ$) gegen einen schwarzen Hintergrund (45 cd m^{-2}) präsentiert. Diese Oberfläche wurde oberhalb eines zentralen Fixationskreuzes im Zentrum des oberen visuellen Sehfeldes präsentiert und setzte sich aus 100 weißen sich bewegenden Punkten (200 cd m^{-2} , 0.16° Punktgröße, $0.25/\text{°}^2$ Punktdichte) zusammen, die pseudo-zufällig im Raum verteilt waren. Zu Beginn eines jeden Blocks wurde das zentrale Fixationskreuz durch einen Hinweisreiz in Form eines Pfeils ersetzt (für 1 s), der darauf hinwies, welches Sub-Merkmal (Geschwindigkeit (Pfeil nach oben) oder Kohärenz (Pfeil nach unten)) attendiert werden sollte. Die Punkte blieben während des Inter-Trial Intervalls, welches (gemäß einer Gamma-Funktion) randomisiert zwischen einer und sechs Sekunden variieren konnte, stationär. Auf diese Weise war es möglich, in einer ereignisbezogenen Analyse („event-related analysis“) Trials separieren zu können (Hinrichs et al., 2000). Zu Beginn eines jeden Trials bewegten sich die Punkte für 500 ms nach oben [siehe Abb. 1]. Sie konnten sich mit zwei verschiedenen Geschwindigkeiten (im Voraus auf pseudo-randomisierter

Basis definiert), schnell oder langsam ($10^\circ/s$ oder $4^\circ/s$), und mit zwei verschiedenen Kohärenzlevel, hoch oder niedrig (80 % oder 50 %), in die gleiche Richtung bewegen. Die übrigen, inkohärenten Punkte (20 % oder 50 %) bewegten sich pseudo-zufällig in verschiedene Richtungen (mit der gleichen Geschwindigkeit). Somit ergab sich ein 2x2 Design mit zwei verschiedenen Aufmerksamkeitsbedingungen (attendierte Geschwindigkeit oder attendierte Kohärenz) und zwei verschiedenen Level pro Bewegungs-Sub-Merkmal (schnelle/langsame Geschwindigkeit und 50%/80% Kohärenz). Daraus resultierend gab es insgesamt acht Bedingungen (für attendierte Geschwindigkeit: langsame Bewegung - 50% Kohärenz, schnelle Bewegung - 50% Kohärenz, langsame Bewegung - 80% Kohärenz, schnelle Bewegung - 80% Kohärenz und für attendierte Kohärenz: 50% Kohärenz - langsame Bewegung, 50% Kohärenz - schnelle Bewegung, 80% Kohärenz - langsame Bewegung, 80% Kohärenz - schnelle Bewegung).

Die Probanden waren dazu angehalten, während des gesamten Experiments das zentral lokalisierte Kreuz zu fixieren. Wenn der Hinweisreiz für das Attendieren der Geschwindigkeit präsentiert wurde, sollten die Versuchspersonen einen Tastendruck immer schnellstmöglich ausführen, wenn sie schnelle Bewegungen (Zielstimuli, Targets) wahrnahmen. Dabei sollten die verschiedenen Kohärenzlevel (80 % oder 50 %) außer Acht gelassen werden. Wenn hingegen Kohärenz das relevante Merkmal war, sollten die Probanden eine Taste drücken, sofern sie Trials mit einer hohen Kohärenz (Targets) detektierten. Hierbei sollten hingegen die Geschwindigkeiten der sich bewegenden Punkte (schnell oder langsam) außer Acht gelassen werden. Diese Targets (schnelle Bewegungen, hohe (80 %) Kohärenz) kamen in 50 % aller Trials vor. Die Trials mit den langsamen Bewegungen und den geringen (50 %) Kohärenzen dienten als Nontargets (Nichtzielreiz), auf die nicht reagiert werden sollte.

Alle Versuchspersonen durchliefen sechs Durchgänge (runs), die in Abhängigkeit der unterschiedlichen Interstimulus-Intervalle (ISI) jeweils ca. acht Minuten dauerten und aus 14 Blöcken à 20 Trials bestanden. Insgesamt dauerte das Experiment ca. 60 Minuten und umfasste insgesamt 294-311 Trials pro Bedingung. Die Stimuli wurden via eines Projektor/Spiegel Systems im fMRT-Experiment und über einen Beamer direkt auf einer Projektionsleinwand (die sich 1m vor dem Probanden befand) im EEG/MEG-Experiment präsentiert.

Die Grundlage für die EEG/MEG- und fMRT-Analyse war die neuronale Antwort auf den Standard-Stimulus, nämlich auf den „langsame Bewegung – geringe Kohärenz“ Stimulus (Nontarget-Stimulus). Auf diese Weise war es möglich, neuronale Aktivität, die durch einen exakt gleichen physikalischen Stimulus (der beide Bewegungs-Sub-Merkmale Geschwindigkeit und Kohärenz besaß) ausgelöst wurde und frei von motorischen Störungen war, in Abhängigkeit des zu attendierenden Sub-Merkmals zu vergleichen.

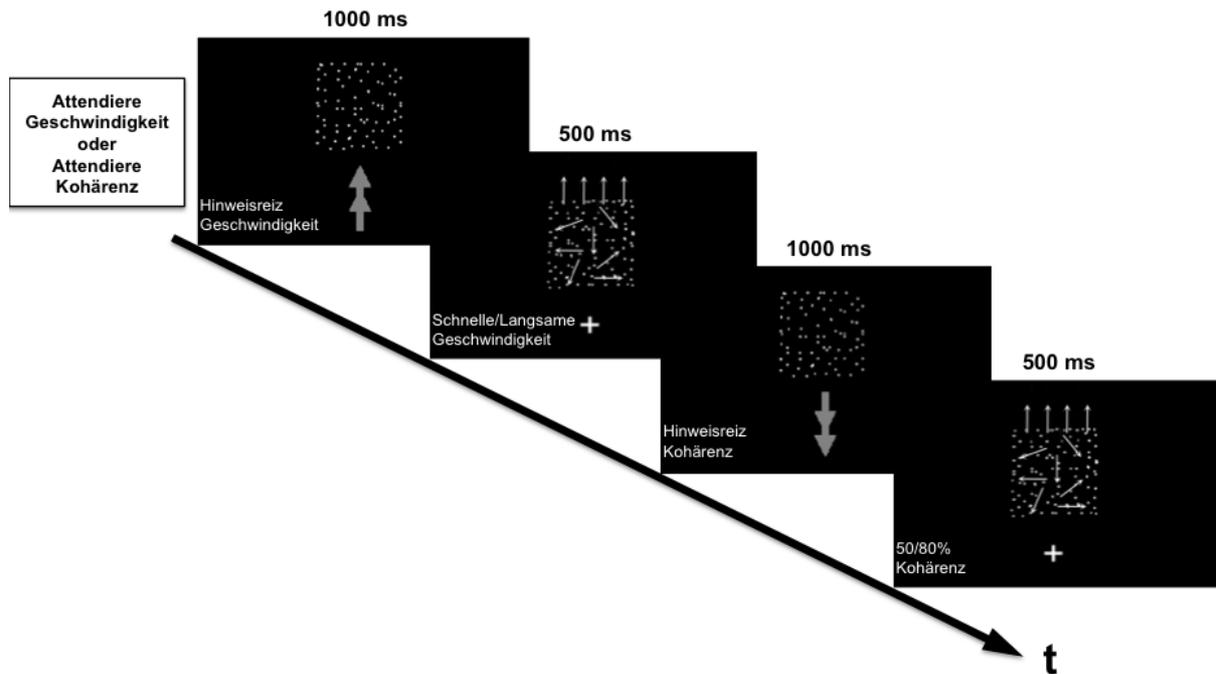


Abbildung 1. Zu sehen ist eine schematische Darstellung des experimentellen Designs des 1. Experimentes. Ein Hinweisreiz (Pfeil) wurde zu Beginn eines jeden Blocks präsentiert und wies an, welches Bewegungs-Sub-Merkmal (Geschwindigkeit oder Kohärenz) attendiert werden sollte. Die Punkte blieben stationär während des Inter-Stimulus Intervalls und bewegten sich zu Beginn eines jeden Trials für 500 ms nach oben. Sie konnten sich schnell oder langsam und mit einem niedrigen oder hohem Kohärenzlevel (50 % oder 80 %) gemeinsam nach oben bewegen. Die Probanden waren dazu angehalten, so schnell wie möglich einen Knopf zu drücken, wenn sie eine schnelle Bewegung wahrnahmen (unabhängig vom Kohärenzlevel), und die Geschwindigkeit das zu attendierende Merkmal war, oder wenn sich die Punkte mit einer Kohärenz von 80 % bewegten (unabhängig von der Geschwindigkeit), und die Kohärenz das zu attendierende Merkmal war.

3.2.3 fMRT Datenakquisition

Die fMRT-Datenakquisition wurde mittels eines Siemens Magnetom Trio 3-Tesla Scanners (Erlangen, Germany) unter Nutzung einer 8-Kanal Kopfspule vorgenommen. Ein LCD-Projektor projizierte die präsentierten Stimuli auf einen Bildschirm zurück, der hinter der Kopfspule positioniert war. Die Probanden konnten diesen Bildschirm über einen Spiegel sehen, der an der Kopfspule befestigt war. Die Augenbewegungen der Versuchspersonen wurden mittels eines „Eyetracker“-Systems über eine Augenkamera beobachtet, die an der Kopfspule angebracht war. Während der strukturellen Session wurden sagittale Ganzkopf-T1-gewichtete Bilder aufgenommen (192 Schichten, Schichtdicke = 1 mm, FoV 256x256 mm² [field of view], TR = 2500 ms [time of repetition], TE = 4.77 ms [time of echo]). Die funktionellen Bilder (32 Schichten, Schichtdicke = 3.5 mm, Auflösung in der Schichtebene 64x64 mm², Voxelgröße = 3.5x3.5x3.5 mm³, FoV 224x224 mm², AC-PC orientiert, kein Schichtzwischenraum) wurden mit einer T2-gewichteten Gradientenechosequenz (EPI)

aufgenommen (TR = 2000 ms, TE = 30 ms, Flipwinkel = 80°). Die Schichten wurden in abwechselnder Reihenfolge (ungerade-gerade) aufgenommen. Jede Scanning-Session bestand aus 245 Volumina.

3.2.4 fMRT Datenanalyse

Die Daten wurden mit der Software SPM5 (Wellcome Department of Cognitive Neurology, University College London, UK) und MATLAB 7.4 (The Mathwork Inc.) analysiert. Um die Hirnaktivierungen der verschiedenen Versuchspersonen vergleichen zu können, wurden die EPI Bilder zunächst in mehreren Schritten vorverarbeitet, um Differenzen in der Aufnahme der Schichten und in der Hirnanatomie zu korrigieren und um Artefakte aufgrund von Atmung oder Puls auszugleichen. Dazu wurden die EPI Volumina in ihrer Akquisitionszeit korrigiert (slice-timing), auf das erste Bild der Zeitreihe bewegungskorrigiert (realignment), räumlich auf ein standardisiertes EPI Template (Bildvorlage/Schablone) im MNI-Raum (Montreal Neurological Institute) mit einer resultierenden Voxelgröße von $2 \times 2 \times 2 \text{ mm}^3$ normalisiert (normalization) und mit einem dreidimensionalen Gauß-Filter (Kernel; 8 mm full width at half maximum) räumlich geglättet (smoothing). Die funktionellen Volumina wurden auf das Standard-EPI-Template koregistriert, um die entsprechenden aktivierten Areale auf die anatomischen Bilder überlagern zu können.

Die statische Analyse der Daten erfolgte für jeden Probanden unter Annahme der hämodynamischen Antwortfunktion (HRF, eine theoretische Modelfunktion der BOLD-Antwort) in einem „event-related“ Design (implementiert in SPM5), einschließlich der Bewegungsparameter aus dem Realignment als Kovariate. Eine „effects of interest“ Gruppenanalyse wurde in Bezug auf einen „alle Bedingungen gegen null“ Kontrast (alle sich bewegenden Stimuli versus stationäre Stimuli) durchgeführt (mit einem Schwellenwert von $p < 0.001$, unkorrigiert). In einem nächsten Schritt wurde eine flexible faktorielle ANOVA (Varianzanalyse, analysis of variance) Gruppenanalyse durchgeführt, um Unterschiede zwischen der „attendiere Geschwindigkeit“- und der „attendiere Kohärenz“ Aufgabe, basierend auf dem Standard-Stimulus („langsame Bewegung – geringe Kohärenz“), untersuchen zu können. Für den direkten Vergleich der Größe der hämodynamischen Modulationen, die durch die verschiedenen Aufmerksamkeitsbedingungen („attendiere Geschwindigkeit versus attendiere Kohärenz“ und „attendiere Kohärenz versus attendiere Geschwindigkeit“) hervorgerufen wurden, wurde eine ROI-Analyse (region of interest), unter Verwendung der MarsBar toolbox in SPM5 (Brett et al., 2002), durchgeführt. Dafür wurden die ROIs, basierend auf dem lokalen Aktivitätsmaximum der vorangegangenen „effects of interest“ Analyse, funktionell definiert. Die durchschnittlichen Beta-Werte wurden aus den individuellen Daten der Versuchspersonen für alle ROIs (Fundus des intraparietalen Sulcus [fIPS], superiorer Parietallappen [SPL], Gyrus fusiformis [FG], dorsale visuelle Areale [V3/V3a], inferiorer Parietallappen [IPL],

posteriorer zingulärer Kortex [PCC], medialer Präfrontalkortex [MPFC]) extrahiert und einer „repeated-measures“ Analyse (RANOVA, Varianzanalyse mit Messwiederholung) in SPSS 16.0 für Mac mit den Faktoren „Region“ (fIPS, SPL, FG, V3/V3a, IPL, PCC, MPFC) und „Aufmerksamkeitsbedingung“ („attendierte langsame Geschwindigkeit – geringe Kohärenz“, „attendierte geringe Kohärenz – langsame Geschwindigkeit“) unterzogen. Die Schwelle (Threshold) eines signifikanten Effektes wurde bei $p < 0.05$ festgelegt. Da ein signifikanter Haupteffekt für den Faktor Aufmerksamkeitsbedingung, jedoch weder ein signifikanter Haupteffekt für den Faktor Region, noch ein Interaktionseffekt zwischen den Faktoren Region und Aufmerksamkeitsbedingung auftrat, wurden die Daten jeder ROI einzeln einem gepaarten T-Test mit den gepaarten Variablen „attendierte langsame Geschwindigkeit – geringe Kohärenz“ (Variable 1) und „attendierte geringe Kohärenz – langsame Geschwindigkeit“ (Variable 2) unterzogen.

3.2.5 Retinotopische Kartierung

Die retinotopische Kartierung der Grenzen zwischen den retinotopisch organisierten visuellen Arealen wurde für eine einzelne Versuchsperson unter Nutzung der Standardmethoden (DeYoe et al., 1994) vorgenommen. Die funktionellen Bilder wurden innerhalb von acht Messdurchläufen erfasst (TR = 2000 ms, TE = 30 ms, Flipwinkel = 90°). „Checkerboard“ Stimuli (schachbrettartig gemusterte Felder), bestehend aus im Urzeigersinn und gegen den Uhrzeigersinn rotierende Keile („wedges“) sowie expandierenden und kontrahierenden Ringen, wurden pro Messdurchlauf jeweils zehnmal wiederholt. Jeder Stimulus wurde während des gesamten Experiments zweimal präsentiert. Vor den funktionellen Messungen wurde ein hochauflösendes 3D-T1-gewichtetes MP-RAGE (magnetization-prepared rapid gradient-echo) Volumen (1 x 1 x 1 mm³) aufgenommen. Die strukturelle Segmentierung und das Entfalten/Abflachen („unfolding/flattening“) der okzipitalen kortikalen Oberflächen sowie die Kartierung („mapping“) der Grenzen der retinotopisch organisierten visuellen Areale wurde mit den Programmen FreeSurfer und FSL (<http://www.fmrib.ox.ac.uk/fsl/>) vorgenommen. Die visuellen Karten für beide Hemisphären und die funktionellen SPM-Ergebnisse/Kontraste wurden auf die entfalteten kortikalen Oberflächen des Okzipitallappens der Versuchsperson projiziert.

3.2.6 EEG/MEG Datenakquisition

Die MEG- und EEG-Daten wurden simultan unter Verwendung eines 248-Kanal BTI Ganzkopf-Magnetometer-Systems (Magnes 3600 WH, Biomagnetic Technologies, Inc., San Diego, USA) und eines analogen 32x3-Kanal-EEG-Systems (4-D NeuroImaging, Inc. San Diego, USA) aufgenommen. Die EKPs der 32 EEG-Kanäle wurden entsprechend einer „easy

cap“ Elektrodenmontage und mit Referenz zum rechten Mastoid aufgezeichnet. Augenbewegungen wurden bipolar (horizontales und vertikales EOG) erfasst und eine Elektrode (FPz) diente als „ground“ (Erdung). Die EKP/EKMF-Signale wurden mit einem Bandpassfilter (DC-200 Hz) und einer Abtastrate von 508 Hz aufgezeichnet. Die Impedanz-Schwellen (elektrische Widerstände) wurden auf max. 5 k Ω gesenkt. Artefakte mit einem Spitze-zu-Spitze („peak to peak“) Limit von 3.5 pT für die MEG- und 135 μ V für die EEG-Signale wurden offline korrigiert/verworfen. Anatomische Landmarken (linke und rechte präauriculäre-, Nasion-, Zentrale-, Inion Punkte) wurden für jeden Probanden digitalisiert (Polhemus 3Space Fastrak System), um die anatomischen und die funktionellen Daten koregistrieren zu können. Die Positionen dieser Landmarken wurden in Relation zu den Elektroden- und Sensor-Positionen unter Verwendung von Lokalisierungssignalen, die durch fünf räumlich verteilte Spulen generiert und am Kopf der Probanden befestigt wurden, bestimmt.

3.2.7 EEG/MEG Datenanalyse

Gemittelte EKP- und EKMF-Wellenformen, zeitlich an den Beginn der Trials gebunden, wurden für jede der acht Bedingungen (zwei Aufmerksamkeitsbedingungen [Geschwindigkeit, Kohärenz] x vier Stimulusbedingungen [langsam-50 %, langsam-80 %, schnell-50 %, schnell-80 %]) und für jede Versuchsperson ermittelt. In Analogie zur fMRT wurden nur die neuronalen Antworten auf die Nontarget-Standard-Stimuli (langsame Bewegungen mit geringer Kohärenz) untersucht. Die statistische Analyse erfolgte über die Elektroden (zwei zentroparietale Elektroden C4, CP2) und Sensoren (sechs rechte parietale Sensoren A142, A169, A170, A190, A191, A208), über welche die Unterschiede zwischen den EKP- und EKMF-Wellenformen („attendierte langsame Geschwindigkeiten mit 50 % Kohärenz“, „attendierte 50 % Kohärenzen mit langsamer Geschwindigkeit“) maximal waren. Für weitere Analysen wurde über diese Elektroden und Sensoren räumlich gemittelt [siehe Abb. 3 A und B]. Differenz-Wellenformen wurden angefertigt, um den Aufmerksamkeitseffekt auf die Verarbeitung der Bewegungs-Sub-Merkmale Geschwindigkeit und Kohärenz zu bestimmen. Diese Differenz-Wellenformen wurden durch Subtrahieren der EKP/EKMF-Wellenformen ermittelt. Dabei wurden die Trials, in denen sich die Punkte mit einer langsamen Geschwindigkeit und 50 %iger Kohärenz bewegten (Standard-Stimulus), und Geschwindigkeit das zu attendierende Merkmal war, von denen des selben Stimulus, aber mit Kohärenz als relevantem Merkmal, subtrahiert. Messungen der Amplituden wurden durchgeführt, um den Anfangszeitpunkt und die Dauer des Aufmerksamkeitseffektes auf Geschwindigkeit und Kohärenz zu bestimmen. Folglich wurde eine statistische Analyse (RANOVA) mit den Faktoren Bedingungen („attendierte langsame Bewegung – 50 % Kohärenz“, „attendierte 50 % Kohärenz – langsame Bewegung“) und Versuchspersonen durchgeführt ($p < 0.05$), wobei sukzessive in 10 ms-Intervallen nach Stimulusbeginn getestet und die ersten fünf oder mehr nach-

einander folgenden signifikanten 10ms-Epochen als Startzeitpunkt des Effektes gewählt wurden (Guthrie and Buchwald, 1991; Schoenfeld et al., 2007).

Die Quellenanalyse wurde für die EEG- und MEG-Differenzwellen (des „grand averages“ (über alle Probanden gemittelt)) unter Nutzung der Software Curry 6.0 (NeuroScan, Inc., USA) in den Zeitbereichen, in denen die Differenzen signifikant waren, durchgeführt. Die EEG- und MEG-Oberflächen-Feldverteilungen wurden zusammen analysiert, um maximale Lokalisierungs-Power zu erhalten. Die Quellenmodellierung wurde unter Verwendung einer sLORETA (standardized low resolution brain electromagnetic tomography; distributed source solution) in einem realistischen Grenzflächenmodell (boundary element model - BEM) des Gehirns, abgeleitet vom MNI-Gehirn, durchgeführt.

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Verhaltensdaten

fMRT: Die durchschnittliche Reaktionszeit (RT) sowie der Prozentsatz korrekter Antworten (Trefferrate: TR) wurden während der fMRT-Messung erfasst und analysiert. Die Versuchspersonen waren schneller und genauer während der Detektierung der Zielreize (schnelle Bewegungen und 80 % Kohärenz) in Bezug auf die Geschwindigkeit (579 ms RT, 86 % TR), als in Bezug auf die Kohärenz (701 ms RT, 65 % TR). Die Ergebnisse jeder Messung wurden separat einer RANOVA mit den Faktoren Geschwindigkeit (schnelle Bewegungen mit 50 % Kohärenz und schnelle Bewegungen mit 80 % Kohärenz) und Kohärenz (80 % Kohärenz bei schnellen Bewegungen und 80 % Kohärenz bei langsamen Bewegungen) unterzogen. Ein hochsignifikanter Haupteffekt wurde sowohl für die Reaktionszeiten ($F_{1,17} = 92.83$, $p < 0.0001$) als auch für die Trefferraten ($F_{1,17} = 42.79$, $p < 0.0001$) für den Faktor Geschwindigkeit gefunden, nicht aber für den Faktor Kohärenz.

EEG/MEG: Die während der EEG/MEG-Messung aufgezeichneten Reaktionszeiten und Trefferraten wurden analog zum fMRT analysiert. Die Probanden waren schneller und akkurater während der Geschwindigkeits-Detektionsaufgabe (525 ms RT, 95% TR), als während der Kohärenz-Detektionsaufgabe (707 ms RT, 75 % TR). Die RANOVA wies hochsignifikante Haupteffekte sowohl für die Reaktionszeiten ($F_{1,17} = 92.39$, $p < 0.0001$), als auch für die Trefferraten ($F_{1,17} = 19.19$, $p < 0.0001$) für den Faktor Geschwindigkeit auf. Die EEG/MEG-Verhaltensdaten sind mit den fMRT-Verhaltensdaten kongruent.

3.3.2 fMRT Ergebnisse

Zuerst wurde eine „effects of interest“ Gruppenanalyse über alle 18 Versuchspersonen in Bezug auf einen „alle Bedingungen gegen null“ Kontrast (alle Bewegungstrials gegen alle stationären Trials) mit dem Schwellenwert $p < 0.001$ (unkorrigiert) durchgeführt. Aus dieser Analyse ergaben sich neuronale, signifikante Aktivierungsmuster in frontalen (medialer frontaler Gyrus, inferiorer frontaler Gyrus [IFG], präzentraler Gyrus), parietalen (Fundus des intraparietalen Sulcus [fIPS], superiorer Parietallappen [SPL], inferiorer Parietallappen [IPL]), extrastriären visuellen (Gyrus lingualis [LG], Gyrus fusiformis [FG], humanes mediotemporales Areal [hMT]) und thalamischen Regionen sowie in der Insula [siehe Abb. 2 A].

Um signifikante Aktivierungscluster in Bezug auf die „attendiere Geschwindigkeit“ Bedingung oder die „attendiere Kohärenz“ Aufgabe identifizieren zu können, wurde in einem zweiten Schritt eine flexible faktorielle ANOVA auf Gruppenebene durchgeführt. Die Basis für diese Analyse war die neuronale Antwort auf einen Standard-Stimulus, welcher ein „langsame Geschwindigkeit – geringe Kohärenz“ Stimulus war. Auf diese Weise konnte neuronale Aktivität, die durch einen exakt gleichen physikalischen Stimulus (der beide Bewegungs-Sub-Merkmale Geschwindigkeit und Kohärenz besaß) ausgelöst wurde und frei von motorischen Störungen war, in Abhängigkeit des zu attendierenden Bewegungs-Sub-Merkmals verglichen werden. Der „effects of interest“ Kontrast dieser ANOVA zeigte signifikante Aktivierungen für den „Geschwindigkeit versus Kohärenz“ Kontrast sowie für den „Kohärenz versus Geschwindigkeit“ Kontrast.

Für den „Geschwindigkeit versus Kohärenz“ Kontrast wurden Aktivierungen in den dorsalen visuellen Arealen V3, V3A sowie in fronto-parietalen Regionen, wie dem posterioren zingulären Kortex (PCC), dem Precuneus, dem inferioren Parietallappen (IPL) und dem medialen präfrontalen Kortex (MPFC) beobachtet [siehe Abb. 2 B].

Im Gegensatz dazu zeigte der „Kohärenz versus Geschwindigkeit“ Vergleich signifikante Aktivierungsmuster im Gyrus fusiformis (FG) und in parietalen Regionen, wie dem Fundus des intraparietalen Sulcus (fIPS) und dem superioren Parietallappen (SPL) [siehe Abb. 2 C].

Um die Größe der hämodynamischen Modulationen, die durch die verschiedenen Aufmerksamkeitsbedingungen („attendiere Geschwindigkeit gegen attendiere Kohärenz“ und „attendiere Kohärenz versus attendiere Geschwindigkeit“) hervorgerufen wurden, direkt vergleichen zu können, wurden ROIs innerhalb fronto-parietaler Areale, die zuvor in der „effects of interest“ Gruppenanalyse identifiziert wurden, definiert. Die durchschnittlichen Beta-Werte dieser ROIs wurden mit Hilfe einer RANOVA mit den Faktoren „Region“ (fIPS, SPL, FG, V3/V3a, IPL, PCC, MPFC) und „Aufmerksamkeitsbedingung“ („attendiere langsa-

me Geschwindigkeit – geringe Kohärenz“, „attendierte geringe Kohärenz – langsame Geschwindigkeit“) analysiert.

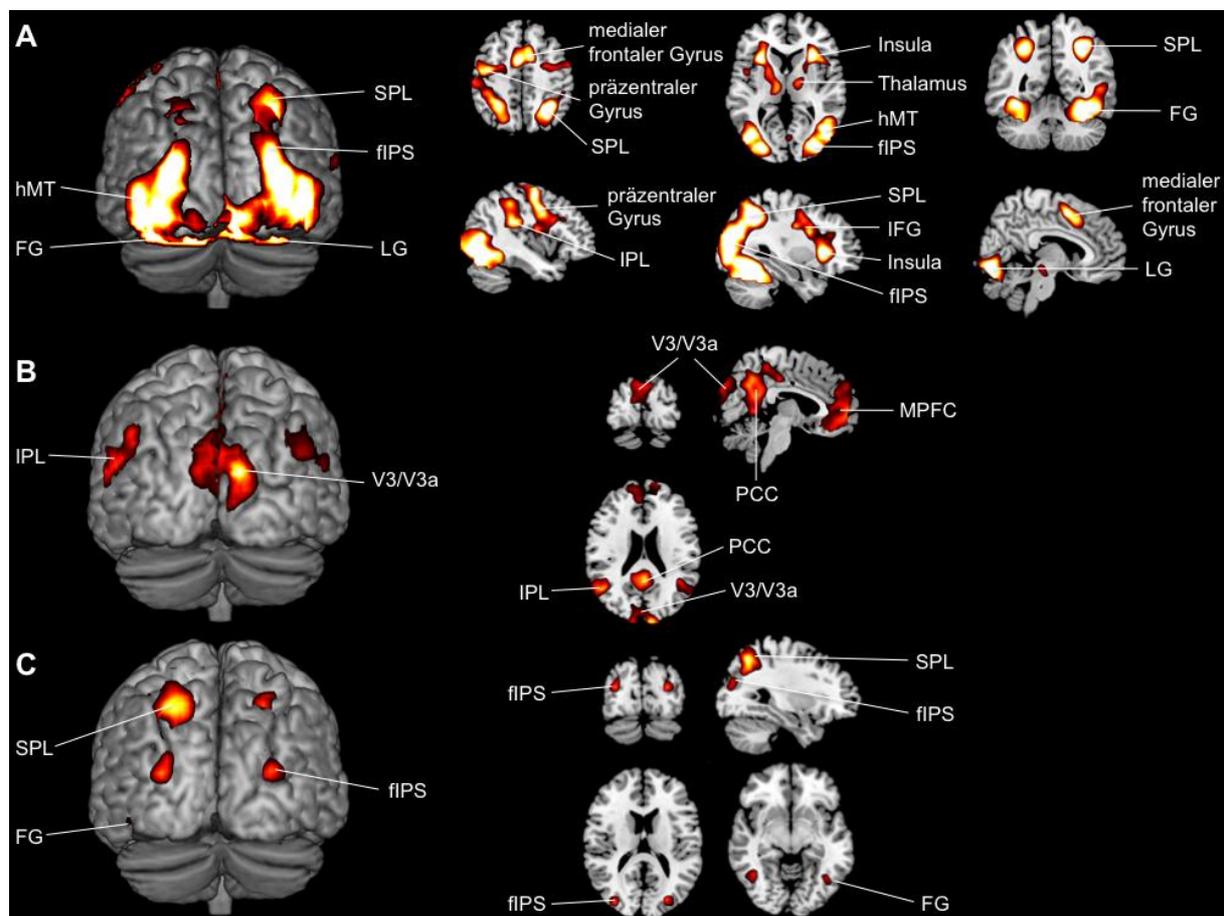


Abbildung 2. (A) Dargestellt sind die neuronalen Korrelate der Verarbeitung während des Ausführungsprozesses. Eine “Overall effects of interest” Gruppenanalyse zeigt die Aktivierungsmuster für einen Kontrast, in dem alle Bedingungen, mit einem Schwellenwert (Threshold) von $p < 0.001$, unkorrigiert, gegen null (alle Bewegungstrials gegen alle stationären Trials) getestet wurden. Es konnten Aktivierungen in Kernarealen beobachtet werden, die für die Bewegungswahrnehmung, die visuelle Aufmerksamkeit und die motorische Planung und Ausführung zuständig sind. **(B)** Dargestellt ist der Unterschied zwischen den Bedingungen „attendierte Geschwindigkeit“ versus „attendierte Kohärenz“ (basierend auf der neuronalen Antwort auf den Standard-Stimulus). Demonstriert ist eine flexible faktorielle Varianzanalyse (ANOVA) auf Gruppenebene für den „attendierte Geschwindigkeit“ versus „attendierte Kohärenz“ Kontrast und **(C)** für den „attendierte Kohärenz“ versus „attendierte Geschwindigkeit“ Kontrast. Die Signifikanzschwelle wurde bei $p < 0.001$, unkorrigiert, für (B) und (C) gesetzt.

Diese Analyse zeigte einen signifikanten Haupteffekt für den Faktor Aufmerksamkeitsbedingung ($F_{1, 17} = 4.46$, $p = 0.05$). Da weder ein signifikanter Haupteffekt für den Faktor Region, noch ein signifikanter Interaktionseffekt zwischen den Faktoren Region und Aufmerksamkeitsbedingung beobachtet werden konnte, wurden die Daten für jede ROI (fIPS, SPL, FG,

V3/V3a, IPL, PCC, MPFC) einzeln einem gepaarten T-Test mit den gepaarten Variablen „attendere langsame Geschwindigkeit – geringe Kohärenz“ (Variable 1) und „attendere geringe Kohärenz – langsame Geschwindigkeit“ (Variable 2) unterzogen, um nach attentionalen Unterschieden innerhalb jeder ROI zu suchen. Bei dieser Analyse ergaben sich signifikante Hauptunterschiede zwischen den beiden Variablen im rechten fIPS ($t_{17} = -2.469$, $p = 0.024$), im rechten SPL ($t_{17} = -2.927$, $p = 0.009$), im linken FG ($t_{17} = -3.341$, $p = 0.004$) und im rechten FG ($t_{17} = -3.804$, $p = 0.001$), im linken visuellen Areal V3/V3A ($t_{17} = 3.057$, $p = 0.007$) und im rechten visuellen Areal V3/V3A ($t_{17} = 2.179$, $p = 0.044$), im linken IPL ($t_{17} = 3.184$, $p = 0.005$) und im rechten IPL ($t_{17} = 2.186$, $p = 0.043$), im PCC ($t_{17} = 2.547$, $p = 0.021$) und im MPFC ($t_{17} = 3.303$, $p = 0.004$).

3.3.3 EEG/MEG Ergebnisse

In Analogie zur fMRT-Analyse wurden auch die ereigniskorrelierten Potentiale (EKPs) sowie die ereigniskorrelierten Magnetfelder (EKMFs), die durch den Bewegungs-Standard-Stimulus („langsame Geschwindigkeit – geringe Kohärenz“) hervorgerufen wurden, verglichen, während die Probanden ihre Aufmerksamkeit entweder auf die Geschwindigkeit oder auf die Kohärenz des sich pseudo-zufällig bewegenden Punktmusters richteten.

Dieser Vergleich („attendere Geschwindigkeit“ und „attendere Kohärenz“) zeigte signifikante Unterschiede im Zeitverlauf, in welchem das EKP zum „attendere Geschwindigkeit“ Stimulus signifikant positiver war, als wenn die Aufmerksamkeit auf den Kohärenz-Stimulus gerichtet wurde [siehe Abb. 3 A]. Diese Effekte wurden über die Elektroden analysiert, über die der Unterschied zwischen den beiden Wellenformen maximal war [siehe Abb. 3 A, 4 A und B]. Diese waren die C4 und die CP2 Elektroden (über die nach der statistischen Analyse räumlich gemittelt wurde). Sukzessives statistisches Testen in 10ms Epochen nach Stimulusbeginn zeigte, dass der Unterschied zwischen den EKP-Wellenformen ab 240ms signifikant wurde [siehe Abb. 3 A, 4 A und B]. Darüber hinaus wurden zwei signifikante Unterschiede zwischen den Wellenformen in zwei verschiedenen Zeitbereichen beobachtet: ein früherer im Zeitbereich von 240-290ms (Elektrode C4: $F_{1,17} = 12.22$, $p < 0.005$; Elektrode CP2: $F_{1,17} = 10.59$, $p < 0.005$) und ein späterer im Zeitbereich von 320-370ms (Elektrode C4: $F_{1,17} = 12.19$, $p < 0.005$; Elektrode CP2: $F_{1,17} = 6.02$, $p < 0.05$) [siehe Abb. 4 A und B]. In diesen zwei Zeitbereichen wurden verschiedene topographische Feldverteilungen der elektrischen Felder beobachtet. Im ersten Zeitbereich (240-290ms) war die Feldverteilung durch eine okzipitale Positivität und eine große temporo-parietale Negativität charakterisiert. Der spätere Zeitbereich (320-370ms) war durch eine frontale Negativität und eine starke okzipito-parieto-zentrale Positivität gekennzeichnet [siehe Abb. 4 C und D].

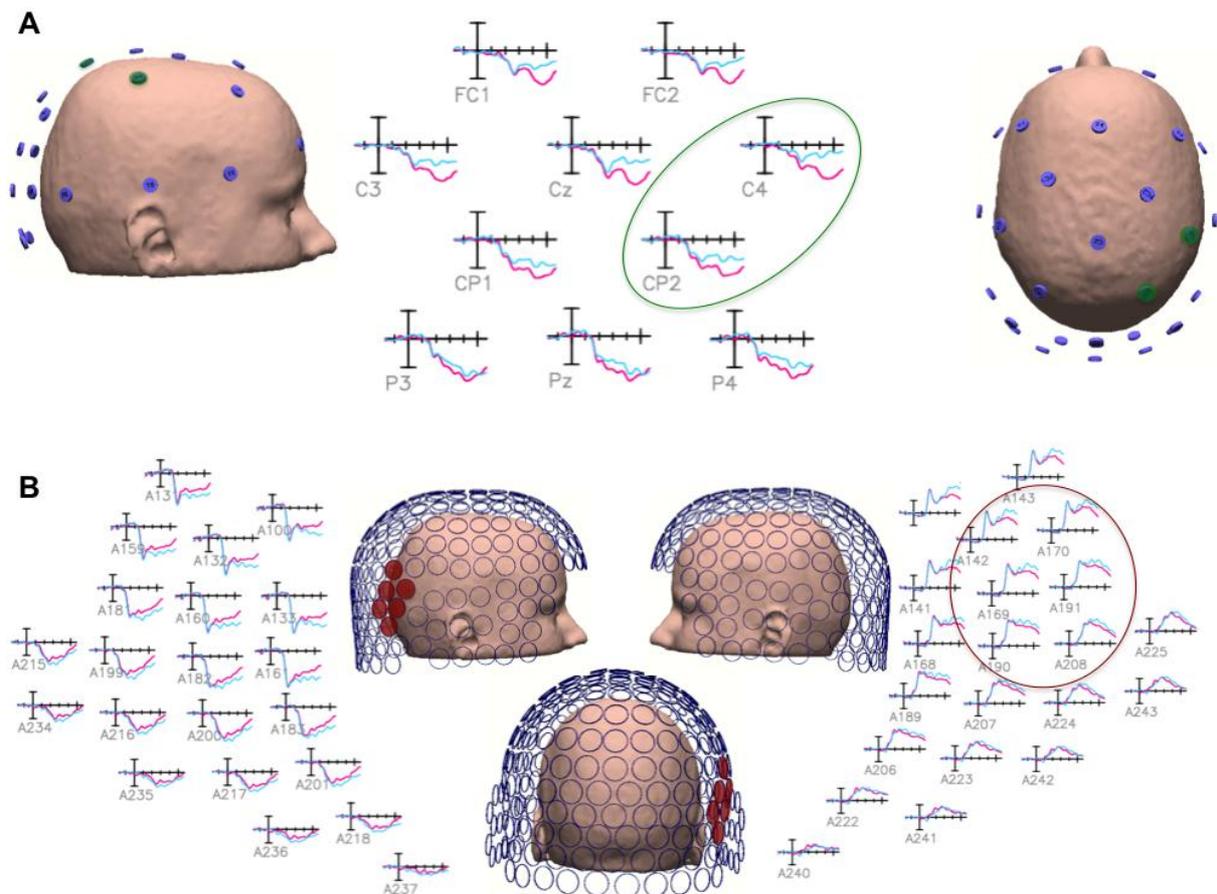


Abbildung 3. Dargestellt sind die EKP/EKMF-Wellenformen, die durch den sich bewegenden Stimulus unter zwei verschiedenen Aufmerksamkeitsbedingungen ausgelöst wurden („attendiere Geschwindigkeit“: rote Kurven, „attendiere Kohärenz“: blaue Kurven) und über die räumlich **(A)** über zwei zentro-parietale Elektroden (C4, CP2) und **(B)** über sechs rechte parietale Sensoren (A142, A169, A170, A190, A191, A208) gemittelt wurde. Die dargestellten EKPs/EKMFs wurden über alle Versuchspersonen gemittelt.

Im Vergleich dazu wiesen die EKMF-Wellenformen einen ähnlichen, jedoch etwas später beginnenden Unterschied über die Zeit auf, mit einer positiveren Wellenform für die „attendiere Geschwindigkeit“ Aufgabe [siehe Abb. 3 B]. Da die Differenz zwischen den beiden EKMF-Wellenformen über die parietalen Sensoren maximal war, wurde nach der statistischen Analyse eine räumliche Mittelung über diese rechten Maxima (A142, A169, A170, A190, A191, A208) vorgenommen [siehe Abb. 4 A und B]. Der schrittweise Vergleich der EKMF-Amplituden der „attendiere Geschwindigkeit“- und der „attendiere Kohärenz“-Wellenformen in 10ms Epochen nach Stimulusbeginn zeigte, dass der Unterschied zwischen den EKMF-Antworten zum Zeitpunkt von 320 ms begann, signifikant zu werden [siehe Abb. 3 B, 4 A und B].

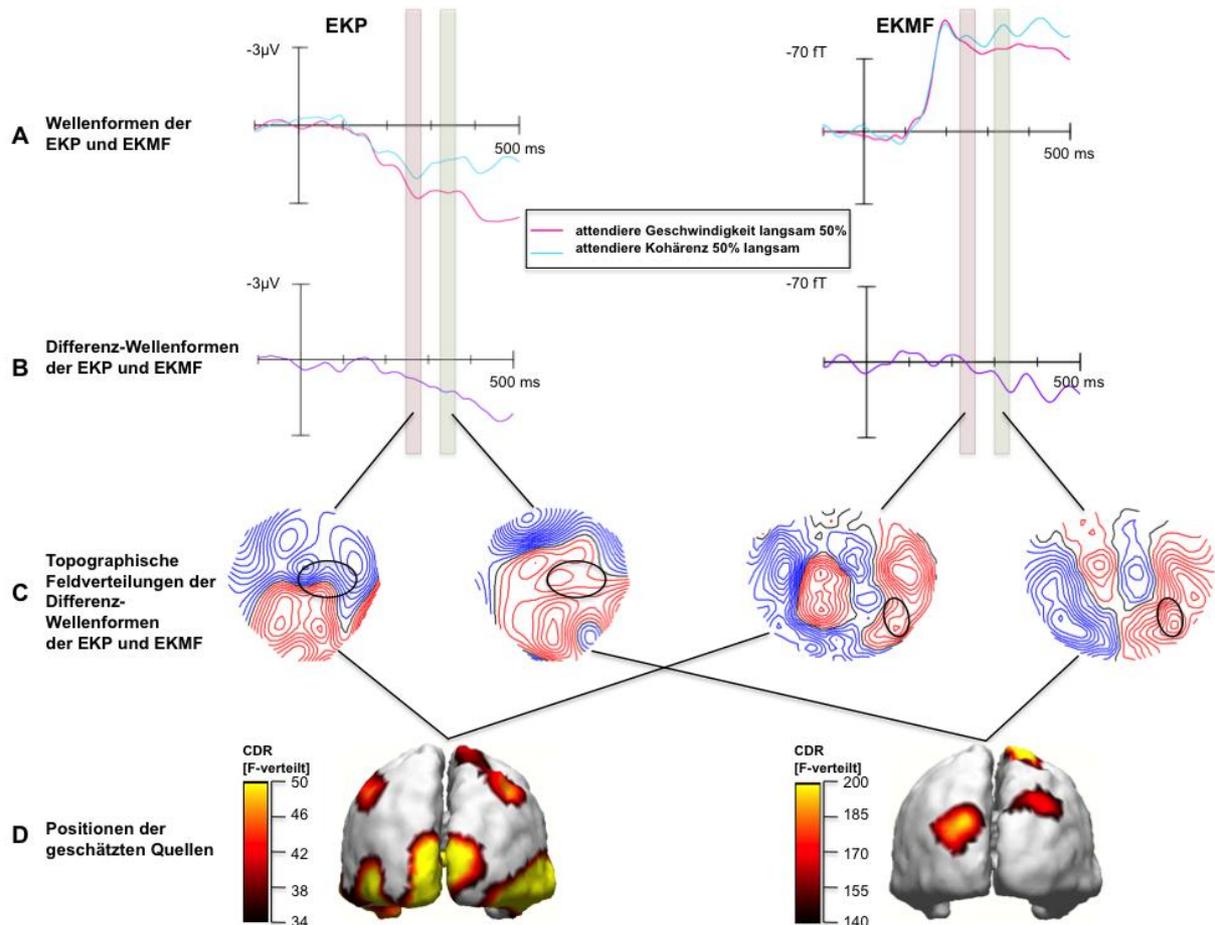


Abbildung 4. Dargestellt ist der Aufmerksamkeits-effekt auf die Verarbeitung der verschiedenen Bewegungs-Sub-Merkmale (Geschwindigkeit und Kohärenz). **(A)** Zeigt die EKP- und EKMF-Wellenformen (gemittelt über alle Versuchspersonen), die durch den „langsame Bewegung – geringe Kohärenz“-Stimulus (Standard) ausgelöst wurden, wenn Geschwindigkeit (rote Kurven) und wenn Kohärenz (blaue Kurven) attendiert wurde. Die schwarzen Kreise in (C) veranschaulichen, über welche Stellen die Elektroden und Sensoren räumlich gemittelt wurden. **(B)** Dargestellt sind die Differenz-Wellenformen, die bestimmt wurden, indem die „attendierte Geschwindigkeit“-Wellenform von der „attendierte Kohärenz“-Wellenform (dargestellt in (A)) subtrahiert wurde. **(C)** Zeigt die topographischen Feldverteilungen der EKP- und der EKMF-Differenz-Wellenformen (dargestellt in (B)) in zwei verschiedenen Zeitbereichen (240-290 ms und 320-370 ms). **(D)** Zeigt die Positionen der geschätzten Quellen, die für die zwei verschiedenen Zeitbereiche, welche die beiden Aufmerksamkeitsbedingungen abbilden, modelliert wurden.

Zudem war dieser Unterschied zwischen den Wellenformen über den gesamten Zeitbereich von 320-370 ms signifikant ($F_{1,17} = 9.77, p < 0.01$) [siehe Abb. 4 A und B]. Die topographische Magnetfeld-Verteilung in diesem Zeitbereich war charakterisiert durch ein prominentes linkes posteriores Minimum mit einem kleineren zentralen Maximum und ein rechtes Maximum mit einem entsprechenden kleineren zentralen Minimum [siehe Abb. 4 C].

Da signifikante Unterschiede im Zeitbereich von 240-290ms nur in den EKPs beobachtet wurden aber die kombinierte Quellenanalyse auch auf der Magnetfeld-Verteilung in diesem Zeitbereich beruht, muss die Feldtopographie mitberücksichtigt werden. Ein linkes Minimum mit einem zentralen kleineren Maximum und ein rechtes Maximum mit einem entsprechenden zentralen Minimum kennzeichnen auch diese Feldverteilung. Die isopotentialen Linien wurden im Vergleich zum späteren Zeitbereich weiter posterior und lateral lokalisiert [siehe Abb. 4 C].

Die Quellenanalyse der EKP- und EKMF-Differenz-Wellenformen für die beiden unterschiedlichen Zeitbereiche von 240-290ms und 320-370ms ergab zwei verschiedene Positionen geschätzter Quellen. Für den früheren Zeitbereich wurde eine Quelle im posterioren lateralen und medialen okzipitalen sowie im superioren parietalen Kortex lokalisiert. Für den späteren Zeitbereich wurden die geschätzten Aktivitäten im inferioren parietalen Kortex lokalisiert [siehe Abb. 4 D].

Tabelle 1. Talairach-Koordinaten der lokalisierten Quellen

	Quellenlokalisierung	linke Hemisphäre			rechte Hemisphäre		
		x	y	z	x	y	z
früherer Zeitbereich	Medialer okzipitaler Kortex	-9.0	-104.5	2.7	17.3	-103.5	6.4
	Posteriorer lateraler okzipitaler Kortex	-44.2	-87.0	-4.5	49.9	-81.3	-9.7
	Superiorer parietaler Kortex	-45.8	-76.6	36.4	42.7	-76.1	36.1
späterer Zeitbereich	Inferiorer parietaler Kortex	-24.6	-76.1	19.8	25.1	-78.2	51.0

In Tabelle 1 sind die Talairach-Koordinaten der geschätzten Quellenlokalisierungen der beiden verschiedenen Zeitbereiche zusammengefasst.

3.3.4 Ergebnisse der Retinotopischen Kartierung

In einer weiteren Analyse wurden retinotopische Karten des Okzipitallappens einer einzelnen Versuchsperson ermittelt. Die hämodynamischen Aktivierungen des Probanden für die bei-

den ereigniskorrelierten Kontraste („attendierte Geschwindigkeit gegen attendiere Kohärenz“ und „attendierte Kohärenz gegen attendiere Geschwindigkeit“) wurden auf die individuellen retinotopischen Karten überlagert. Für den geschwindigkeitsabhängigen Aufmerksamkeitseffekt („Geschwindigkeit versus Kohärenz“ Kontrast) wurden Aktivierungen innerhalb der visuellen Areale V1, V2, V3, V3A und in parietalen Regionen lokalisiert [siehe Abb. 5]. Für den kohärenzabhängigen Aufmerksamkeitseffekt („Kohärenz gegen Geschwindigkeit“ Kontrast) wurden neuronale Aktivierungen in parietalen Regionen lokalisiert [siehe Abb. 5]. Es wurden keine Aktivierungen in früheren visuellen Arealen beobachtet.

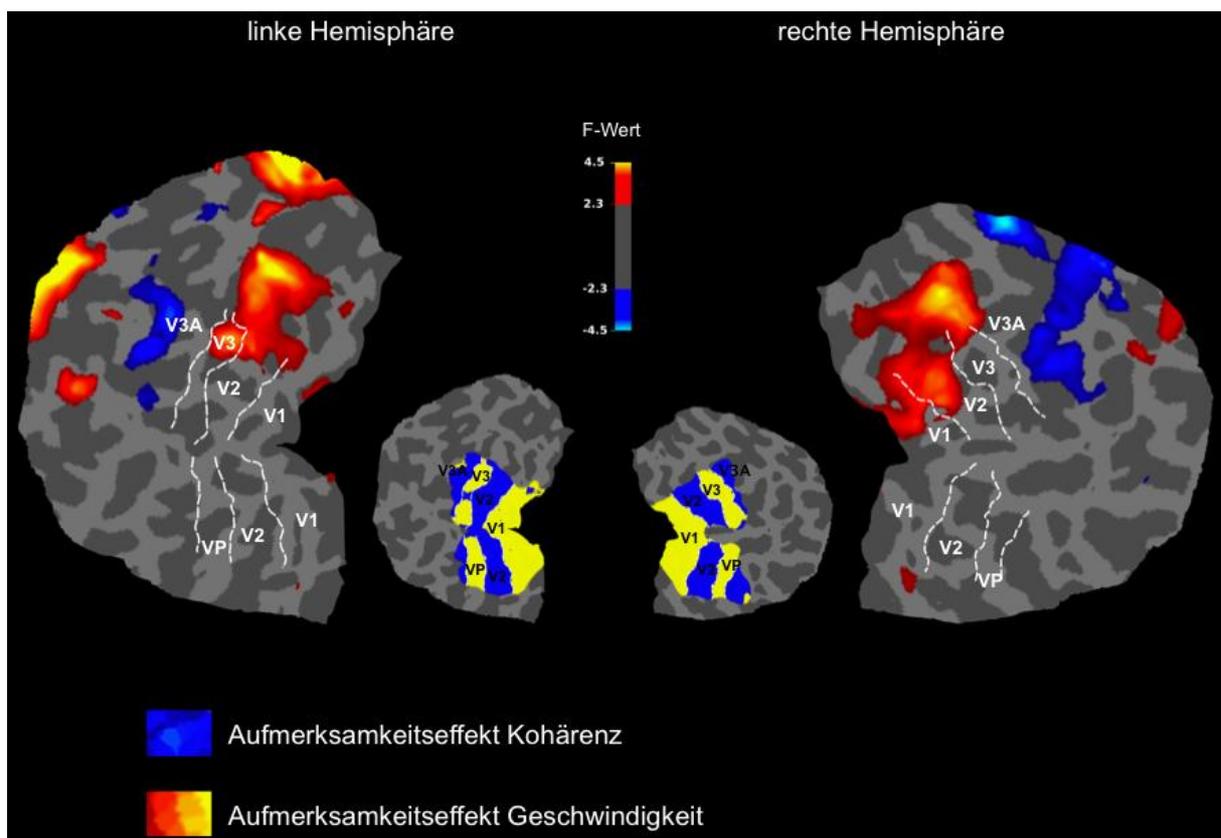


Abbildung 5. Dargestellt sind die hämodynamischen Aktivierungen der zwei verschiedenen Aufmerksamkeitsbedingungen (Geschwindigkeit [rot] und Kohärenz [blau]) projiziert auf die entfalteten okzipitalen kortikalen Oberflächen der beiden Hemisphären eines einzelnen Probanden. Die weißen Begrenzungen zwischen den einzelnen visuellen Arealen wurden durch retinotopische Kartierung definiert.

3.4 Zusammenfassung

Die Ergebnisse des ersten Experimentes zeigten, dass Aufmerksamkeitsselektion einen Einfluss auf die Verarbeitung der zwei unterschiedlichen Bewegungs-Sub-Merkmale Geschwindigkeit und Kohärenz hat. In diesem Experiment wurde die fMRT und die EEG/MEG kombiniert, um die neuronalen Korrelate und den genauen Zeitverlauf merkmalsbasierter

Aufmerksamkeitsverarbeitungsprozesse messen zu können. Bei Aufmerksamkeitszuwendung auf das einfache Bewegungs-Sub-Merkmal Geschwindigkeit, erhöhten sich die hämodynamischen Aktivierungen hauptsächlich in den dorsalen visuellen Arealen V3, V3A und im IPL, sowie in den DMN Regionen. Wurde hingegen das komplexere Bewegungs-Sub-Merkmal Kohärenz attendiert, verstärkte sich die neuronale Aktivität in den parietalen Arealen fIPS und SPL, sowie in FG. Parallele EEG- und MEG-Messungen zeigten signifikante Unterschiede in den EKP/EKMF-Wellenformen in zwei verschiedenen Zeitbereichen (240-290ms und 320-370ms). Die Quellenlokalisationen dieser aufmerksamkeitsbezogenen EKP/EKMF-Wellenformen wurden für den früheren Zeitbereich im posterioren lateralen okzipitalen, medialen okzipitalen und superioren parietalen Kortex und für den späteren Zeitraum im inferioren parietalen Kortex gefunden und entsprachen räumlich den neuronalen Aktivierungen des fMRT. Zusammengefasst stimmen diese Ergebnisse mit der Idee überein, dass die attentionale Selektion des einfachen Bewegungs-Sub-Merkmals Geschwindigkeit früher (240-290ms), in niedrigeren visuellen Arealen (V3, V3A, IPL) stattfindet, während die Selektion des komplexeren Bewegungs-Sub-Merkmals Kohärenz zeitaufwendiger ist und somit später (320-370ms), in hierarchisch höheren parietalen visuellen Arealen (fIPS, SPL) erfolgt.

4 Experiment 2 – Merkmalsbasierte attentionale Selektion der Sub-Merkmale Richtung versus Kohärenz eines Bewegungsstimulus

4.1 Einleitung

In Experiment 1 konnte unter Verwendung kombinierter bildgebender Verfahren (fMRT und EEG/MEG) gezeigt werden, dass selektive merkmalsbasierte Aufmerksamkeit einen Einfluss auf die räumliche und zeitliche Verarbeitung der visuellen Bewegungs-Sub-Merkmale Geschwindigkeit und Kohärenz besitzt. In diesem Experiment konnte somit nachgewiesen werden, dass man innerhalb der visuellen Merkmalsdimension Bewegung zwischen einfachen Sub-Merkmalen, wie Geschwindigkeit oder Richtung, und komplexen, wie Kohärenz, unterscheidet. Demnach erfolgt die aufmerksamkeitsbedingte Selektion des einfachen Sub-Merkmals Geschwindigkeit schon in hierarchisch niedrigeren visuellen bewegungssensitiven Arealen wie V3 und V3A (Buchel et al., 1998; Kau et al., 2012; Stoppel et al., 2011; Sunaert et al., 1999, 2000; Tootell et al., 1997). Wird die Aufmerksamkeit hingegen auf das komplexere Sub-Merkmal Kohärenz gerichtet, erfolgt die Selektion in hierarchisch höheren parietalen visuellen Arealen wie fIPS, SPL (Beer et al., 2009; Braddick et al., 2000; Heeger et al., 2000; Kau et al., 2012; Peuskens et al., 2004; Saenz et al., 2002; Schoenfeld et al., 2007; Stoppel et al., 2011; Treue and Martinez Trujillo, 1999; Tsao et al., 2003; Yang et al., 2008), da alle Antworten unterschiedlicher Neurone, die auf verschiedene Richtungen getunt sind, integriert werden müssen. Darüber hinaus konnte in Experiment 1 gezeigt werden, dass die attentionale Selektion des einfacheren Bewegungs-Sub-Merkmals Geschwindigkeit zu einem früheren Zeitpunkt (240-290 ms) stattfindet, während die Selektion des komplexeren Bewegungs-Sub-Merkmals Kohärenz zeitintensiver ist und somit später (320-370 ms) erfolgt.

In Experiment 2 wurden ebenfalls die fMRT und die EEG/MEG kombiniert, um die attentionale Verarbeitung der Bewegungs-Sub-Merkmale Richtung und Kohärenz zu vergleichen. Dabei wurde ebenfalls mit einem 2x2 Design gearbeitet wie in Experiment 1, aber mit dem Unterschied, dass nun anstelle der Geschwindigkeit, die Richtung und die Kohärenz manipuliert wurden. Die Punkte konnten sich demnach mit zwei unterschiedlichen Bewegungsrichtungen (nach oben oder nach unten) und mit zwei verschiedenen Kohärenzlevel (50% oder 80%) bewegen. Die Versuchspersonen sollten entweder auf die Richtung der sich bewegenden Punkte achten (und die Kohärenz nicht beachten) oder auf die Kohärenz (und die Bewegungsrichtung außer Acht lassen). Dieses Design ermöglichte es, eine quantitative Aussage über die hämodynamischen Modulationen sowie über die Latenzzeit ereig-

niskorrelierter Potentiale und magnetischer Felder, in Abhängigkeit des zu attendierenden Sub-Merkmals, treffen zu können.

4.2 Methoden

4.2.1 Versuchspersonen

Jeweils 18 junge gesunde Probanden haben gegen Bezahlung freiwillig an dem fMRT- (elf Männer) und dem EEG/MEG-Experiment (sieben Männer) teilgenommen. Die Versuchspersonen waren zwischen 22 und 32 Jahren alt, besaßen einen normalen oder auf normal korrigierten Visus und gaben ihre Einverständniserklärung. Sechs dieser Probanden haben an beiden, sowohl dem fMRT-, als auch dem EEG/MEG-Experiment teilgenommen. Vor jeder experimentellen Messung im fMRT oder im EEG/MEG absolvierte jeder Proband einen Trainingsdurchgang am Computer. Fünfzehn dieser Probanden haben bereits am ersten Experiment teilgenommen.

4.2.2 Stimuli und Experimentelles Design

In Analogie zum ersten Experiment wurden auch diese Stimuli für das experimentelle Design mit der Software Presentation 7.0 (Neurobehavioral Systems, Inc., Albany, California) erstellt. Wie in Experiment 1 wurde den Versuchspersonen eine quadratische Apertur ($8^\circ \times 8^\circ$) gegen einen schwarzen Hintergrund (45 cd m^{-2}) präsentiert. Diese Oberfläche wurde oberhalb eines zentralen Fixationskreuzes im Zentrum des oberen visuellen Sehfeldes präsentiert und setzte sich aus 100 weißen sich bewegenden Punkten (200 cd m^{-2} , 0.16° Punktgröße, $0.25/\text{°}^2$ Punktdichte) zusammen, die zufällig im Raum verteilt waren. Zu Beginn eines jeden Blocks wurde das zentrale Fixationskreuz durch einen Hinweisreiz ersetzt (für 1 s), der darauf hinwies, welches Sub-Merkmal Richtung („dir“) oder Kohärenz („coh“) attendiert werden sollte. Die Punkte blieben während des Inter-Trial Intervalls stationär und bewegten sich zu Beginn eines jeden Trials für 500 ms nach oben oder nach unten [siehe Abb. 6]. Dabei konnten sie sich zusätzlich mit 80%- oder 50%iger Kohärenz gemeinsam in eine der beiden Richtungen bewegen. Somit ergab sich auch hier ein 2×2 Design mit zwei verschiedenen Aufmerksamkeitsbedingungen (attendierte Richtung oder attendierte Kohärenz) und zwei verschiedenen Level pro Bewegungs-Sub-Merkmal (Bewegungsrichtung nach oben/nach unten und 50%/80% Kohärenz). Daraus resultierten acht Bedingungen (für attendierte Richtung: Bewegung nach oben - 50% Kohärenz, Bewegung nach unten - 50% Kohärenz, Bewegung nach oben - 80% Kohärenz, Bewegung nach unten - 80% Kohärenz und für attendierte Kohärenz: 50% Kohärenz - Bewegung nach oben, 50% Kohärenz - Bewegung

nach unten, 80 % Kohärenz - Bewegung nach oben, 80 % Kohärenz - Bewegung nach unten).

Die Probanden sollten während des gesamten Experimentes das zentrale Kreuz fixieren und sobald der Hinweisreiz für das Attendieren der Richtung erschien („dir“), so schnell wie möglich die Taste bei Bewegungen nach unten drücken, unabhängig davon, ob sich 50 % oder 80 % der Punkte gemeinsam nach unten bewegten. Wenn hingegen der Hinweisreiz für das Attendieren der Kohärenz („coh“) erschien, sollten die Probanden die Taste bei hochkohärenten Trials (80 %) drücken (unabhängig von der Bewegungsrichtung). Auch in diesem Experiment waren die Targets (Bewegungen nach unten, hohe (80 %) Kohärenzen) in 50 % aller Trials vertreten. Die Trials mit den Bewegungen nach oben und den geringen (50 %) Kohärenzen waren die Nontargets, auf die nicht reagiert werden sollte.

Das Experiment umfasste ebenfalls sechs Durchgänge à ca. acht Minuten. Die Stimuli wurden wie in Experiment 1 via eines Projektor/Spiegel Systems im fMRT-Experiment und über einen Beamer auf einer Projektionsleinwand im EEG/MEG-Experiment präsentiert.

Die Grundlage für die EEG/MEG- und fMRT-Analyse war die neuronale Antwort auf den Standard-Stimulus „Bewegung nach oben – 50 % Kohärenz“ (Nontarget-Stimulus). So war es auch in diesem Experiment möglich, neuronale Aktivität, ausgelöst durch einen exakt gleichen physikalischen Stimulus (der beide Bewegungs-Sub-Merkmale Richtung und Kohärenz besaß) und frei von motorischen Störungen, in Abhängigkeit des zu attendierenden Sub-Merkmals zu vergleichen.

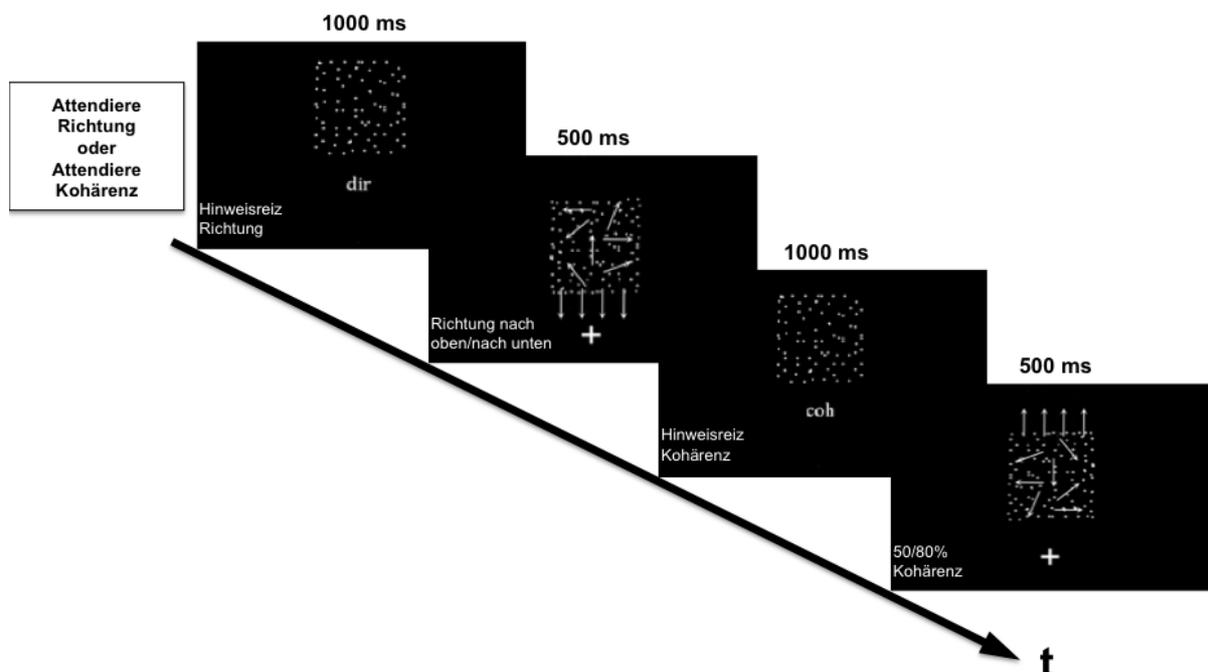


Abbildung 6. Zu sehen ist eine schematische Darstellung des experimentellen Designs des 2. Experimentes. Ein Hinweisreiz „dir“ (Richtung) oder „coh“ (Kohärenz) wurde zu Beginn eines jeden Blocks präsentiert und wies an, welches Bewegungs-Sub-Merkmal (Richtung oder Kohärenz)

attendiert werden sollte. Die Punkte blieben stationär während des Inter-Stimulus Intervalls und bewegten sich zu Beginn eines jeden Trials für 500ms nach oben oder nach unten. Sie konnten sich außerdem mit einem niedrigen oder hohen Kohärenzlevel (50% oder 80%) gemeinsam in diese beiden Richtungen bewegen. Die Probanden waren dazu angehalten, so schnell wie möglich einen Knopf zu drücken, wenn sie eine Bewegung nach unten wahrnahmen (unabhängig vom Kohärenzlevel), und die Richtung das zu attendierende Merkmal war, oder wenn sich die Punkte mit einer Kohärenz von 80% bewegten (unabhängig von der Richtung), und Kohärenz das zu attendierende Merkmal war.

4.2.3 fMRT Datenakquisition

Wie in Experiment 1 wurden auch die fMRT-Daten des zweiten Experimentes mit Hilfe des Siemens Magnetom Trio 3-Tesla Scanners und einer 8-Kanal Kopfspule akquiriert. Die präsentierten Stimuli wurden über einen LCD-Projektor auf einen Bildschirm zurückprojiziert, der sich hinter der Kopfspule befand und von den Versuchspersonen über einen Spiegel gesehen werden konnte. Augenbewegungen der Probanden wurden mittels eines „Eyetracker“-Systems über eine Augenkamera beobachtet. Wie im ersten Experiment gab es eine strukturelle Session (sagittale Ganzkopf-T1-gewichtete Bilder: 192 Schichten, Schichtdicke = 1 mm, FoV 256x256mm² [field of view], TR = 2500 ms [time of repetition], TE = 4.77 ms [time of echo]) gefolgt von einer funktionellen Session (T2-gewichtete EPI-Sequenz [TR = 2000 ms, TE = 30 ms, Flipwinkel = 80°]: 32 Schichten, Schichtdicke = 3.5 mm, Auflösung in der Schichtebene 64x64mm², Voxelgröße = 3.5x3.5x3.5mm³, FoV 224x224mm², AC-PC orientiert, kein Schichtzwischenraum). Die Schichten wurden in abwechselnder Reihenfolge (ungerade-gerade) aufgenommen. Jede Scanning-Session bestand aus 245 Volumina.

4.2.4 fMRT Datenanalyse

Die fMRT-Daten wurden mit der Software SPM8 (Wellcome Department of Cognitive Neurology, University College London, UK) und MATLAB 7.9 (The Mathwork Inc.) analysiert. Wie in Experiment 1 wurden die strukturellen EPI Bilder der Probanden zunächst vorverarbeitet (slice-timing, realigning, normalization, smoothing). Die funktionellen Volumina wurden auf das Standard-EPI-Template koregistriert, um die entsprechenden aktivierten Areale auf die anatomischen Bilder überlagern zu können.

Auch hier erfolgte die statische Analyse der Daten für jeden Probanden unter Annahme der HRF in einem „event-related“ Design (implementiert in SPM8), einschließlich der Bewegungsparameter aus dem Realignment als Kovariate. Eine „effects of interest“ Gruppenanalyse wurde für einen „alle Bedingungen gegen null“ Kontrast (alle sich bewegenden Stimuli

versus stationäre Stimuli) mit einem Schwellenwert von $p < 0.001$ (unkorrigiert) durchgeführt. Anschließend wurde wieder eine flexible faktorielle ANOVA Gruppenanalyse durchgeführt, um Unterschiede zwischen der „attendiere Richtung“- und der „attendiere Kohärenz“ Aufgabe, basierend auf dem Standard-Stimulus („Bewegung nach oben – geringe Kohärenz“), zeigen zu können. Für den direkten Vergleich der Größe der hämodynamischen Modulationen, die durch die verschiedenen Aufmerksamkeitsbedingungen („attendiere Richtung versus attendiere Kohärenz“ und „attendiere Kohärenz versus attendiere Richtung“) hervorgerufen wurden, erfolgte eine ROI-Analyse (region of interest) unter Verwendung der MarsBar toolbox in SPM8. Dafür wurden die ROIs, basierend auf dem lokalen Aktivitätsmaximum der vorangegangenen „effects of interest“ Analyse, funktionell definiert. Die durchschnittlichen Beta-Werte wurden aus den individuellen Daten der Versuchspersonen für alle ROIs (Fundus des intraparietalen Sulcus [fIPS], superiorer Parietallappen [SPL], humanes mediotemporales Areal [hMT], inferiorer Parietallappen [IPL], posteriorer zingulärer Kortex [PCC], medialer Präfrontalkortex [MPFC]) extrahiert und einer „repeated-measures“ Analyse (RANOVA, Varianzanalyse mit Messwiederholung) in SPSS 15.0 für Windows mit den Faktoren „Region“ (fIPS, SPL, hMT, IPL, PCC, MPFC) und „Aufmerksamkeitsbedingung“ („attendiere Bewegung nach oben – geringe Kohärenz“, „attendiere geringe Kohärenz – Bewegung nach oben“) unterzogen. Die Schwelle (Threshold) eines signifikanten Effektes wurde für $p < 0.05$ festgelegt. Da ein signifikanter Haupteffekt für den Faktor Region sowie ein signifikanter Interaktionseffekt zwischen den Faktoren Region und Aufmerksamkeitsbedingung auftrat, wurden die Daten jeder ROI einzeln einem gepaarten T-Test mit den gepaarten Variablen „attendiere Bewegung nach oben – geringe Kohärenz“ (Variable 1) und „attendiere geringe Kohärenz – Bewegung nach oben“ (Variable 2) unterzogen.

4.2.5 EEG/MEG Datenakquisition

Die MEG- und EEG-Daten wurden wie im ersten Experiment simultan mit Hilfe eines 248-Kanal BTI Ganzkopf-Magnetometer-Systems und eines analogen 32x3-Kanal-EEG-Systems aufgenommen. Die EKP's wurden entsprechend einer „easy cap“ Elektrodenmontage mit Referenz zum rechten Mastoid sowie der FPz als „ground“ aufgezeichnet und Augenbewegungen bipolar erfasst. Die EKP/EKMF-Signale wurden bandpass-gefiltert und mit einer Abtastrate von 508 Hz aufgezeichnet. Die Impedanz-Schwellen (elektrische Widerstände) wurden auf max. 5 k Ω gesenkt. Artefakte mit einem „peak to peak“ Limit von 3.8 pT für die MEG- und 165 μ V für die EEG-Signale wurden offline korrigiert/verworfen. Zur Koregistrierung der anatomischen und funktionellen Daten wurden die anatomischen Landmarken (linke und rechte präauriculäre-, Nasion-, Zentrale-, Inion Punkte) digitalisiert und ihre Positionen in Relation zu den Elektroden- und Sensor-Positionen (unter Verwendung der Lokalisierungssignale der fünf Kopfspulen) bestimmt.

4.2.6 EEG/MEG Datenanalyse

Wie in Experiment 1 wurden gemittelte EKP- und EKMF-Wellenformen für jede der acht Bedingungen (zwei Aufmerksamkeitsbedingungen [Bewegungsrichtung, Kohärenz] x vier Stimulusbedingungen [nach oben-50%, nach oben-80%, nach unten-50%, nach unten-80%]) und für jede Versuchsperson ermittelt. In Analogie zur fMRT-Messung und zum ersten Experiment wurden die neuronalen Antworten auf die Nontarget-Standard-Stimuli (Bewegungen nach oben mit geringer Kohärenz) untersucht. Die statistische Analyse erfolgte über die Elektroden (zentrale Elektrode Cz) und Sensoren (sechs rechte parietale Sensoren A169, A170, A190, A191, A207, A208), über welche die Unterschiede zwischen den EKP- und EKMF-Wellenformen („attendierte Bewegungsrichtung nach oben mit 50% Kohärenz“, „attendierte 50% Kohärenzen mit Bewegungsrichtung nach oben“) maximal waren. Für weitere Analysen wurde über diese Sensoren räumlich gemittelt [siehe Abb. 8 A und B]. Differenz-Wellenformen wurden auch in diesem Experiment (durch Subtrahieren der EKP/EKMF-Wellenformen) angefertigt, um den Aufmerksamkeitseffekt auf die Verarbeitung der Bewegungs-Sub-Merkmale Richtung und Kohärenz zu bestimmen. Dabei wurden die Trials, in denen sich die Punkte gemeinsam nach oben und mit 50%iger Kohärenz bewegten (Standard-Stimulus), und Bewegungsrichtung das zu attendierende Merkmal war, von denen des selben Stimulus, aber mit Kohärenz als relevantem Merkmal, subtrahiert. Analog zu Experiment 1 wurden Messungen der Amplituden durchgeführt, um den Anfangszeitpunkt und die Dauer des Aufmerksamkeitseffektes auf die Bewegungsrichtung und die Kohärenz zu bestimmen. Dabei wurde auch hier sukzessive in 10 ms-Intervallen nach Stimulusbeginn getestet und die ersten fünf oder mehr nacheinander folgenden signifikanten 10 ms-Epochen als Startzeitpunkt des Effektes genommen. Es folgte eine statistische Analyse (RANOVA) mit den Faktoren Bedingungen („attendierte Bewegung nach oben – 50% Kohärenz“, „attendierte 50% Kohärenz – Bewegung nach oben“) und Versuchspersonen ($p < 0.05$).

4.3 Ergebnisse

4.3.1 Verhaltensdaten

fMRT: Die Reaktionszeiten (RT) sowie Trefferraten (TR) wurden wie in Experiment 1 während der fMRT-Messung erfasst und analysiert. Die Probanden waren schneller und genauer während der Richtungsaufgabe (510 ms RT, 83% TR), als bei der Kohärenzbedingung (609 ms RT, 75% TR). Die Ergebnisse jeder Messung wurden separat einer RANOVA mit den Faktoren Bewegungsrichtung (Bewegungen nach unten mit 50% Kohärenz, Bewegungen nach unten mit 80% Kohärenz) und Kohärenz (80% Kohärenz und Bewegungen nach

oben, 80% Kohärenz und Bewegungen nach unten) unterzogen. Signifikante Haupteffekte wurden für die Reaktionszeiten und Trefferraten sowohl für den Faktor Bewegungsrichtung (RT: $F_{1,17} = 70.22$, $p < 0.0001$; TR: $F_{1,17} = 30.22$, $p < 0.0001$), als auch für den Faktor Kohärenz (RT: $F_{1,17} = 19.34$, $p < 0.0001$; TR: $F_{1,17} = 11.47$, $p < 0.005$) gefunden.

EEG/MEG: Die während der EEG/MEG-Messung aufgezeichneten Reaktionszeiten und Trefferraten wurden ebenfalls analysiert. Die Versuchspersonen waren auch hier schneller und akkurater während der Bewegungsrichtungs-Detektionsaufgabe (613 ms RT, 94% TR), als während der Kohärenz-Detektionsaufgabe (660 ms RT, 88% TR). Die RANOVA wies signifikante Haupteffekte sowohl für die Reaktionszeiten, als auch für die Trefferraten für die Faktoren Bewegungsrichtung (RT: $F_{1,17} = 33.07$, $p < 0.0001$; TR: $F_{1,17} = 10.09$, $p < 0.01$) und Kohärenz (RT: $F_{1,17} = 33.86$, $p < 0.0001$; TR: $F_{1,17} = 27.82$, $p < 0.0001$) auf. Die EEG/MEG-Verhaltensdaten sind somit ähnlich denen des fMRT.

4.3.2 fMRT Ergebnisse

In Analogie zu Experiment 1 wurde zuerst eine „effects of interest“ Gruppenanalyse über alle 18 Versuchspersonen in Bezug auf einen „alle Bedingungen gegen null“ Kontrast (alle Bewegungstrials gegen alle stationären Trials) mit dem Schwellenwert $p < 0.001$ (unkorrigiert) durchgeführt. Aus dieser Analyse ergaben sich ebenfalls neuronale Aktivierungsmuster in frontalen (medialer frontaler Gyrus, inferiorer frontaler Gyrus [IFG], präzentraler Gyrus), parietalen (Fundus des intraparietalen Sulcus [fIPS], superiorer Parietallappen [SPL], inferiorer Parietallappen [IPL]), extrastriären visuellen (Gyrus lingualis [LG], Gyrus fusiformis [FG], humanes mediotemporales Areal [hMT]) und thalamischen Regionen sowie in der Insula [siehe Abb. 7 A].

Um signifikante Aktivierungscluster in Bezug auf die „attendiere Richtung“ Bedingung oder die „attendiere Kohärenz“ Aufgabe identifizieren zu können, wurde in einem zweiten Schritt wiederum eine flexible faktorielle ANOVA auf Gruppenebene durchgeführt. Die Basis für diese Analyse war die neuronale Antwort auf einen Standard-Stimulus, welcher ein „Bewegungsrichtung nach oben – geringe Kohärenz“ Stimulus war. Auf diese Weise konnte neuronale Aktivität, die durch einen exakt gleichen physikalischen Stimulus (der beide Bewegungs-Sub-Merkmale Richtung und Kohärenz besaß) ausgelöst wurde und frei von motorischen Störungen war, in Abhängigkeit des zu attendierenden Bewegungs-Sub-Merkmals verglichen werden. Der „effects of interest“ Kontrast dieser ANOVA zeigte signifikante Aktivierungen für den „Richtung versus Kohärenz“ Kontrast sowie für den „Kohärenz versus Richtung“ Kontrast.

Für den „Richtung versus Kohärenz“ Kontrast wurden Aktivierungen in frontoparietalen Regionen, wie dem posterioren zingulären Kortex (PCC), dem Precuneus, dem

inferioren Parietallappen (IPL) und dem medialen präfrontalen Kortex (MPFC) beobachtet [siehe Abb. 7 B].

Im Gegensatz dazu zeigte der „Kohärenz versus Richtung“ Vergleich signifikante Aktivierungsmuster in extrastriären visuellen Regionen, wie dem humanen mediotemporalen Areal (hMT), sowie in parietalen Regionen, wie dem Fundus des intraparietalen Sulcus (fIPS) und dem superioren Parietallappen (SPL) [siehe Abb. 7 C].

Um die Größe der hämodynamischen Modulationen, die durch die verschiedenen Aufmerksamkeitsbedingungen („attendierte Richtung gegen attendierte Kohärenz“ und „attendierte Kohärenz versus attendierte Richtung“) hervorgerufen wurden, direkt vergleichen zu können, wurden ROIs innerhalb fronto-parietaler Areale, die zuvor in der „effects of interest“ Gruppenanalyse identifiziert wurden, definiert. Die durchschnittlichen Beta-Werte dieser ROIs wurden mit Hilfe einer RANOVA mit den Faktoren „Region“ (fIPS, SPL, hMT, IPL, PCC, MPFC) und „Aufmerksamkeitsbedingung“ („attendierte Bewegungsrichtung nach oben – geringe Kohärenz“, „attendierte geringe Kohärenz – Bewegungsrichtung nach oben“) analysiert.

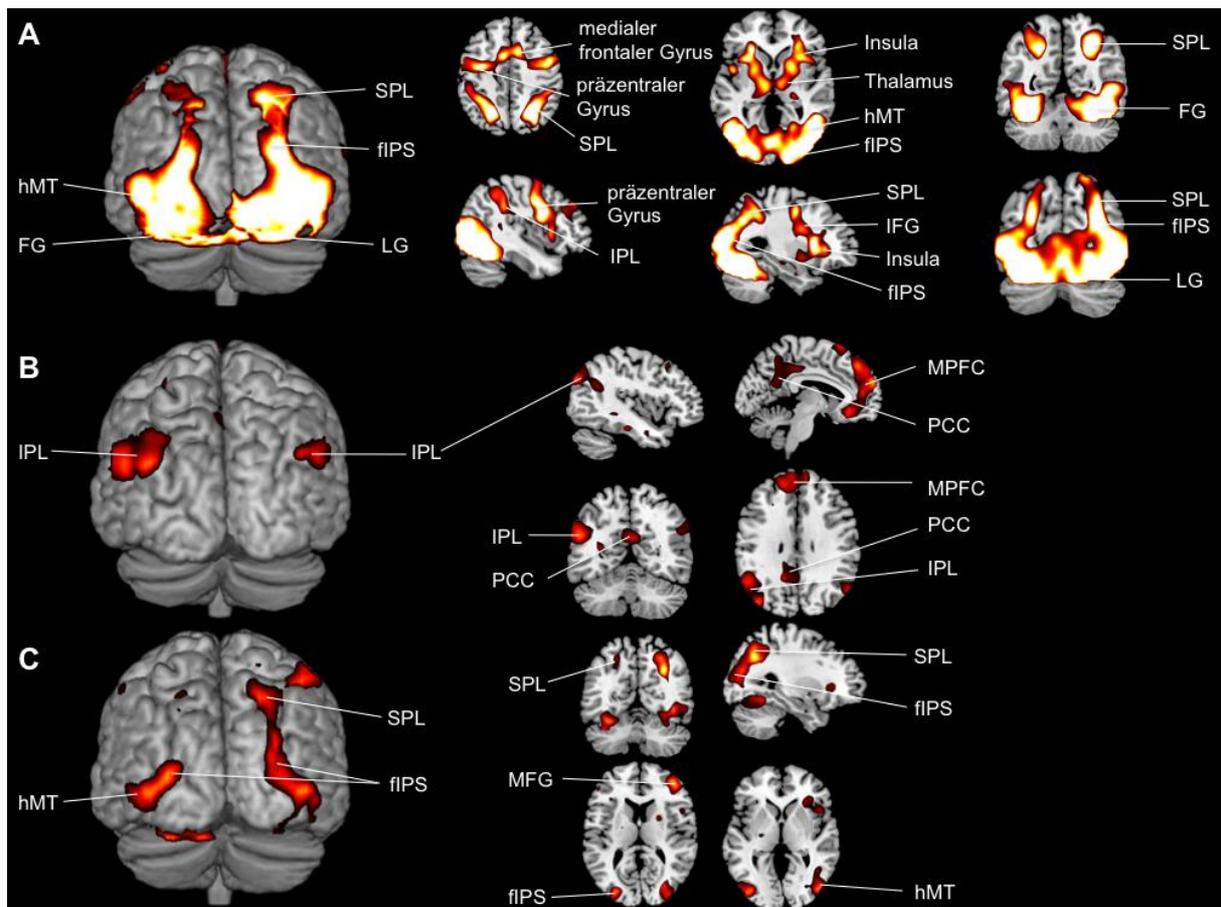


Abbildung 7. (A) Dargestellt sind die neuronalen Korrelate der Verarbeitung während des Ausführungsprozesses. Eine “Overall effects of interest” Gruppenanalyse zeigt die Aktivierungsmuster für einen Kontrast, in dem alle Bedingungen, mit einem Schwellenwert (Threshold) von $p < 0.001$, unkorrigiert, gegen null (alle Bewegungstrials gegen alle stationären Trials) getestet wurden. Es konnten Aktivierungen in Kernarealen beobachtet werden, die für die Bewegungswahrnehmung, die visuelle Aufmerksamkeit und die motorische Planung und Ausführung zuständig sind. **(B)** Dargestellt ist der Unterschied zwischen den Bedingungen „attendierte Richtung“ versus „attendierte Kohärenz“ (basierend auf der neuronalen Antwort auf den Standard-Stimulus). Demonstriert ist eine flexible faktorielle Varianzanalyse (ANOVA) auf Gruppenebene für den „attendierte Richtung“ versus „attendierte Kohärenz“ Kontrast und **(C)** für den „attendierte Kohärenz“ versus „attendierte Richtung“ Kontrast. Die Signifikanzschwelle wurde bei $p < 0.001$, unkorrigiert, für (B) und (C) gesetzt.

Diese Analyse zeigte einen signifikanten Haupteffekt für den Faktor Region ($F_{9,9} = 3.47$, $p < 0.05$) sowie einen signifikanten Interaktionseffekt zwischen den Faktoren Region und Aufmerksamkeitsbedingung ($F_{9,9} = 3.51$, $p < 0.05$). Wie in Experiment 1 wurden die Daten für jede ROI (fIPS, SPL, hMT, IPL, PCC, MPFC) einzeln einem gepaarten T-Test mit den gepaarten Variablen „attendierte Bewegungsrichtung nach oben – geringe Kohärenz“ (Variable 1) und „attendierte geringe Kohärenz – Bewegungsrichtung nach oben“ (Variable 2) unterzogen, um nach attentionalen Unterschieden innerhalb jeder ROI zu suchen. Bei dieser Analyse ergaben sich signifikante Hauptunterschiede zwischen den beiden Variablen im rechten fIPS ($t_{17} = -3.275$, $p = 0.004$), im linken hMT ($t_{17} = -2.156$, $p = 0.046$) und im rechten hMT ($t_{17} = -2.559$, $p = 0.02$), im rechten SPL ($t_{17} = -6.015$, $p = 0.000$), im linken IPL ($t_{17} = 2.761$, $p = 0.013$), im PCC ($t_{17} = 2.890$, $p = 0.01$) und im MPFC ($t_{17} = 2.903$, $p = 0.01$).

4.3.3 EEG/MEG Ergebnisse

In Analogie zur fMRT-Analyse sowie zu Experiment 1 wurden auch die ereigniskorrelierten Potentiale (EKPs) sowie die ereigniskorrelierten Magnetfelder (EKMFs), die durch den Bewegungs-Standard-Stimulus („Bewegungsrichtung nach oben – geringe Kohärenz“) hervorgerufen wurden, verglichen, während die Probanden ihre Aufmerksamkeit entweder auf die Richtung oder auf die Kohärenz des sich zufällig bewegenden Punktmusters richteten.

Dieser Vergleich („attendierte Richtung“ und „attendierte Kohärenz“) zeigte signifikante Unterschiede im Zeitverlauf, in welchem das EKP zum „attendierte Richtung“ Stimulus signifikant positiver war, als wenn die Aufmerksamkeit auf den Kohärenz-Stimulus gerichtet wurde [siehe Abb. 8 A]. Dieser Effekt wurde über diejenige Elektrode (Cz) analysiert, über die der Unterschied zwischen den beiden Wellenformen maximal war [siehe Abb. 8 A, 9 A und B]. Sukzessives statistisches Testen in 10ms Epochen nach Stimulusbeginn zeigte, dass der Unterschied zwischen den EKP-Wellenformen bei 290ms anfang, signifikant zu werden

[siehe Abb. 8 A, 9 A und B]. Darüber hinaus wurden zwei signifikante Unterschiede zwischen den Wellenformen in zwei verschiedenen Zeitbereichen beobachtet: ein früherer im Zeitbereich von 290-340 ms (Elektrode Cz: $F_{1,17} = 7.94$, $p < 0.02$) und ein späterer im Zeitbereich von 390-440 ms (Elektrode Cz: $F_{1,17} = 7.34$, $p < 0.02$) [siehe Abb. 9 A und B]. In diesen zwei Zeitbereichen wurden verschiedene topographische Feldverteilungen der elektrischen Felder beobachtet. Im ersten Zeitbereich (290-340 ms) war die Feldverteilung durch eine große okzipito-parieto-zentrale Positivität und eine kleinere fronto-temporale Negativität charakterisiert. Der spätere Zeitbereich (390-440 ms) war durch eine starke fronto-parieto-zentrale Positivität und eine okzipitale Negativität gekennzeichnet [siehe Abb. 9 C und D].

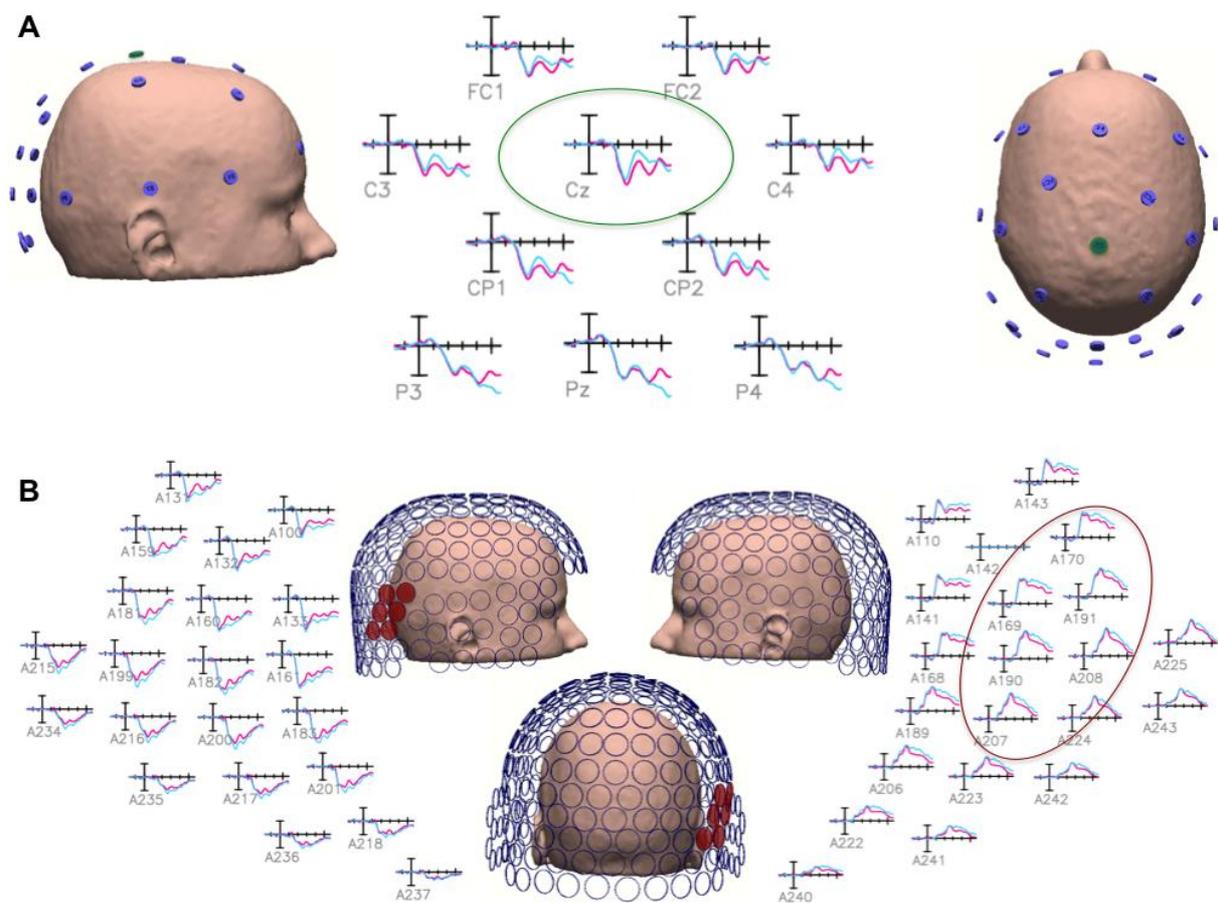


Abbildung 8. Dargestellt sind die EKP/EKMF-Wellenformen, die durch den sich bewegenden Stimulus unter zwei verschiedenen Aufmerksamkeitsbedingungen ausgelöst wurden („attendierte Richtung“: rote Kurven, „attendierte Kohärenz“: blaue Kurven) und über die räumlich **(B)** über sechs rechte parietale Sensoren (A169, A170, A190, A191, A207, A208) gemittelt wurde. **(A)** zeigt eine zentrale Elektrode (Cz) für die die statistische Analyse erfolgte. Die dargestellten EKPs/EKMFs wurden über alle Versuchspersonen gemittelt.

Im Vergleich dazu wiesen die EKMF-Wellenformen einen ähnlichen Unterschied über die Zeit auf, mit einer positiveren Wellenform für die „attendierte Richtung“ Aufgabe [siehe Abb. 8 B]. Da die Differenz zwischen den beiden EKMF-Wellenformen über die parietalen Sensoren maximal war, wurde nach der statistischen Analyse eine räumliche Mittelung über diese rechten Maxima (A169, A170, A190, A191, A207, A208) vorgenommen [siehe Abb. 9 A und B]. Der schrittweise Vergleich der EKMF-Amplituden der „attendierte Richtung“- und der „attendierte Kohärenz“-Wellenformen in 10 ms Epochen nach Stimulusbeginn zeigte, dass der Unterschied zwischen den EKMF-Antworten zum Zeitpunkt von 290 ms begann, signifikant zu werden [siehe Abb. 8 B, 9 A und B].

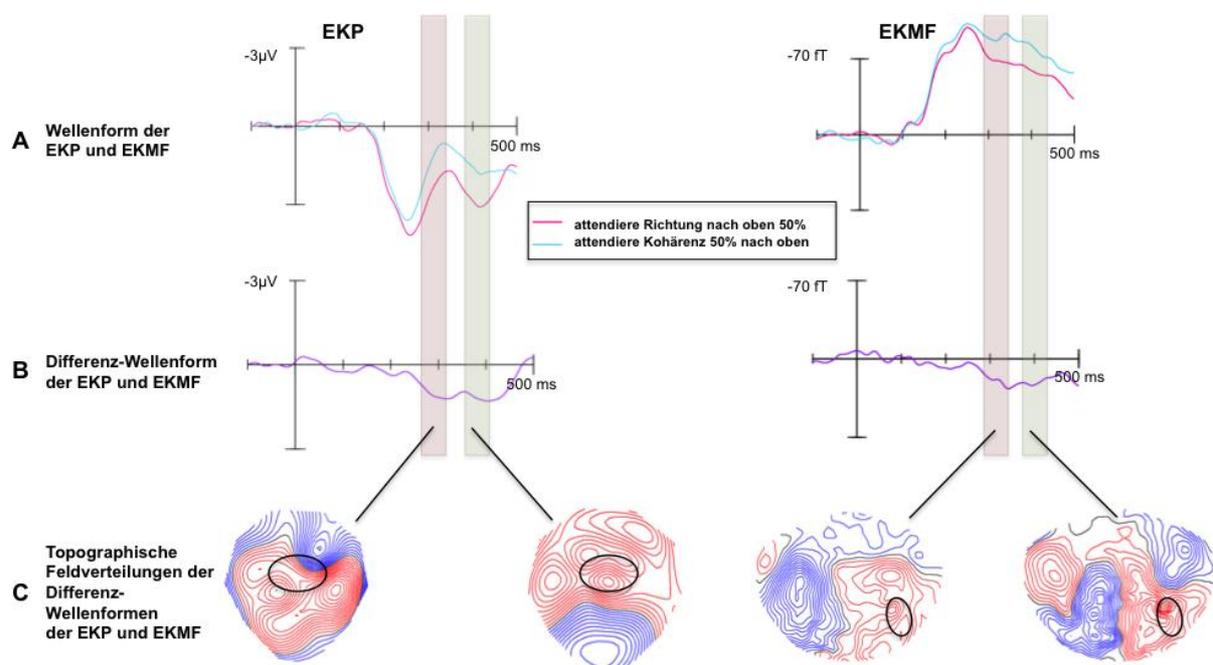


Abbildung 9. Dargestellt ist der Aufmerksamkeitsseffekt auf die Verarbeitung der verschiedenen Bewegungs-Sub-Merkmale (Richtung und Kohärenz). **(A)** Zeigt die EKP- und EKMF-Wellenformen (gemittelt über alle Versuchspersonen), die durch den „Bewegung nach oben – geringe Kohärenz“-Stimulus (Standard) ausgelöst wurden, wenn Richtung (rote Kurven) und wenn Kohärenz (blaue Kurven) attendiert wurde. Die schwarzen Kreise in (C) veranschaulichen, welche Elektrode (mit dem größten Effekt) benutzt wurde bzw. über welche Stellen die Sensoren räumlich gemittelt wurden. **(B)** Dargestellt sind die Differenz-Wellenformen, die bestimmt wurden, indem die „attendierte Richtung“-Wellenform von der „attendierte Kohärenz“-Wellenform (dargestellt in (A)) subtrahiert wurde. **(C)** Zeigt die topographischen Feldverteilungen der EKP- und der EKMF-Differenz-Wellenformen (dargestellt in (B)) in zwei verschiedenen Zeitbereichen (290-340 ms und 390-440 ms).

Zudem wurden wie bei den EKPs auch bei den EKMFs zwei signifikante Unterschiede zwischen den Wellenformen in zwei verschiedenen Zeitbereichen beobachtet: im früheren Zeitbereich von 290-340 ms ($F_{1,17} = 12.09$, $p < 0.003$) und im späteren Zeitbereich von 390-440 ms ($F_{1,17} = 8.73$, $p < 0.009$) [siehe Abb. 9 A und B]. Die topographische Magnetfeld-Verteilung in diesen Zeitbereichen war charakterisiert durch ein prominentes linkes posteriores Minimum und ein rechtes posteriores Maximum für den früheren Zeitbereich (290-340 ms) und durch ein linkes Minimum mit einem temporalen kleineren Maximum und ein rechtes Maximum mit einem entsprechenden temporalen kleineren Minimum für den späteren Zeitbereich (390-440 ms). Die isopotentialen Linien wurden im Vergleich zum späteren Zeitbereich weiter anterior und lateral lokalisiert [siehe Abb. 9 C].

4.4 Zusammenfassung

In Experiment 2 wurde der Einfluss der attentionalen Selektion auf die Verarbeitung der beiden Bewegungs-Sub-Merkmale Richtung und Kohärenz untersucht. Die Ergebnisse dieses kombinierten fMRT- und EEG/MEG-Experimentes zeigten sowohl distinkte neuronale Korrelate als auch einen bestimmten zeitlichen Verlauf für das Attendieren des jeweiligen Bewegungs-Sub-Merkmals. Bei Aufmerksamkeitszuwendung auf das einfache Bewegungs-Sub-Merkmal Richtung, erhöhten sich die hämodynamischen Aktivierungen hauptsächlich in den fronto-parietalen Arealen, d. h. im IPL sowie in den DMN Regionen. Wurde hingegen das komplexere Bewegungs-Sub-Merkmal Kohärenz attendiert, verstärkte sich die neuronale Aktivität in den parietalen Arealen fIPS und SPL, sowie in den extrastriären visuellen Arealen FG, LG und hMT. Parallele EEG- und MEG-Messungen zeigten signifikante Unterschiede in den EKP/EKMF-Wellenformen in zwei verschiedenen Zeitbereichen (290-340 ms und 390-440 ms) mit unterschiedlichen topographischen Feldverteilungen. Eine Quellenlokalisierung dieser aufmerksamkeitsbezogenen EKP/EKMF-Wellenformen wurde für dieses zweite Experiment nicht durchgeführt, da sowohl die fMRT-Daten (neuronale Aktivitäten ähneln denen aus Experiment 1), als auch die EEG/MEG-Daten (ähnliche zeitliche Effekte wie in Experiment 1, nur um 50 ms verzögert) darauf schließen lassen, dass es sich um die gleichen aufmerksamkeitsbedingten Selektionseffekte (früher und später Effekt) in Bezug auf die Verarbeitung eines simplen (Richtung) und eines komplexen (Kohärenz) Bewegungs-Sub-Merkmals handelt und die geschätzten Quellen somit räumlich denen entsprechen würden, die auch in Experiment 1 gefunden wurden. Zusammengenommen replizieren diese Ergebnisse die des ersten Experimentes, denn auch in diesem zweiten Experiment wurde ein früher und ein später Effekt beobachtet, jedoch mit einer Verzögerung von ca. 50 ms. Die Verzögerung lässt sich durch die perzeptuellen Unterschiede in den Stimuli gut erklären. Darüber hinaus wurden auch in Experiment 2 distinkte neuronale Korrelate in Bezug auf die

attentionale Verarbeitung der zwei verschiedenen Bewegungs-Sub-Merkmale gefunden. Die Ergebnisse des ersten und zweiten Experimentes bekräftigen die Idee, dass die attentionale Selektion einfacher Bewegungs-Sub-Merkmale, wie Geschwindigkeit und Richtung, früher (240-290 ms bzw. 290-340 ms), in hierarchisch niedrigen visuellen Arealen (V3, V3A bzw. IPL) stattfindet, während die Selektion des komplexeren Bewegungs-Sub-Merkmals Kohärenz zeitintensiver ist und daher später (320-370 ms bzw. 390-440 ms), in höheren visuellen parietalen Arealen (fIPS, SPL) erfolgt.

5 Experiment 3 – Merkmalsbasierte attentionale Selektion der Sub-Merkmale Richtung versus Geschwindigkeit eines Bewegungsstimulus

5.1 Einleitung

In Experiment 1 und 2 konnte mittels kombinierter fMRT- und EEG/MEG-Methoden gezeigt werden, dass selektive visuelle Aufmerksamkeit die Verarbeitung der Bewegungs-Sub-Merkmale „Geschwindigkeit versus Kohärenz“ und „Richtung versus Kohärenz“ modulieren kann. Innerhalb der Bewegungsmerkmalsdimension unterscheidet man zwischen einfachen Sub-Merkmalen, wie Geschwindigkeit oder Richtung und komplexen, wie Kohärenz. Während die einfachen Bewegungs-Sub-Merkmale schon früh auf Einzelneuronenlevel bewegungssensitiver Neurone mit bevorzugter Richtung bzw. Geschwindigkeit verarbeitet werden, müssen bei der Diskriminierung komplexerer Bewegungs-Sub-Merkmale, wie Kohärenz, Informationen verschiedener Neurone mit unterschiedlichen bevorzugten Richtungen und Geschwindigkeiten integriert werden, was zeitintensiver ist. So wurde in Experiment 1 mittels fMRT gezeigt, dass die aufmerksamkeitsbedingte Diskriminierung des einfachen Bewegungs-Sub-Merkmals Geschwindigkeit schon in hierarchisch niedrigen visuellen bewegungssensitiven Arealen wie V3 und V3A erfolgt (Buchel et al., 1998; Kau et al., 2012; Stoppel et al., 2011; Sunaert et al., 1999, 2000; Tootell et al., 1997), die attentionale Diskriminierung des komplexeren Sub-Merkmals Kohärenz hingegen in hierarchisch höheren parietalen visuellen Arealen wie FIPs und SPL (Beer et al., 2009; Braddick et al., 2000; Heeger et al., 2000; Kau et al., 2012; Peuskens et al., 2004; Saenz et al., 2002; Schoenfeld et al., 2007; Stoppel et al., 2011; Treue and Martinez Trujillo, 1999; Tsao et al., 2003; Yang et al., 2008). Ein ähnliches Ergebnis konnte auch in Experiment 2 gezeigt werden. Hier wurden für das Attendieren des einfacheren Bewegungs-Sub-Merkmals Richtung erhöhte hämodynamische Aktivitäten in fronto-parietalen Arealen wie IPL (Goebel et al., 1998; Orban et al., 2004; Sunaert et al., 1999; Tootell et al., 1997) und DMN (Greicius et al., 2003; Singh and Fawcett, 2008) gefunden, während die aufmerksamkeitsbedingte Diskriminierung des komplexeren Bewegungs-Sub-Merkmals Kohärenz wiederum neuronale Antworten in den hierarchisch höheren parietalen visuellen Arealen wie FIPs und SPL hervorrief. Darüber hinaus konnte in Experiment 1 mittels EEG/MEG gezeigt werden, dass die attentionale Selektion des einfacheren Bewegungs-Sub-Merkmals Geschwindigkeit zu einem früheren Zeitpunkt (240-290 ms) stattfindet, während die Selektion des komplexeren Bewegungs-Sub-Merkmals Kohärenz zeitintensiver ist und somit später (320-370 ms) erfolgt. Ein ähnliches, wenn auch

um 50 ms zeitverzögertes Ergebnis, konnte in Experiment 2 gezeigt werden. Auch hier erfolgte die aufmerksamkeitsbedingte Selektion des einfacheren Bewegungs-Sub-Merkmals Richtung früher (290-340 ms) als die der Kohärenz (390-440 ms).

In Experiment 3 wurde nun mit Hilfe der EEG/MEG der zeitliche Verlauf der attentionalen Verarbeitung der beiden simpleren Bewegungs-Sub-Merkmale Richtung versus Geschwindigkeit untersucht. Dabei wurde, wie in Experiment 1 und 2, mit einem 2x2 Design gearbeitet, aber nun die Richtung sowie die Geschwindigkeit der sich bewegenden Punkte der zentral präsentierten Apertur manipuliert. Die Punkte konnten sich demnach in zwei unterschiedliche Richtungen (nach links oder nach rechts) oder mit zwei verschiedenen Geschwindigkeiten (schnell oder langsam) bewegen. Die Versuchspersonen sollten entweder auf die Richtung oder auf die Geschwindigkeit achten und dabei das jeweils andere Bewegungs-Sub-Merkmal (Geschwindigkeit oder Bewegungsrichtung) außer Acht lassen. Auf diese Weise war es möglich, den Startzeitpunkt und die Latenzzeit ereigniskorrelierter Potentiale und magnetischer Felder in Abhängigkeit des zu attendierenden Bewegungs-Sub-Merkmals (Richtung oder Geschwindigkeit) zu bestimmen.

5.2 Methoden

5.2.1 Versuchspersonen

Auch an diesem EEG/MEG-Experiment haben 18 junge gesunde Probanden (sechs Männer) freiwillig gegen Bezahlung teilgenommen. Die Versuchspersonen waren zwischen 22 und 32 Jahren alt, besaßen einen normalen oder auf normal korrigierten Visus und gaben ihre Einverständniserklärung. Dreizehn dieser Probanden hatten bereits am ersten Experiment und/oder zweiten Experiment teilgenommen.

5.2.2 Stimuli und Experimentelles Design

Wie schon zuvor in Experiment 1 und 2 wurden auch die Stimuli für dieses experimentelle Design mit der Software Presentation 7.0 (Neurobehavioral Systems, Inc., Albany, California) erstellt. Wie in Experiment 1 und 2 wurde den Versuchspersonen eine quadratische Apertur ($8^\circ \times 8^\circ$) gegen einen schwarzen Hintergrund (45 cd m^{-2}) präsentiert. Diese Oberfläche wurde oberhalb eines zentralen Fixationskreuzes im Zentrum des oberen visuellen Sehfeldes präsentiert und setzte sich aus 100 weißen sich bewegenden Punkten (200 cd m^{-2} , 0.16° Punktgröße, $0.25/^\circ^2$ Punktdichte) zusammen, die pseudo-zufällig im Raum verteilt waren. Zu Beginn eines jeden Blocks wurde das zentrale Fixationskreuz durch einen Hinweisreiz ersetzt (für 1 s), der darauf hinwies, welches Sub-Merkmal (Richtung („dir“) oder Geschwindig-

keit („speed“) attendiert werden sollte. Die Punkte blieben während des Inter-Trial Intervalls stationär und bewegten sich zu Beginn eines jeden Trials für 500 ms nach rechts oder nach links [siehe Abb. 10]. Dabei bewegten sich allerdings immer nur 80% der insgesamt 100 weißen Punkte gemeinsam in diese beiden Richtungen, während sich die restlichen 20% pseudo-randomisiert in verschiedene Richtungen bewegten. Zusätzlich konnten sie sich schnell oder langsam ($10^\circ/s$ oder $4^\circ/s$) bewegen. Es ergab sich wieder ein 2×2 Design mit zwei verschiedenen Aufmerksamkeitsbedingungen (attendierte Richtung oder attendierte Geschwindigkeit) und zwei verschiedenen Level pro Bewegungs-Sub-Merkmal (Bewegungsrichtung nach rechts/nach links und schnelle/langsame Geschwindigkeit). Daraus resultierten, wie in Experiment 1 und 2, acht Bedingungen (für attendierte Richtung: Bewegung nach rechts – langsame Geschwindigkeit, Bewegung nach rechts – schnelle Geschwindigkeit, Bewegung nach links – langsame Geschwindigkeit, Bewegung nach links - schnelle Geschwindigkeit und für attendierte Geschwindigkeit: langsame Geschwindigkeit - Bewegung nach links, schnelle Geschwindigkeit - Bewegung nach links, langsame Geschwindigkeit - Bewegung nach rechts, schnelle Geschwindigkeit - Bewegung nach rechts).

Die Probanden sollten auch während dieses Experimentes ständig das zentrale Kreuz fixieren und bei einem Hinweisreiz für das Attendieren der Richtung („dir“) die Taste bei einer gemeinsamen Bewegung der 80 Punkte nach rechts drücken, unabhängig von der Geschwindigkeit. Wenn hingegen der Hinweisreiz für das Attendieren der Geschwindigkeit („speed“) erschien, sollten die Probanden die Taste bei schnellen Bewegungen drücken (unabhängig von der Bewegungsrichtung). Targets (Bewegungen nach rechts, schnelle Geschwindigkeit) waren in 50% aller Trials vertreten. Auf die Nontarget-Trials (Bewegungen nach links, langsamen Geschwindigkeit) sollte nicht reagiert werden.

Das Experiment bestand aus sechs Durchgänge à ca. acht Minuten. Die Stimuli wurden über einen Beamer auf einer Projektionsleinwand im EEG/MEG-Experiment präsentiert.

Grundlage für die EEG/MEG-Analyse war die neuronale Antwort auf den Standard-Stimulus „Bewegung nach links – langsame Geschwindigkeit“ (Nontarget-Stimulus). Dadurch war es möglich, die neuronale Aktivität, ausgelöst durch einen exakt gleichen physikalischen Stimulus, der beide Bewegungs-Sub-Merkmale Richtung und Geschwindigkeit besaß und frei von motorischen Störungen war, in Abhängigkeit des zu attendierenden Bewegungs-Sub-Merkmals zu vergleichen.

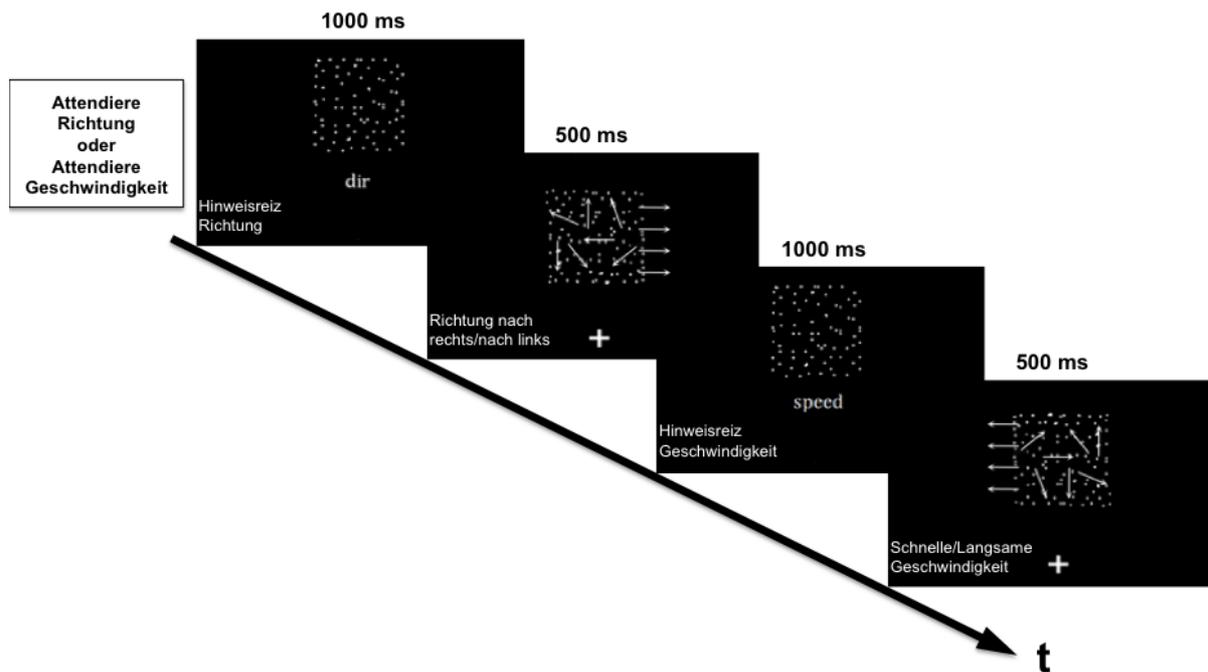


Abbildung 10. Zu sehen ist eine schematische Darstellung des experimentellen Designs des 3. Experimentes. Ein Hinweisreiz „dir“ (Richtung) oder „speed“ (Geschwindigkeit) wurde zu Beginn eines jeden Blocks präsentiert und wies an, welches Bewegungs-Sub-Merkmal (Richtung oder Geschwindigkeit) attendiert werden sollte. Die Punkte blieben stationär während des Inter-Stimulus Intervalls und bewegten sich zu Beginn eines jeden Trials für 500ms nach rechts oder nach links. Dabei bewegten sich allerdings nur 80 % der 100 weißen Punkte gemeinsam in die beiden Richtungen, während sich die restlichen 20 % in verschiedene Richtungen bewegten. Sie konnten sich außerdem schnell oder langsam in diese beiden Richtungen bewegen. Die Probanden waren dazu angehalten, so schnell wie möglich einen Knopf zu drücken, wenn sie eine gemeinsame Bewegung der 80 Punkte nach rechts wahrnahmen (unabhängig von der Geschwindigkeit), und die Richtung das zu attendierende Merkmal war, oder wenn sich die 80 Punkte mit einer hohen Geschwindigkeit bewegten (unabhängig von der Richtung), und Geschwindigkeit das zu attendierende Merkmal war.

5.2.3 EEG/MEG Datenakquisition

Die EEG- und MEG-Daten wurden analog zum ersten und zweiten Experiment simultan unter Zuhilfenahme eines 248-Kanal BTI Ganzkopf-Magnetometer-Systems und eines analogen 32x3-Kanal-EEG-Systems aufgenommen. Die EKPs wurden auch hier entsprechend einer „easy cap“ Elektrodenmontage mit Referenz zum rechten Mastoid sowie der FPz als „ground“ aufgezeichnet und Augenbewegungen bipolar erfasst. Die EKP/EKMF-Signale wurden ebenfalls bandpass-gefiltert und mit einer Abtastrate von 508 Hz aufgezeichnet. Die Impedanz-Schwellen (elektrische Widerstände) wurden auf max. 5 k Ω gesenkt. Artefakte mit einem „peak to peak“ Limit von 4.2 pT für die MEG- und 180 μ V für die EEG-Signale wurden

offline korrigiert/verworfen. Zur Koregistrierung der anatomischen und funktionellen Daten wurden die anatomischen Landmarken (linke und rechte präauriculäre-, Nasion-, Zentrale-, Inion Punkte) digitalisiert und ihre Positionen in Relation zu den Elektroden- und Sensorpositionen (unter Verwendung der Lokalisierungssignale der fünf Kopfspulen) bestimmt.

5.2.4 EEG/MEG Datenanalyse

Wie in Experiment 1 und 2 wurden gemittelte EKP- und EKMF-Wellenformen für jede der acht Bedingungen (zwei Aufmerksamkeitsbedingungen [Bewegungsrichtung, Geschwindigkeit] x vier Stimulusbedingungen [nach links - langsam, nach links - schnell, nach rechts - langsam, nach rechts - schnell]) und für jede Versuchsperson ermittelt. In Analogie zum ersten und zweiten Experiment wurden die neuronalen Antworten auf die Nontarget-Standard-Stimuli (Bewegungen nach links mit langsamer Geschwindigkeit) untersucht. Die statistische Analyse erfolgte über die Elektroden (drei zentro-parietale Elektroden Cz, C4, CP2) und Sensoren (sechs linke parietale Sensoren A100, A132, A133, A160, A161, A182), über welche die Unterschiede zwischen den EKP- und EKMF-Wellenformen („attendierte Bewegungsrichtung nach links mit langsamer Geschwindigkeit“, „attendierte langsame Geschwindigkeit mit Bewegungsrichtung nach links“) maximal waren. Für weitere Analysen wurde über diese Elektroden und Sensoren räumlich gemittelt [siehe Abb. 11 A und B]. Differenz-Wellenformen wurden auch in diesem Experiment (durch Subtrahieren der EKP/EKMF-Wellenformen) angefertigt, um den Aufmerksamkeitseffekt auf die Verarbeitung der Bewegungs-Sub-Merkmale Richtung und Geschwindigkeit zu bestimmen. Dabei wurden die Trials, in denen sich die Punkte (mit 80% Kohärenz) gemeinsam nach links und mit langsamer Geschwindigkeit bewegten (Standard-Stimulus), und Bewegungsrichtung das zu attendierende Merkmal war, von denen des selben Stimulus, aber mit Geschwindigkeit als relevantem Merkmal, subtrahiert. Analog zu Experiment 1 und 2 wurden Messungen der durchschnittlichen Amplituden durchgeführt, um den Anfangszeitpunkt und die Dauer des Aufmerksamkeitseffektes auf die Bewegungsrichtung und die Geschwindigkeit zu bestimmen. Dabei wurde auch hier sukzessive in 10ms-Intervallen nach Stimulusbeginn getestet und die ersten fünf oder mehr nacheinander folgenden signifikanten 10ms-Epochen als Startzeitpunkt des Effektes genommen. Es folgte eine statistische Analyse (RANOVA) mit den Faktoren Bedingungen („attendierte Bewegung nach links – langsame Geschwindigkeit“, „attendierte langsame Geschwindigkeit – Bewegung nach links“) und Versuchspersonen ($p < 0.05$).

5.3 Ergebnisse

5.3.1 Verhaltensdaten

EEG/MEG: Die während der EEG/MEG-Messung aufgezeichneten Reaktionszeiten und Trefferraten wurden analog zum ersten und zweiten Experiment analysiert. Die Probanden waren bei der Bewegungsrichtungs-Detektionsaufgabe (517 ms RT, 98% TR) schneller aber genauso akkurat wie bei der Geschwindigkeits-Detektionsaufgabe (530 ms RT, 98% TR). Die RANOVA wies hochsignifikante Haupteffekte sowohl für die Reaktionszeiten ($F_{1,17} = 68.97$, $p < 0.0001$), als auch für die Trefferraten ($F_{1,17} = 13.85$, $p < 0.005$) für den Faktor Bewegungsrichtung auf. Ein signifikanter Haupteffekt wurde außerdem auch für die Reaktionszeiten ($F_{1,17} = 4.67$, $p < 0.05$) für den Faktor Geschwindigkeit gefunden sowie ein Interaktionseffekt für die Reaktionszeiten zwischen den Faktoren Geschwindigkeit und Bewegungsrichtung ($F_{1,17} = 40.19$, $p < 0.0001$).

5.3.2 EEG/MEG Ergebnisse

In Analogie zu Experiment 1 und 2 wurden auch hier die ereigniskorrelierten Potentiale (EKPs) sowie die ereigniskorrelierten Magnetfelder (EKMFs), die durch den Bewegungs-Standard-Stimulus („Langsame Geschwindigkeit - Bewegungsrichtung nach links“) hervorgeufen wurden, verglichen, während die Probanden ihre Aufmerksamkeit entweder auf die Geschwindigkeit oder auf die Richtung des sich zufällig bewegenden Punktmusters richteten.

Dieser Vergleich („attendierte Geschwindigkeit“ versus „attendierte Richtung“) zeigte signifikante Unterschiede im Zeitverlauf, in welchem das EKP zum „attendierte Richtung“-Stimulus signifikant positiver war, als wenn die Aufmerksamkeit auf den Geschwindigkeits-Stimulus gerichtet wurde [siehe Abb. 11 A]. Diese Effekte wurden über die Elektroden analysiert, über die der Unterschied zwischen den beiden Wellenformen maximal war [siehe Abb. 11 A, 12 A und B]. Diese waren die Cz, die C4 und die CP2 (über die nach der statistischen Analyse räumlich gemittelt wurde). Sukzessives statistisches Testen in 10 ms-Epochen nach Stimulusbeginn zeigte, dass der Unterschied zwischen den EKP-Wellenformen bei 280 ms anfang, signifikant zu werden [siehe Abb. 11 A, 12 A und B]. Darüber hinaus wurde ein signifikanter Unterschied zwischen den Wellenformen in einem Zeitbereich von 280-420 ms (Elektrode Cz/C4/CP2: $F_{1,17} = 12.17$, $p < 0.005$) herausgestellt [siehe Abb. 12 A und B]. In diesem Zeitbereich (280-420 ms) wurde eine topographische Feldverteilung des elektrischen Feldes mit einer okzipito-temporalen Positivität und eine große fronto-parietale Negativität beobachtet [siehe Abb. 12 C].

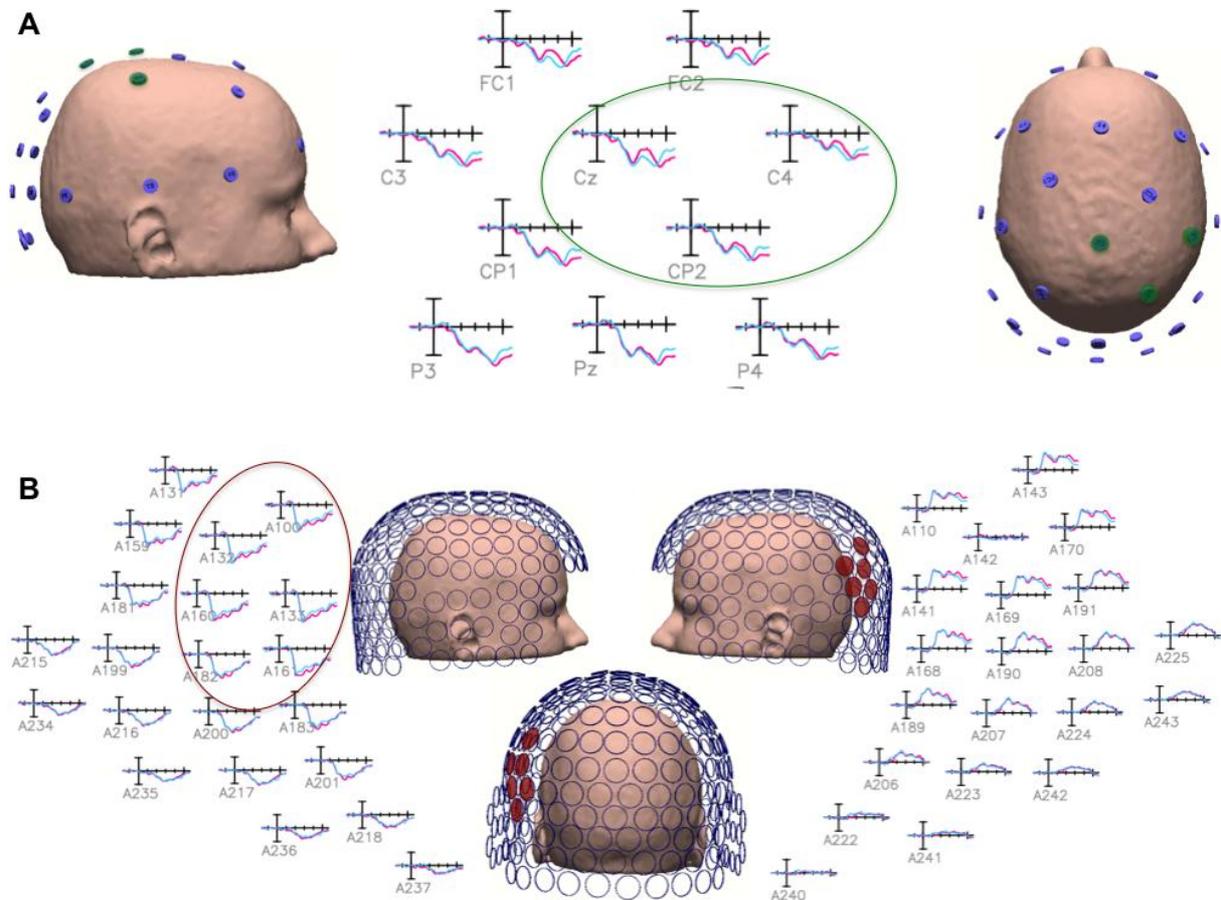


Abbildung 11. Dargestellt sind die EKP/EKMF-Wellenformen, die durch den sich bewegenden Stimulus unter zwei verschiedenen Aufmerksamkeitsbedingungen hervorgerufen („attendiere Geschwindigkeit“: rote Kurven, „attendiere Richtung“: blaue Kurven) und räumlich **(A)** über drei zentro-parietale Elektroden (Cz, C4, CP2) und **(B)** über sechs linke parietale Sensoren (A110, A132, A133, A160, A161, A182) gemittelt wurden. Die dargestellten EKPs/EKMFs wurden über alle Versuchspersonen gemittelt.

Im Vergleich dazu wiesen die EKMF-Wellenformen einen ähnlichen Unterschied über die Zeit auf, mit einer positiveren Wellenform für die „attendiere Richtung“ Aufgabe [siehe Abb. 11 B]. Da die Differenz zwischen den beiden EKMF-Wellenformen über die parietalen Sensoren maximal war, wurde nach der statistischen Analyse eine räumliche Mittelung über diese linken Maxima (A110, A132, A133, A160, A161, A182) vorgenommen. Der schrittweise Vergleich der EKMF-Amplituden der „attendiere Geschwindigkeit“- und der „attendiere Richtung“-Wellenformen in 10 ms-Epochen nach Stimulusbeginn zeigte, dass der Unterschied zwischen den EKMF-Antworten in dem Zeitbereich von 280-420 ms jedoch nicht signifikant wurde und wurde daher nicht weiter analysiert.

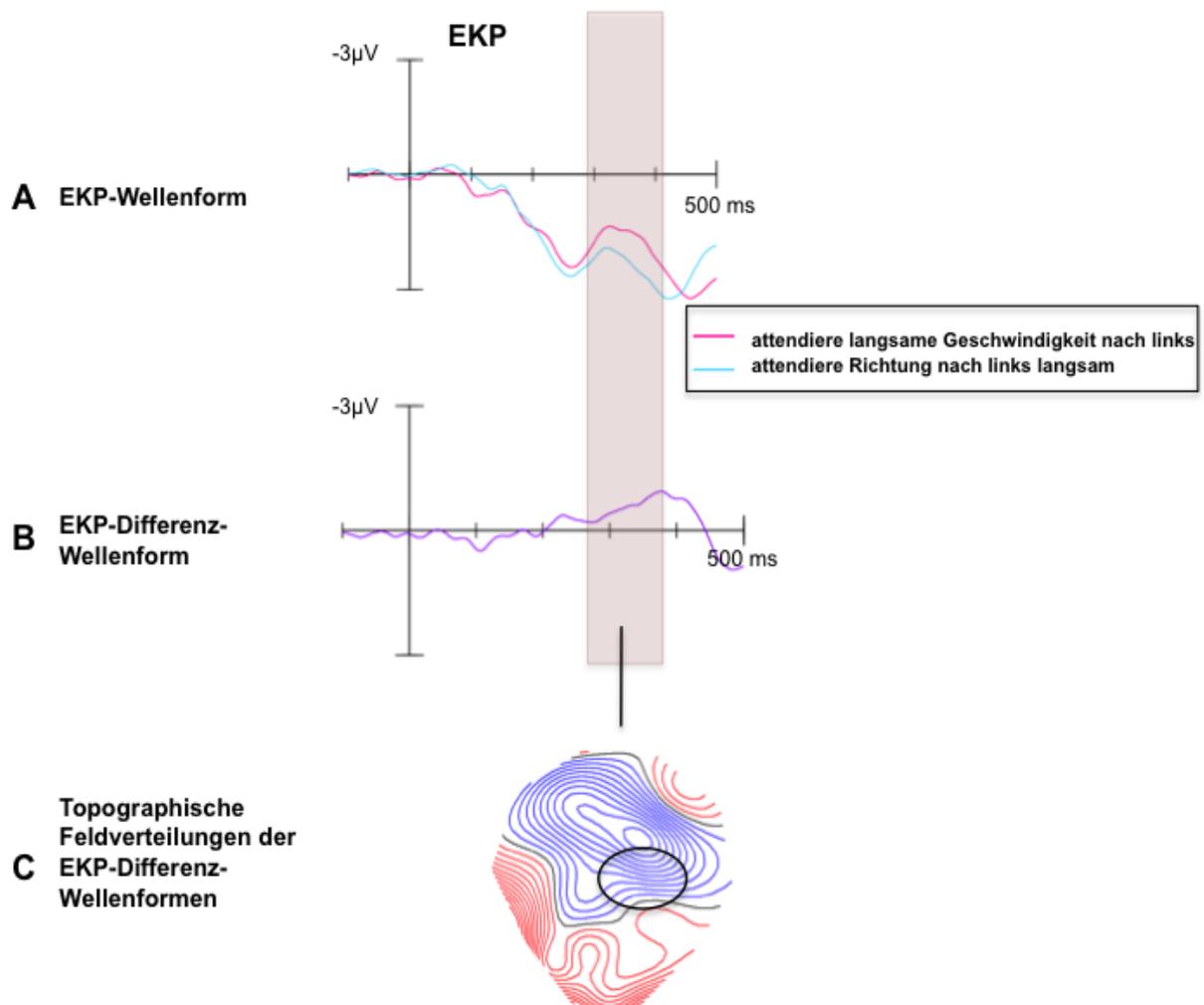


Abbildung 12. Dargestellt ist der Aufmerksamkeits-effekt auf die Verarbeitung der verschiedenen Bewegungs-Sub-Merkmale (Geschwindigkeit und Richtung). **(A)** Zeigt die EKP-Wellenform (gemittelt über alle Versuchspersonen), die durch den „Bewegung nach links – langsame Geschwindigkeit“-Stimulus (Standard) ausgelöst wurde, wenn Geschwindigkeit (rote Kurven) und wenn Richtung (blaue Kurven) attendiert wurde. Der schwarze Kreis in (C) veranschaulicht, welche Elektroden (mit dem größten Effekt) benutzt wurden. **(B)** Dargestellt ist die Differenz-Wellenform, die bestimmt wurde, indem die „attendierte Geschwindigkeit“-Wellenform von der „attendierte Richtung“-Wellenform (dargestellt in (A)) subtrahiert wurde. **(C)** Zeigt die topographischen Feldverteilungen der EKP-Differenz-Wellenform (dargestellt in (B)) im dargestellten Zeitbereich (280-420 ms).

5.4 Zusammenfassung

In Experiment 3 wurde der Einfluss der selektiven visuellen Aufmerksamkeit auf die Verarbeitung der beiden simpleren Bewegungs-Sub-Merkmale Geschwindigkeit und Richtung

mittels EEG/MEG untersucht. Die Ergebnisse dieses Experimentes zeigten, dass die EKP-Wellenformen der „attendierte Geschwindigkeit“- und der „attendierte Richtung“-Bedingung im frühen Zeitverlauf einen ähnlichen zeitlichen Kurvenverlauf besitzen. Darüber hinaus konnte ein signifikanter Unterschied zwischen den beiden EKP-Wellenformen im Zeitbereich 280-420ms beobachtet werden. Hierbei handelt es sich wahrscheinlich nicht um einen attentionalen Selektionseffekt, sondern vielmehr um einen sogenannten „task difficulty“-Effekt. Das bedeutet, dass die Geschwindigkeit der sich bewegenden Punkte schwerer zu detektieren ist als ihre Richtung. Dies spiegelt sich in den längeren Reaktionszeiten für die Diskriminierung der Geschwindigkeit verglichen mit der Diskriminierung der Richtung wieder. Ein weiteres Indiz ist die starke frontale Negativierung in der topographischen Feldverteilung der Differenz-EKP-Wellenform, welche möglicherweise auf eine gesteigerte Aktivität frontaler Regionen infolge des „task difficulty“ hinweist. Zusammengefasst unterscheiden sich die Ergebnisse des 3. Experimentes von denen des 1. und 2. Experimentes. In den ersten beiden Experimenten konnten unterschiedliche raum-zeitliche neuronale Korrelate aufmerksamkeitsbezogener Selektionsprozesse einfacher und komplexer Bewegungs-Sub-Merkmale beobachtet werden. In diesem 3. Experiment konnte zwar gezeigt werden, dass das Timing der attentionalen Selektion der beiden simpleren Bewegungs-Sub-Merkmale Geschwindigkeit und Richtung im frühen Zeitbereich ähnlich ist, jedoch wurde im späten Zeitbereich ein „task difficulty“-Effekt beobachtet.

6 Allgemeine Diskussion

Die Ergebnisse der 3 Experimente werden im Folgenden in separaten Abschnitten (je einer pro Experiment) diskutiert und abschließend zusammengefasst.

6.1 Distinkte neuronale Korrelate des Attendierens der Geschwindigkeit und der Kohärenz eines Bewegungsstimulus

Das Ziel des ersten Experimentes war die Untersuchung des Einflusses attentionaler Selektion auf die Verarbeitung der zwei unterschiedlichen Bewegungs-Sub-Merkmale Geschwindigkeit und Kohärenz. Dafür wurden hämodynamische fMRT-Aufnahmen mit EKP- und EKMF-Aufzeichnungen kombiniert, um sowohl die neuronalen Korrelate, als auch den genauen Zeitverlauf merkmalsselektiver Verarbeitungsprozesse messen zu können. Dafür wurden die Geschwindigkeit (schnell oder langsam) sowie die Kohärenz (hoch oder niedrig) eines sich pseudo-zufällig bewegenden Punktmusters unter zwei verschiedenen Aufmerksamkeitsbedingungen (attendierte Geschwindigkeit oder attendierte Kohärenz) manipuliert. Auf diese Weise war es möglich, Aktivierungen, die durch den exakt gleichen physikalischen Stimulus in Abhängigkeit des attendierten Bewegungs-Sub-Merkmals (Geschwindigkeit oder Kohärenz) hervorgerufen wurden, zu vergleichen. Die Verhaltensdaten der fMRT- und EEG/MEG-Untersuchungen zeigten, dass die Probanden schneller und akkurater waren, wenn sie auf die Geschwindigkeit (579 ms RT, 86 % TR) achten sollten, als wenn sie auf die Kohärenzen (701 ms RT, 65 % TR) reagieren sollten (Targets waren die schnellen Geschwindigkeiten und die hohen Kohärenzen). Diese Ergebnisse lassen darauf schließen, dass die Diskriminierung der Kohärenz eines Bewegungsstimulus schwieriger ist als die der Geschwindigkeit. Wurde die Aufmerksamkeit auf das einfache Bewegungs-Sub-Merkmal Geschwindigkeit gerichtet, verstärkten sich die hämodynamischen Antworten hauptsächlich in den dorsalen visuellen Arealen V3, V3A und im IPL sowie in den DMN Regionen. Wurde hingegen das komplexere Bewegungs-Sub-Merkmal Kohärenz attendiert, erhöhte sich die neuronale Aktivität in den parietalen Arealen des fIPS und des SPL sowie im FG. Die parallele Aufzeichnung der EEG- und MEG-Antworten zeigte signifikante Unterschiede in den EKP/EKMF-Wellenformen in zwei verschiedenen Zeitbereichen (240-290 ms und 320-370 ms). Die geschätzten Quellen dieser aufmerksamkeitsbezogenen EKP- und EKMF-Wellenformen wurden für den früheren Zeitraum im posterioren lateralen okzipitalen, medialen okzipitalen und superioren parietalen Kortex und für den späteren Zeitraum im inferioren parietalen Kortex lokalisiert. Diese Quellen neuronaler Aktivität entsprachen räumlich den hämodynamischen Antworten des fMRT. Die Ergebnisse stimmen mit der Idee überein, dass

die attentionale Selektion des simplen Bewegungs-Sub-Merkmals Geschwindigkeit früher (240-290 ms), in hierarchisch niedrigen visuellen Arealen (V3, V3A, IPL) stattfindet, während die Selektion basierend auf komplexeren Bewegungs-Sub-Merkmalen wie der Kohärenz zeitaufwendiger ist und somit später (320-370 ms), in hierarchisch höheren visuellen parietalen Arealen (fIPS, SPL) erfolgt.

In einer ersten Analyse der fMRT-Daten wurde eine „effects of interest“ Gruppenanalyse durchgeführt, in der alle sich bewegenden Stimuli gegen alle stationären Trials kontrastiert wurden. Diese Analyse zeigte die neuronalen Korrelate der Bewegungswahrnehmung sowie die der motorischen Aufgabenausführung, welche mit früheren Studien übereinstimmen (Corbetta and Shulman, 2002; Kastner and Ungerleider, 2000; Liu et al., 2003; Maunsell and Treue, 2006; Stoppel et al., 2007; Stoppel et al., 2011; Sunaert et al., 1999; Yantis and Serences, 2003). Hämodynamische, durch Bewegungen hervorgerufene Antworten wurden sowohl im primären als auch im sekundären visuellen Kortex (LG, FG, hMT), in parietalen Arealen (fIPS, SPL, IPL) sowie im linken Motorkortex und in frontalen Regionen (medialer frontaler Gyrus, IFG, präzentraler Gyrus) beobachtet [siehe Abb. 2 A].

Da der Einfluss der aufmerksamkeitsbezogenen Selektion auf die Verarbeitung des einfachen Bewegungs-Sub-Merkmals Geschwindigkeit versus des komplexen Kohärenz untersucht werden sollte, wurden die physiologischen Antworten auf einen Standard-Stimulus analysiert, der aus sich langsam und niedrig kohärent bewegenden Punkten bestand. Bei diesem Standard-Stimulus handelte es sich immer um einen identischen physikalischen Stimulus, der beide Merkmale Geschwindigkeit und Kohärenz besaß und auf den niemals geantwortet werden musste. Auf diese Weise war es möglich, neuronale Aktivierungen, ohne sensorische oder motorische Konfundierungen, in Abhängigkeit des jeweils attendierten Bewegungs-Sub-Merkmals (Geschwindigkeit oder Kohärenz), zu vergleichen. Wenn Aufmerksamkeit auf das Merkmal „Geschwindigkeit versus Kohärenz“ des sich bewegenden Stimulus gerichtet wurde, so konnte erhöhte neuronale Aktivität im Areal V3, dem dorsalen visuellen Areal V3A und im IPL beobachtet werden [siehe Abb. 2 B]. Diese Areale sind dafür bekannt, auf die Verarbeitung von Bewegungen spezialisiert zu sein (Corbetta et al., 1990; Goebel et al., 1998; Orban et al., 2004; Sunaert et al., 1999; Tootell et al., 1997). In Übereinstimmung mit den Verhaltensdaten, die zeigten, dass die Probanden schneller und akkurater beim Detektieren der Targets (schnelle Geschwindigkeiten, hohe Kohärenzen) während der Geschwindigkeits-Aufgabe als während des Kohärenz-Tasks waren, wurden zusätzlich erhöhte hämodynamische Aktivierungen in Regionen des „Default Mode Netzwerkes“ (DMN), wie z. B. dem PCC/Precuneus und dem MPFC beobachtet [siehe Abb. 2 B]. Schon zuvor wurde beschrieben, dass diese Regionen während einfacher visueller Verarbeitungsaufgaben im Vergleich zu schwierigeren visuellen Aufgaben aktiv sind (Greicius et al., 2003; Singh and Fawcett, 2008).

Im Gegensatz dazu wurden signifikante hämodynamische Aktivitäten in den parietalen Regionen des fIPS und des SPL gefunden, wenn „Kohärenz versus Geschwindigkeit“ attendiert wurde [siehe Abb. 2 C]. Diese höheren parietalen Areale sind auf die Verarbeitung komplexer Bewegungsstimuli spezialisiert. Die Verarbeitung dieser komplexen Bewegungsstimuli (wie Kohärenz) erfordert die Integration verschiedener Bewegungskomponenten (verschiedener neuronaler Antworten mit unterschiedlich bevorzugten Richtungen und Geschwindigkeiten) in höheren visuellen Regionen (Orban et al., 2004; Peuskens et al., 2004; Sunaert et al., 1999; Vanduffel et al., 2002a).

In Analogie zur fMRT zeigte derselbe Vergleich („attendierte Geschwindigkeit versus attendierte Kohärenz“) in den ereigniskorrelierten Potentialen (EKPs) sowie in den magnetischen Feldern (EKMFs) signifikante Unterschiede in zwei verschiedenen Zeitbereichen [siehe Abb. 4 A].

Demnach erfolgte die attentionale Selektion des einfachen Bewegungs-Submerkmals Geschwindigkeit in dem früheren Zeitbereich von 240-290 ms über dem okzipitalen Skalp [siehe Abb. 4 A, B und C]. Die Quellen dieser EKP/EKMF-Modulationen in diesem früheren Zeitbereich wurden im posterioren lateralen okzipitalen, medialen okzipitalen und superioren parietalen Kortex lokalisiert [siehe Abb. 4 D], welche im Allgemeinen mit den hämodynamischen Aktivierungen, hervorgerufen durch den „attendierte Geschwindigkeit versus attendierte Kohärenz“-Kontrast, in den niedrigeren visuellen Arealen V3 und V3A sowie im parietalen Areal IPL [siehe Abb. 2 B und 5] räumlich koinzident sind. Die Positionen geschätzter Quellen im posterioren lateralen Kortex stimmen zudem räumlich mit dem visuellen Areal hMT überein, welches während des „alle Bedingungen gegen null“ (alle Bewegungstrials gegen alle stationären Trials) fMRT-Kontrastes der „effects of interest“ Gruppenanalyse aktiviert wurde, nicht aber während des „Geschwindigkeit versus Kohärenz“-Kontrastes der ANOVA Gruppenanalyse. Für diese Unterschiede zwischen den elektrophysiologischen und hämodynamischen bildgebenden Verfahren kann es mehrere Gründe geben. Zum einen unterschieden sich die experimentellen Designs der fMRT- und EEG/MEG-Messung hinsichtlich ihrer physikalischen Stimulus-Parameter, sprich in der Länge des gewählten ISI. Das heißt, dass die Inter-Stimulus-Intervalle für die fMRT so gewählt wurde, dass sie die Dekonvolution der HRF (BOLD-Antwort) erlaubten, während bei der EEG/MEG darauf geachtet werden musste, dass die ISI randomisiert (gejittert) wurden (damit sich die Reizantworten nicht überlagerten). Zum anderen werden bei der fMRT und der EEG/MEG nicht die gleichen physiologischen Hirnprozesse gemessen. Während die EEG/MEG die elektro-magnetische Aktivität des Gehirns misst (PSPs), werden bei der fMRT hämodynamische Veränderungen im Gehirn (durch den BOLD-Effekt) gemessen. Der wahrscheinlichste Grund jedoch ist wohl der, dass die Erhöhung hämodynamischer Aktivität

(BOLD-Antwort) für den „Geschwindigkeit versus Kohärenz“-Kontrast in hMT nicht stark genug war, um detektiert werden zu können.

Folglich spiegelt der spätere Zeitbereich, in dem Modulationen der EKPs/EKMFs beobachtet wurden (320-370 ms), den Aufmerksamkeitseffekt in Bezug auf das Bewegungs-Sub-Merkmal Kohärenz wieder [siehe Abb. 4 A]. Dies stimmt zudem mit den späteren behavioralen Antworten während des Kohärenz-Diskriminierungstasks überein. Die geschätzten Aktivitäten in diesem Zeitbereich wurden im inferioren parietalen Kortex lokalisiert [siehe Abb. 4 D], welche mit den hämodynamischen Aktivierungen, die für den selben fMRT-Kontrast in den höheren parietalen Regionen des fIPS und des SPL beobachtet wurden, korrespondieren [siehe Abb. 2 C]. Dies stimmt mit früheren Studien überein, die gezeigt haben, dass höhere visuelle, okzipito-parietale Areale an der Verarbeitung komplexer visueller Stimuli beteiligt sind (Orban et al., 2004; Peuskens et al., 2004; Sunaert et al., 1999; Vanduffel et al., 2002a).

Zusammenfassend lassen die Ergebnisse des vorliegenden, kombinierten fMRT- und EEG/MEG-Experimentes darauf schließen, dass Aktivität in hierarchisch niedrigen visuellen Regionen sowie in höheren parietalen Arealen selektiv, durch Aufmerksamkeitszuwendung auf verschiedene Bewegungs-Sub-Merkmale, wie Geschwindigkeit und Kohärenz, moduliert werden kann. Das Attendieren des einfachen Bewegungs-Sub-Merkmals Geschwindigkeit verstärkt neuronale Aktivitäten in den frühen visuellen Arealen V3 und V3A, sowie im IPL. Aufmerksamkeit auf das komplexere Bewegungs-Sub-Merkmal Kohärenz erhöht die Verarbeitung in den hierarchisch höheren parietalen Arealen des fIPS und des SPL. Diese Ergebnisse stimmen mit den Verhaltensdaten überein, die zeigen, dass die Diskriminierung der Kohärenz schwieriger ist als die der Geschwindigkeit. Die Verarbeitung komplexer Bewegungs-Sub-Merkmale, wie die Kohärenz eines sich bewegenden Stimulus, erfordert die Integration verschiedener Bewegungskomponenten in höheren Arealen (Orban et al., 2004; Peuskens et al., 2004; Sunaert et al., 1999; Vanduffel et al., 2002a). Es erscheint also sinnvoll anzunehmen, dass die attentionale Selektion von Kohärenz zeitlich später passiert (320-370 ms).

Das gegenwärtige Experiment besitzt jedoch eine bedeutende Einschränkung: basierend auf Daten aus Pilotversuchen wurden die Geschwindigkeits- und Kohärenz-Tasks in Bezug auf ihren Schwierigkeitsgrad nicht angeglichen. Wie vermutet, war das Detektieren des Targets einfacher, wenn die Aufmerksamkeit auf die Geschwindigkeit gerichtet wurde (Targets waren die schnellen Bewegungen), als wenn sie auf die Kohärenz gerichtet wurde (Targets waren die hohen Kohärenzen), was sehr gut in der zeitlichen Trennung der beiden Aufmerksamkeitseffekte (Aufmerksamkeit in Bezug auf die Geschwindigkeit beginnt früh, Aufmerksamkeit in Bezug auf die Kohärenz später) reflektiert wurde. Diese Ergebnisse erfüllten somit die Prognosen und ermöglichten es, Schätzungen der Aktivität während der

Quellenanalyse vorzunehmen. Jedoch war ein Rückschluss auf das Timing der Effekte eingeschränkt.

Dennoch sprechen die gegenwärtigen Ergebnisse dafür, dass die attentionale Selektion der Bewegungs-Sub-Merkmale wie Geschwindigkeit und Kohärenz die neuronale Verarbeitung in den hierarchisch niedrigsten Regionen moduliert, in denen die aufgabenkritische Diskriminierung erfolgen kann.

6.2 Distinkte neuronale Korrelate des Attendierens der Richtung und der Kohärenz eines Bewegungsstimulus

Aufbauend auf dem ersten Experiment dieser Dissertationsschrift wurde nun in Experiment 2 der Einfluss selektiver, visueller merkmalsbasierter Aufmerksamkeit auf die Prozessierung des simpleren Bewegungs-Sub-Merkmals Richtung versus des komplexeren Bewegungs-Sub-Merkmals Kohärenz untersucht. Dafür wurden auch hier Methoden mit hoher räumlicher (fMRT) und zeitlicher (EEG/MEG) Auflösung kombiniert. In einem mit Experiment 1 identischen Punktmusters wurden sowohl die Richtung (nach oben oder nach unten) als auch die Kohärenz (50% oder 80%) der sich bewegenden Punkte unter den zwei verschiedenen Aufmerksamkeitsbedingungen „attendierte Richtung“ oder „attendierte Kohärenz“ manipuliert. Dadurch war es möglich, die Aktivierungen, die durch den gleichen physikalischen Stimulus ausgelöst wurden, in Abhängigkeit des zu attendierenden Bewegungs-Sub-Merkmals Richtung oder Kohärenz zu vergleichen. Wurde das einfachere Bewegungs-Sub-Merkmal Richtung attendiert, so erhöhte sich die neuronale Aktivität hauptsächlich in fronto-parietalen Arealen wie dem IPL und den DMN Regionen. Wurde hingegen die Aufmerksamkeit auf das komplexere Bewegungs-Sub-Merkmal Kohärenz gerichtet, so verstärkten sich die hämodynamischen Antworten in den parietalen Arealen des fIPS und des SPL sowie im dorsalen visuellen Areal hMT und in den ventralen Arealen LG und FG. Die parallele Aufzeichnung der EEG- und MEG-Antworten zeigte signifikante Unterschiede in den EKP/EKMF-Wellenformen in zwei verschiedenen Zeitbereichen (290-340ms und 390-440ms). Da diese temporalen Ergebnisse (früher und später Zeitbereich) sowie die topographischen Feldverteilungen denen des 1. Experimentes ähneln, kann davon ausgegangen werden, dass es sich bei dem frühen Effekt um die attentionale Selektion des einfachen Bewegungs-Sub-Merkmals Richtung handelt und bei dem späteren um einen kohärenzbedingten Aufmerksamkeitseffekt. Weitere Evidenzen liefern zum einen die hämodynamischen Antworten, die denen des 1. Experimentes entsprechen (Aktivierungen niedriger gelegener Areale bei attentionaler Selektion des simpleren Bewegungs-Sub-Merkmals Richtung und höherer parietaler Areale bei attentionaler Selektion des komplexeren Kohärenz) und zum anderen die behavioralen Ergebnisse, die zeigen, dass die Diskrimi-

nierung der Kohärenz schwieriger ist und daher länger dauert als die der Richtung. Aufgrund dieser Ergebnisse konnte auf eine Quellenanalyse in den beiden unterschiedlichen Zeitbereichen (290-340 ms und 390-440 ms) verzichtet werden, da angenommen werden konnte, dass es sich um die gleichen aufmerksamkeitsbedingten Selektionseffekte (früher und später Effekt) in Bezug auf die Verarbeitung eines simplen (Richtung) und eines komplexen (Kohärenz) Bewegungs-Sub-Merkmals handelt und die geschätzten Quellen somit räumlich denen entsprechen würden, die auch in Experiment 1 gefunden wurden. Wichtig zu erwähnen ist jedoch, dass der Aufmerksamkeitseffekt in Bezug auf das einfachere Bewegungs-Sub-Merkmal Richtung zeitlich um ca. 50 ms verzögert ist, im Vergleich zum Aufmerksamkeitseffekt bezüglich des einfachen Bewegungs-Sub-Merkmals Geschwindigkeit in Experiment 1 (dies gilt auch für den späteren Kohärenzeffekt), ansonsten aber beide Effekte identisch sind. Diese Ergebnisse, die distinkten neuronalen Korrelate für die verschiedenen Aufmerksamkeitsbedingungen „attendierte Richtung“ bzw. „attendierte Kohärenz“ sowie der frühe und der späte zeitliche Effekt, stimmen mit der Idee überein, dass die attentionale Selektion des simplen Bewegungs-Sub-Merkmals Richtung früher (290-340 ms), in niedrigeren Arealen stattfindet, während die Selektion basierend auf komplexeren Bewegungs-Sub-Merkmalen, wie Kohärenz, zeitaufwendiger ist und somit später (390-440 ms), in höheren visuellen parietalen Arealen (fIPS, SPL) erfolgt, wie auch schon in Experiment 1 gezeigt werden konnte.

In einer ersten Analyse der fMRT-Daten wurde eine „effects of interest“ Gruppenanalyse durchgeführt, in der alle sich bewegenden Stimuli gegen alle stationären Trials kontrastiert wurden. Diese Analyse zeigte, wie schon Experiment 1, die neuronalen Korrelate der Bewegungswahrnehmung sowie die der Aufgabenausführung, welche mit früheren Studien übereinstimmen (Corbetta and Shulman, 2002; Kastner and Ungerleider, 2000; Liu et al., 2003; Maunsell and Treue, 2006; Stoppel et al., 2007; Stoppel et al., 2011; Sunaert et al., 1999; Yantis and Serences, 2003). Hämodynamische, durch Bewegungen hervorgerufene Antworten wurden sowohl im primären als auch im sekundären visuellen Kortex (LG, FG, hMT), in parietalen Arealen (fIPS, SPL, IPL) sowie im linken Motorkortex und in frontalen Regionen (mediale frontale Gyrus, IFG, präzentraler Gyrus) beobachtet [siehe Abb. 7 A].

Da aber die attentionale Selektion des einfachen Bewegungs-Sub-Merkmals Richtung versus des komplexen Kohärenz von Interesse war, wurden die physiologischen Antworten auf einen Standard-Stimulus (Bewegungsrichtung nach oben - geringe Kohärenz), in Abhängigkeit des zu attendierenden Bewegungs-Sub-Merkmals (Richtung oder Kohärenz), analysiert. Auf diese Weise wurden Aktivierungen verglichen, die durch einen exakt gleichen physikalischen Stimulus ausgelöst wurden, auf den niemals geantwortet werden musste. So konnten jegliche sensorische oder motorische Konfundierungen der neuronalen Antwort eliminiert werden. Wenn Aufmerksamkeit auf das Merkmal „Richtung versus Kohärenz“ des sich bewegenden Stimulus gerichtet wurde, so wurde erhöhte neuronale Aktivität in den

fronto-parietalen Arealen des DMN und des IPL beobachtet [siehe Abb. 7 B]. IPL ist dafür bekannt, auf die Verarbeitung von Bewegungen spezialisiert zu sein (Corbetta et al., 1990; Goebel et al., 1998; Orban et al., 2004; Sunaert et al., 1999; Tootell et al., 1997). In Übereinstimmung mit den Verhaltensdaten, die zeigten, dass die Probanden schneller und akkurater beim Detektieren der Targets (Bewegungsrichtung nach unten, hohe Kohärenzen) während der Richtungs-Aufgabe als während des Kohärenz-Tasks waren, wurden zusätzlich erhöhte hämodynamische Aktivierungen in Regionen des „Default Mode Netzwerkes“ (DMN), wie z. B. dem PCC/Precuneus und dem MPFC beobachtet [siehe Abb. 7 B]. Schon zuvor wurde beschrieben, dass diese Regionen während einfacher visueller Verarbeitungsaufgaben im Vergleich zu schwierigeren aktiv sind (Greicius et al., 2003; Singh and Fawcett, 2008).

Im Gegensatz dazu wurden signifikante hämodynamische Aktivitäten in den parietalen Regionen fIPS und SPL gefunden, wenn „Kohärenz versus Richtung“ attendiert wurde [siehe Abb. 7 C]. Diese höheren parietalen Areale sind auf die Verarbeitung komplexer Bewegungsstimuli spezialisiert, welche die Integration verschiedener Bewegungskomponenten erfordert (Orban et al., 2004; Peuskens et al., 2004; Sunaert et al., 1999; Vanduffel et al., 2002a).

In Analogie zur fMRT zeigte derselbe Vergleich („attendierte Richtung versus attendierte Kohärenz“) in den ereigniskorrelierten Potentialen (EKPs) sowie in den magnetischen Feldern (EKMFs) signifikante Unterschiede in zwei Zeitbereichen [siehe Abb. 9 A].

Da der Richtungs-Task leichter und die Reaktionszeiten schneller waren, kann angenommen werden, dass die attentionale Selektion des einfachen Bewegungs-Sub-Merkmals Richtung in dem früheren Zeitbereich von 290-340 ms erfolgte [siehe Abb. 4 A, B und C]. Folglich spiegelt der spätere Zeitbereich, in dem Modulationen der EKPs/EKMFs beobachtet wurden (390-440 ms), den Aufmerksamkeitseffekt in Bezug auf das Sub-Merkmal Kohärenz wieder [siehe Abb. 9 A]. Dies stimmt zudem mit den späteren behavioralen Antworten während des Kohärenz-Diskriminierungstasks überein. Da die einfachen Bewegungs-Sub-Merkmale wie Richtung und Geschwindigkeit schon auf Einzelneuronenebene bewegungssensitiver Neurone verarbeitet werden, die eine bevorzugte Richtung und Geschwindigkeit besitzen, würden die geschätzten Aktivitäten für den „Richtungs-Effekt“ in diesem frühen Zeitbereich lokal denen des „Geschwindigkeits-Effektes“ in Experiment 1 entsprechen. Dies trifft auch für den späteren „Kohärenz-Effekt“ zu, der in beiden Experimenten (1 und 2) identisch ist, wie nicht zuletzt die Verhaltens- sowie EEG/MEG- und fMRT-Daten beider Experimente beweisen, sodass zu vermuten ist, dass die Quellen neuronaler Aktivität der attentionalen Selektion der Kohärenz mit denen des ersten Experimentes übereinstimmen.

Darüber hinaus ist zu erwähnen, dass der Aufmerksamkeitseffekt in Bezug auf die Richtung zeitlich um ca. 50 ms zu denen der Geschwindigkeit verzögert ist. Wie bereits erwähnt, sind schon Einzelneuronen auf Geschwindigkeiten und Richtungen getunt. Auf-

grund der Anordnung ihrer rezeptiven Felder (nebeneinander) können sie optimal und sehr selektiv auf eine bestimmte Bewegungsrichtung reagieren (am empfindlichsten, wenn die Richtung der Bewegung genau parallel zur Ausrichtung des rezeptiven Feldes ist). Bei geringen Abweichungen von dieser bevorzugten Richtung hingegen nimmt die Reaktion (Feuerrate) der Neurone stark ab. Ist ein Neuron auf eine bestimmte Richtung, z. B. auf eine Bewegung nach oben, spezialisiert, so wird es für diese maximal feuern (boosten). Bei einer Bewegungsrichtung nach unten hingegen würde es nicht mehr feuern, sondern gehemmt (supprimiert) werden (siehe Kapitel 1.3.3. „Feature similarity gain“-Modell (Treue and Martinez Trujillo, 1999; Treue and Maunsell, 1996, 1999)). Diese Neurone reagieren jedoch nicht so empfindlich auf die Geschwindigkeit, das heißt, dass bei geringen Abweichungen von der bevorzugten Geschwindigkeit eines Neuron, dieses immer noch ähnlich stark feuert. Dies bedeutet, dass Neurone selektiver für die Richtung getunt sind im Vergleich zur Geschwindigkeit und kann zum Beispiel ein Grund dafür sein, dass der zeitliche Effekt für die Richtung um 50ms verzögert ist, verglichen mit der Geschwindigkeit.

Des Weiteren wurde in Bezug auf die attentionale Selektion des einfachen Bewegungs-Sub-Merkmals Richtung eine hämodynamische Aktivierung im dorsalen visuellen bewegungssensitiven Areal hMT erwartet, wie schon frühere Studien gezeigt hatten (Chawla et al., 1999a; Corbetta et al., 1990, 1991; Culham et al., 2001a; Heeger et al., 1999; O'Craven et al., 1997; Saenz et al., 2002; Schoenfeld et al., 2007; Stoppel et al., 2011; Tootell et al., 1995; Watson et al., 1993). Das Attendieren einer Richtung eines Bewegungsstimulus erhöht die Feuerrate derer Neurone im visuellen Areal MT, die auf diese Richtung getunt sind (Treue and Maunsell, 1999). Dies konnte auch auf Populationsebene mit Hilfe des fMRT gezeigt werden (Stoppel et al., 2011). Dennoch konnte eine solche neuronale Aktivierung in hMT für den „Richtung versus Kohärenz“-Kontrast [siehe Abb. 7 B] nicht beobachtet werden. Dafür kann es, wie in 6.1 beschrieben, mehrere Gründe geben. Zum einen unterschieden sich die experimentellen Designs der fMRT- und EEG/MEG-Messung hinsichtlich des gewählten ISI, zum anderen werden bei der fMRT und der EEG/MEG unterschiedliche physiologischen Hirnprozesse gemessen. Ein weiterer Grund könnte sein, dass die Erhöhung hämodynamischer Aktivität (BOLD-Antwort) für diesen Kontrast in hMT nicht stark genug war, um detektiert werden zu können bzw. der Threshold für hMT zu hoch war.

Zusammenfassend lassen die Ergebnisse dieses kombinierten fMRT- und EEG/MEG-Experimentes darauf schließen, dass niedrigere visuelle Regionen und höhere parietale Areale selektiv, durch Aufmerksamkeitszuwendung auf verschiedene Bewegungs-Sub-Merkmale wie Richtung und Kohärenz, moduliert werden können. Das Attendieren des einfachen Bewegungs-Sub-Merkmals Richtung verstärkt neuronale Aktivität in den Arealen des DMN und im IPL. Aufmerksamkeit auf das komplexere Bewegungsmerkmal Kohärenz erhöht die Verarbeitung in den höheren parietalen Arealen des FIPs und des SPL. Diese

Ergebnisse stimmen mit den Verhaltensdaten überein, die darauf hinweisen, dass die Diskriminierung der Kohärenz schwieriger ist (609 ms RT, 75 % TR), als die der Richtung (510 ms RT, 83 % TR). Die Verarbeitung komplexer Bewegungsmerkmale, wie die Kohärenz, eines sich bewegenden Stimulus erfordert die Integration verschiedener neuronaler Antworten (mit unterschiedlich bevorzugten Richtungen und Geschwindigkeiten) in höheren Arealen (Orban et al., 2004; Peuskens et al., 2004; Sunaert et al., 1999; Vanduffel et al., 2002a) und ist daher zeitintensiver, d.h. die attentionale Selektion von Kohärenz passiert später (390-440 ms), während die Verarbeitung simpler Bewegungs-Sub-Merkmale wie die Richtung schon auf Einzelneuronenlevel und daher zeitlich eher (290-340 ms) stattfinden kann.

Die gegenwärtigen Ergebnisse bekräftigen die Resultate aus Experiment 1 und sprechen dafür, dass die attentionale Selektion der Bewegungs-Sub-Merkmale wie Richtung, Geschwindigkeit und Kohärenz, die neuronale Verarbeitung in den hierarchisch niedrigsten Regionen moduliert, in denen die aufgabenrelevante Diskriminierung erfolgen kann.

6.3 Timing der attentionalen Selektion der Geschwindigkeit und der Richtung eines Bewegungsstimulus

Anknüpfend an das erste und zweite Experiment dieser Dissertation wurde nun in Experiment 3 mittels ereigniskorrelierter Elektro- und Magnetenzephalographie der Einfluss attentionaler visueller Selektion auf die zeitliche Verarbeitung der beiden einfachen Bewegungs-Sub-Merkmale Geschwindigkeit und Richtung untersucht. Betrachtet man die EKP-Wellenformen der „attendiere Geschwindigkeit“- und der „attendiere Richtung“-Bedingung, so wird deutlich, dass beide einen ähnlichen Kurvenverlauf im frühen Zeitbereich besitzen. Diese Ergebnisse stehen in Einklang mit früheren Studien, die zeigten, dass sowohl die Geschwindigkeit als auch die Richtung schon auf Einzelneuronenebene bewegungssensitiver Neurone mit bevorzugter Richtung und Geschwindigkeit prozessiert werden können (Buchel et al., 1998; Stoppel et al., 2011; Sunaert et al., 1999, 2000; Tootell et al., 1997; Treue and Maunsell, 1999).

Darüber hinaus konnte ein signifikanter Unterschied in den EKP-Wellenformen im Zeitbereich von 280-420 ms beobachtet werden. Hierbei scheint es sich aber nicht, wie in Experiment 1 und 2, um einen klassischen Aufmerksamkeitseffekt, sondern eher um einen „task difficulty“-Effekt zu handeln, da die Geschwindigkeit der sich bewegenden Punkte schwieriger zu detektieren ist als ihre Richtung. Dies spiegelt sich in den längeren Reaktionszeiten für die Diskriminierung der Geschwindigkeit (530 ms) im Vergleich zur Diskriminierung der Richtung (517 ms) wieder. Ein weiterer Hinweis ist die starke frontale Negativierung in der topographischen Feldverteilung der Differenz-EKP-Wellenform, welche auf Aktivierungen in frontalen Strukturen infolge der „task difficulty“ hinweist [siehe Abb. 12 A-C]. Die Stei-

gerung der „task difficulty“ erhöht auch zwangsläufig die Aufmerksamkeit. Trotzdem konnten schon frühere Studien zeigen, dass eine Erhöhung der Schwierigkeit eines Tasks (z. B. die Geschwindigkeits-Diskriminierung) zwar die Aktivität in präfrontalen attentionalen Kontrollstrukturen, wie dem ACC, SFG und IFG, linear steigerte (Culham et al., 2001b; Jovicich et al., 2001; Stoppel et al., 2011; Sunaert et al., 2000) aber so gut wie keinen Effekt auf die visuellen Arealen zeigte. Diese Ergebnisse stimmen sehr gut mit den Daten dieses dritten Experimentes überein.

Die starke frontale Negativierung, die in den EEG-Daten beobachtet wurde, ist demnach vermutlich auf inhibitorische und exzitatorische Einflüsse frontaler Kortexregionen auf sensorische Eingänge zurückzuführen, was bereits in verschiedenen EKP-Studien gezeigt werden konnte (Knight et al., 1999). Zur Handlungsüberwachung/-durchführung zählen zum einen Prozesse, die mit der Handlung einhergehen (Fehlerdetektion sowie Verarbeitung externer Rückmeldungen über die Handlung), und zum anderen Prozesse, die vor und während der Handlung ablaufen und bei der Vermeidung möglicher Fehler helfen (Fehlerüberwachung und Konflikt-Monitoring), wie z. B. die Überwachung von Entscheidungs- und Handlungskonflikten („response competition/response conflict“) (Gruber and Goschke, 2004; Rushworth et al., 2004; Ullsperger and von Cramon, 2001).

Im Gegensatz zu den EEG-Daten zeigte der Vergleich der EKMF-Amplituden der MEG-Daten hingegen keinen signifikanten Unterschied im relevanten Zeitbereich von 280-420ms, was mit der Lage der frontalen Strukturen und damit der radialen Orientierung möglicher Quellen zusammenhängen könnte. Radiale Quellen können vom EEG detektiert werden, jedoch nicht vom MEG, da diese nur tangentielle Stromdipole (parallel zur Kortexoberfläche orientierter Stromfluss) messen kann. Aus diesem Grund wurden für die MEG-Daten keine weiteren Analysen vorgenommen.

Zusammenfassend lassen die Ergebnisse dieses EEG/MEG-Experimentes darauf schließen, dass die attentionale Selektion der beiden simpleren Bewegungs-Sub-Merkmale Geschwindigkeit und Richtung einen ähnlichen zeitlichen Verlauf besitzt, da schon beide früh auf Einzelneuronenebene verarbeitet werden können (siehe auch Experiment 1 und 2). Hingegen wurde im späteren Zeitbereich ein „task difficulty“-Effekt detektiert, der darauf hinweist, dass die Diskriminierung des Bewegungs-Sub-Merkmals Geschwindigkeit schwieriger ist als die der Richtung und daher eine Aktivierung frontaler Areale erfordert.

Die vorliegenden Ergebnisse unterscheiden sich somit von denen des ersten und zweiten Experimentes, welche zeigten, dass die attentionale Selektion einfacher und komplexer Bewegungs-Sub-Merkmale, wie Geschwindigkeit, Richtung und Kohärenz, unterschiedliche raum-zeitliche neuronale Korrelate besitzt und auf frühestmöglicher Ebene operiert, auf der eine task-kritische Diskriminierung erfolgen kann.

6.4 Zusammenfassung

Schon viele frühere Studien haben sich mit der Bewegungswahrnehmung beim Menschen befasst. Jedoch wurden die neuronalen raum-zeitlichen Korrelate merkmalsbasierter Aufmerksamkeit in Bezug auf die Verarbeitung einfacher und komplexer Bewegungs-Sub-Merkmale, wie Geschwindigkeit, Richtung und Kohärenz, bisher noch nicht untersucht. Mit Hilfe kombinierter Methoden der fMRT und der EEG/MEG konnte in Experiment 1 gezeigt werden, dass selektive visuelle Aufmerksamkeit auf das simplere Bewegungs-Sub-Merkmal Geschwindigkeit eine Erhöhung der neuronalen Aktivität in hierarchisch niedrigen visuellen Arealen (V3, V3a) und fronto-parietalen Arealen (DMN, IPL) zur Folge hat, während verstärkte hämodynamische Aktivierungen in höheren parietalen Regionen (fIPS, SPL) beobachtet wurden, wenn das komplexere Bewegungs-Sub-Merkmal Kohärenz attendiert wurde. Darüber hinaus konnten die EEG- und MEG-Daten zeigen, dass die attentionale Selektion des Merkmals Geschwindigkeit früher (240-290 ms) stattfindet als die des Merkmals Kohärenz (320-370 ms). Quellenlokalisationen wurden für den frühen Zeitbereich im posterioren lateralen okzipitalen, medialen okzipitalen und superioren parietalen Kortex und für den späteren Zeitbereich im inferioren parietalen Kortex gefunden und entsprachen räumlich den neuronalen Aktivierungen des fMRT. Ähnliche Ergebnisse konnten in Experiment 2 gezeigt werden. Auch hier wurden fMRT und EEG/MEG kombiniert, um Aufmerksamkeit auf das einfachere Bewegungs-Sub-Merkmal Richtung versus das komplexere Kohärenz zu untersuchen. Die fMRT-Daten zeigten erhöhte hämodynamische Aktivierungen in fronto-parietalen Arealen wie dem IPL und den DMN-Regionen, wenn die Richtung des Bewegungsstimulus attendiert wurde, und in höheren parietalen Regionen (fIPS, SPL), wenn die Kohärenz attendiert wurde. Die Ergebnisse der EEG/MEG-Messungen ergaben einen frühen aufmerksamkeitsbedingten Selektionseffekt für die Richtung (290-340 ms) und einen späten für die Kohärenz (390-440 ms). Sowohl die fMRT-, als auch die EEG/MEG-Daten replizieren die Ergebnisse des ersten Experimentes. Auch hier wurde ein früher und ein später Effekt beobachtet. In Experiment 3 wurde mittels elektrophysiologischer und magnetenzephalographischer Messungen die attentionale Verarbeitung der beiden simpleren Bewegungs-Sub-Merkmale Geschwindigkeit und Richtung untersucht und es konnte gezeigt werden, dass sie einen ähnlichen zeitlichen Verlauf besitzen.

Zusammengenommen und in Einklang mit früheren Studien zeigen die gegenwärtigen Ergebnisse, dass die attentionale Selektion einfacher Bewegungs-Sub-Merkmale, wie Geschwindigkeit und Richtung, schon auf Einzelneuronenlevel und somit früher, in hierarchisch niedrigen visuellen Arealen stattfindet. Die aufmerksamkeitsbedingte Verarbeitung komplexerer Bewegungs-Sub-Merkmale, wie Kohärenz, hingegen ist zeitintensiver, da sie eine Integration verschiedener Bewegungskomponenten erfordert und somit später, in höheren visuellen parietalen Regionen passiert. Die Ergebnisse bekräftigen somit unsere Hypo-

these, dass attentionale Selektion der Bewegungs-Sub-Merkmale, wie Geschwindigkeit, Richtung und Kohärenz, die neuronale Verarbeitung in den hierarchisch niedrigsten visuellen Regionen moduliert, in denen die aufgabenrelevante Diskriminierung erfolgen kann.

7 Literaturverzeichnis

- Andersen, S.K., Fuchs, S., Muller, M.M., 2011. Effects of feature-selective and spatial attention at different stages of visual processing. *J Cogn Neurosci* 23, 238-246.
- Andersen, S.K., Muller, M.M., Hillyard, S.A., 2009. Color-selective attention need not be mediated by spatial attention. *J Vis* 9, 2 1-7.
- Anllo-Vento, L., Hillyard, S.A., 1996. Selective attention to the color and direction of moving stimuli: electrophysiological correlates of hierarchical feature selection. *Percept Psychophys* 58, 191-206.
- Anllo-Vento, L., Luck, S.J., Hillyard, S.A., 1998. Spatio-temporal dynamics of attention to color: evidence from human electrophysiology. *Hum Brain Mapp* 6, 216-238.
- Anllo-Vento, L., Schoenfeld, M.A., Hillyard, S.A., 2004. Cortical mechanisms of visual attention: Electrophysiological and neuromagnetic studies. In: Posner MI, editor. *Cognitive neuroscience of attention*. New York: Guilford Press. 180-193.
- Awh, E., Pashler, H., 2000. Evidence for split attentional foci. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 26, 834-846.
- 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. *J Neurophysiol* 78, 516-520.
- Beer, A.L., Roder, B., 2004. Attention to motion enhances processing of both visual and auditory stimuli: an event-related potential study. *Brain Res Cogn Brain Res* 18, 205-225.
- Beer, A.L., Roder, B., 2005. Attending to visual or auditory motion affects perception within and across modalities: an event-related potential study. *Eur J Neurosci* 21, 1116-1130.
- Beer, A.L., Watanabe, T., Ni, R., Sasaki, Y., Andersen, G.J., 2009. 3D surface perception from motion involves a temporal-parietal network. *Eur J Neurosci* 30, 703-713.
- Bichot, N.P., Cave, K.R., Pashler, H., 1999. Visual selection mediated by location: feature-based selection of noncontiguous locations. *Percept Psychophys* 61, 403-423.

-
- Boehler, C.N., Tsotsos, J.K., Schoenfeld, M.A., Heinze, H.J., Hopf, J.M., 2009. The center-surround profile of the focus of attention arises from recurrent processing in visual cortex. *Cereb Cortex* 19, 982-991.
- Botvinick, M.M., Cohen, J.D., Carter, C.S., 2004. Conflict monitoring and anterior cingulate cortex: an update. *Trends Cogn Sci* 8, 539-546.
- Braddick, O.J., O'Brien, J.M., Wattam-Bell, J., Atkinson, J., Turner, R., 2000. Form and motion coherence activate independent, but not dorsal/ventral segregated, networks in the human brain. *Curr Biol* 10, 731-734.
- Brefczynski, J.A., DeYoe, E.A., 1999. A physiological correlate of the 'spotlight' of visual attention. *Nat Neurosci* 2, 370-374.
- Brett, M., Johnsrude, I.S., Owen, A.M., 2002. The problem of functional localization in the human brain. *Nat Rev Neurosci* 3, 243-249.
- Broadbent, D.E., 1954. The role of auditory localization in attention and memory span. *J Exp Psychol* 47, 191-196.
- Broadbent, D.E., 1958. *Perception and communication*. Pergamon Press, New York,.
- Buchel, C., Josephs, O., Rees, G., Turner, R., Frith, C.D., Friston, K.J., 1998. The functional anatomy of attention to visual motion. A functional MRI study. *Brain* 121 (Pt 7), 1281-1294.
- Castiello, U., Umiltà, C., 1990. Size of the attentional focus and efficiency of processing. *Acta Psychol (Amst)* 73, 195-209.
- Castiello, U., Umiltà, C., 1992. Splitting focal attention. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 18, 837-848.
- Cavanagh, P., Alvarez, G.A., 2005. Tracking multiple targets with multifocal attention. *Trends Cogn Sci* 9, 349-354.
- Cave, K.R., 1999. The FeatureGate model of visual selection. *Psychol Res* 62, 182-194.
- Cave, K.R., Bichot, N.P., 1999. Visuospatial attention: beyond a spotlight model. *Psychon Bull Rev* 6, 204-223.
- Cave, K.R., Wolfe, J.M., 1990. Modeling the role of parallel processing in visual search. *Cogn Psychol* 22, 225-271.

-
- Chawla, D., Buechel, C., Edwards, R., Howseman, A., Josephs, O., Ashburner, J., Friston, K.J., 1999a. Speed-dependent responses in V5: A replication study. *Neuroimage* 9, 508-515.
- Chawla, D., Phillips, J., Buechel, C., Edwards, R., Friston, K.J., 1998. Speed-dependent motion-sensitive responses in V5: an fMRI study. *Neuroimage* 7, 86-96.
- Chawla, D., Rees, G., Friston, K.J., 1999b. The physiological basis of attentional modulation in extrastriate visual areas. *Nat Neurosci* 2, 671-676.
- Cherry, E.C., 1953. Some experiments on the recognition of speech, with one and with two ears. *Journal of the Acoustical Society of America* 25:975–979.
- Ciaramitaro, V.M., Mitchell, J.F., Stoner, G.R., Reynolds, J.H., Boynton, G.M., 2011. Object-based attention to one of two superimposed surfaces alters responses in human early visual cortex. *J Neurophysiol* 105, 1258-1265.
- Clark, V.P., Parasuraman, R., Keil, K., Kulansky, R., Fannon, S., Maisog, J.M., Ungerleider, L.G., Haxby, J.V., 1997. Selective attention to face identity and color studied with fMRI. *Hum Brain Mapp* 5, 293-297.
- Colby, C.L., Duhamel, J.R., Goldberg, M.E., 1996. Visual, presaccadic, and cognitive activation of single neurons in monkey lateral intraparietal area. *J Neurophysiol* 76, 2841-2852.
- Corbetta, M., 1998. Frontoparietal cortical networks for directing attention and the eye to visual locations: identical, independent, or overlapping neural systems? *Proc Natl Acad Sci U S A* 95, 831-838.
- 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. *J Neurosci* 11, 2383-2402.
- Corbetta, M., Shulman, G.L., 2002. Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nat Rev Neurosci* 3, 201-215.
- Cortese, F., Bernstein, L.J., Alain, C., 1999. Binding visual features during high-rate serial presentation. *Neuroreport* 10, 1565-1570.

- Culham, J., He, S., Dukelow, S., Verstraten, F.A., 2001a. Visual motion and the human brain: what has neuroimaging told us? *Acta Psychol (Amst)* 107, 69-94.
- Culham, J.C., Cavanagh, P., Kanwisher, N.G., 2001b. Attention response functions: characterizing brain areas using fMRI activation during parametric variations of attentional load. *Neuron* 32, 737-745.
- Desimone, R., 1998. Visual attention mediated by biased competition in extrastriate visual cortex. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 353, 1245-1255.
- Desimone, R., Duncan, J., 1995. Neural mechanisms of selective visual attention. *Annu Rev Neurosci* 18, 193-222.
- Desimone, R., Schein, S.J., Moran, J., Ungerleider, L.G., 1985. Contour, color and shape analysis beyond the striate cortex. *Vision Res* 25, 441-452.
- Desimone, R., Ungerleider, L.G., 1989. Neural mechanism of visual processing in monkeys. In: *Handbook of neuropsychology* pp. 267-299, Elsevier, New York.
- Deutsch, J.A., Deutsch, D., 1963. Some theoretical considerations. *Psychol Rev* 70, 80-90.
- DeYoe, E.A., Bandettini, P., Neitz, J., Miller, D., Winans, P., 1994. Functional magnetic resonance imaging (fMRI) of the human brain. *J Neurosci Methods* 54, 171-187.
- Downing, C.J., 1988. Expectancy and visual-spatial attention: effects on perceptual quality. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 14, 188-202.
- Driver, J., Baylis, G.C., 1989. Movement and visual attention: the spotlight metaphor breaks down. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 15, 448-456.
- Driver, J., Baylis, G.C., 1998. Attention and visual object segmentation. Parasuraman, Raja (Ed), (1998). *The attentive brain.*, (pp. 299-325). Cambridge, MA, US: The MIT Press, xii, 577 pp.
- Duncan, J., 1980. The locus of interference in the perception of simultaneous stimuli. *Psychol Rev* 87, 272-300.
- Duncan, J., 1984. Selective attention and the organization of visual information. *J Exp Psychol Gen* 113, 501-517.
- Duncan, J., 1993a. Coordination of what and where in visual attention. *Perception* 22, 1261-1270.

- Duncan, J., 1993b. Similarity between concurrent visual discriminations: dimensions and objects. *Percept Psychophys* 54, 425-430.
- Duncan, J., 1996. Cooperating brain systems in selective perception and action. *Attention and performance.*, (pp. 549-578). Cambridge, MA, US: The MIT Press, xvii, 680 pp.
- Duncan, J., Humphreys, G., Ward, R., 1997. Competitive brain activity in visual attention. *Curr Opin Neurobiol* 7, 255-261.
- Duncan, J., Humphreys, G.W., 1989. Visual search and stimulus similarity. *Psychol Rev* 96, 433-458.
- Duncan, J., Nimmo-Smith, I., 1996. Objects and attributes in divided attention: surface and boundary systems. *Percept Psychophys* 58, 1076-1084.
- Dupont, P., De Bruyn, B., Vandenberghe, R., Rosier, A.M., Michiels, J., Marchal, G., Mortelmans, L., Orban, G.A., 1997. The kinetic occipital region in human visual cortex. *Cereb Cortex* 7, 283-292.
- Egly, R., Driver, J., Rafal, R.D., 1994. Shifting visual attention between objects and locations: evidence from normal and parietal lesion subjects. *J Exp Psychol Gen* 123, 161-177.
- Egner, T., Hirsch, J., 2005. Cognitive control mechanisms resolve conflict through cortical amplification of task-relevant information. *Nat Neurosci* 8, 1784-1790.
- Eimer, M., 2000. An ERP study of sustained spatial attention to stimulus eccentricity. *Biol Psychol* 52, 205-220.
- Eriksen, C.W., Hoffman, J.E., 1973. The extent of processing of noise elements during selective encoding from visual displays. *Attention, Perception, & Psychophysics* 14:155-160.
- Eriksen, C.W., Murphy, T.D., 1987. Movement of attentional focus across the visual field: a critical look at the evidence. *Percept Psychophys* 42, 299-305.
- Eriksen, C.W., St James, J.D., 1986. Visual attention within and around the field of focal attention: a zoom lens model. *Percept Psychophys* 40, 225-240.
- Eriksen, C.W., Yeh, Y.Y., 1985. Allocation of attention in the visual field. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 11, 583-597.

-
- Felleman, D.J., Van Essen, D.C., 1991. Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb Cortex* 1, 1-47.
- Goebel, R., Khorram-Sefat, D., Muckli, L., Hacker, H., Singer, W., 1998. The constructive nature of vision: direct evidence from functional magnetic resonance imaging studies of apparent motion and motion imagery. *Eur J Neurosci* 10, 1563-1573.
- Greicius, M.D., Krasnow, B., Reiss, A.L., Menon, V., 2003. Functional connectivity in the resting brain: a network analysis of the default mode hypothesis. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100, 253-258.
- Grill-Spector, K., Kourtzi, Z., Kanwisher, N., 2001. The lateral occipital complex and its role in object recognition. *Vision Res* 41, 1409-1422.
- Grill-Spector, K., Kushnir, T., Edelman, S., Avidan, G., Itzchak, Y., Malach, R., 1999. Differential processing of objects under various viewing conditions in the human lateral occipital complex. *Neuron* 24, 187-203.
- Grill-Spector, K., Kushnir, T., Hendler, T., Edelman, S., Itzchak, Y., Malach, R., 1998. A sequence of object-processing stages revealed by fMRI in the human occipital lobe. *Hum Brain Mapp* 6, 316-328.
- Grill-Spector, K., Kushnir, T., Hendler, T., Malach, R., 2000. The dynamics of object-selective activation correlate with recognition performance in humans. *Nat Neurosci* 3, 837-843.
- Gruber, O., Goschke, T., 2004. Executive control emerging from dynamic interactions between brain systems mediating language, working memory and attentional processes. *Acta Psychol (Amst)* 115, 105-121.
- Guthrie, D., Buchwald, J.S., 1991. Significance testing of difference potentials. *Psychophysiology* 28, 240-244.
- Hadjikhani, N., Liu, A.K., Dale, A.M., Cavanagh, P., Tootell, R.B., 1998. Retinotopy and color sensitivity in human visual cortical area V8. *Nat Neurosci* 1, 235-241.
- Hämäläinen, M., Hari, R., Ilmoniemi, R.J., Knuutila, J., Lounasmaa, O.V., 1993. Magnetoencephalography—theory, instrumentation, and applications to noninvasive studies of the working human brain. *Reviews of Modern Physics* Volume 65 413–497.
- Hamalainen, M.S., Ilmoniemi, R.J., 1994. Interpreting magnetic fields of the brain: minimum norm estimates. *Med Biol Eng Comput* 32, 35-42.

- Han, S., Jiang, Y., Mao, L., Humphreys, G.W., Gu, H., 2005a. Attentional modulation of perceptual grouping in human visual cortex: functional MRI studies. *Hum Brain Mapp* 25, 424-432.
- Han, S., Jiang, Y., Mao, L., Humphreys, G.W., Qin, J., 2005b. Attentional modulation of perceptual grouping in human visual cortex: ERP studies. *Hum Brain Mapp* 26, 199-209.
- Han, S., Song, Y., Ding, Y., Yund, E.W., Woods, D.L., 2001. Neural substrates for visual perceptual grouping in humans. *Psychophysiology* 38, 926-935.
- Harter, M.R., Aine, C., 1984. Brain mechanisms of visual selective attention. In: Parasuraman R., Davies D. R., editors. *Varieties of attention*. New York: Academic Press., 293-321.
- 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.
- Heeger, D.J., Boynton, G.M., Demb, J.B., Seidemann, E., Newsome, W.T., 1999. Motion opponency in visual cortex. *J Neurosci* 19, 7162-7174.
- Heeger, D.J., Huk, A.C., Geisler, W.S., Albrecht, D.G., 2000. Spikes versus BOLD: what does neuroimaging tell us about neuronal activity? *Nat Neurosci* 3, 631-633.
- Heinze, H.J., Luck, S.J., Mangun, G.R., Hillyard, S.A., 1990. Visual event-related potentials index focused attention within bilateral stimulus arrays. I. Evidence for early selection. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 75, 511-527.
- Heinze, H.J., Mangun, G.R., Burchert, W., Hinrichs, H., Scholz, M., Munte, T.F., Gos, A., Scherg, M., Johannes, S., Hundeshagen, H., et al., 1994. Combined spatial and temporal imaging of brain activity during visual selective attention in humans. *Nature* 372, 543-546.
- Helmholtz, H., 1853. Über einige Gesetze der Verteilung elektrischer Ströme in körperlichen Leitern, mit Anwendung auf die thierisch-elektrischen Versuche. . *Ann Physik Chem* 89:211.
- Helmholtz, H., 1867. *Handbuch der physiologischen Optik*. Leopold Voss, Hamburg.

- Helmholtz, H., 1853. Über einige Gesetze der Verteilung elektrischer Ströme in körperlichen Leitern, mit Anwendung auf die thierisch-elektrischen Versuche. . Ann Physik Chem 89:211.
- Helmholtz, H., 1867. Handbuch der physiologischen Optik. Leopold Voss, Hamburg.
- Hillyard, S.A., Anllo-Vento, L., 1998. Event-related brain potentials in the study of visual selective attention. Proc Natl Acad Sci U S A 95, 781-787.
- Hillyard, S.A., Mangun, G.R., 1987. Sensory gating as a physiological mechanism for visual selective attention. Electroencephalogr Clin Neurophysiol Suppl 40, 61-67.
- Hillyard, S.A., Munte, T.F., 1984. Selective attention to color and location: an analysis with event-related brain potentials. Percept Psychophys 36, 185-198.
- Hillyard, S.A., Vogel, E.K., Luck, S.J., 1998. Sensory gain control (amplification) as a mechanism of selective attention: electrophysiological and neuroimaging evidence. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci 353, 1257-1270.
- Hinrichs, H., 1995, 2002, 2012. Magnetenzephalographie (MEG). In: Zschocke, S., Hansen, H.-C. (Eds.), Klinische Elektroenzephalographie. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Hinrichs, H., Scholz, M., Tempelmann, C., Woldorff, M.G., Dale, A.M., Heinze, H.J., 2000. Deconvolution of event-related fMRI responses in fast-rate experimental designs: tracking amplitude variations. J Cogn Neurosci 12 Suppl 2, 76-89.
- Hopf, J.M., Boehler, C.N., Luck, S.J., Tsotsos, J.K., Heinze, H.J., Schoenfeld, M.A., 2006a. Direct neurophysiological evidence for spatial suppression surrounding the focus of attention in vision. Proc Natl Acad Sci U S A 103, 1053-1058.
- Hopf, J.M., Boelmans, K., Schoenfeld, M.A., Luck, S.J., Heinze, H.J., 2004. Attention to features precedes attention to locations in visual search: evidence from electromagnetic brain responses in humans. J Neurosci 24, 1822-1832.
- Hopf, J.M., Luck, S.J., Boelmans, K., Schoenfeld, M.A., Boehler, C.N., Rieger, J., Heinze, H.J., 2006b. The neural site of attention matches the spatial scale of perception. J Neurosci 26, 3532-3540.
- Hopf, J.M., Vogel, E., Woodman, G., Heinze, H.J., Luck, S.J., 2002. Localizing visual discrimination processes in time and space. J Neurophysiol 88, 2088-2095.

- Hughes, H.C., Zimba, L.D., 1985. Spatial maps of directed visual attention. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 11, 409-430.
- Huk, A.C., Heeger, D.J., 2000. Task-related modulation of visual cortex. *J Neurophysiol* 83, 3525-3536.
- James, W., Rouben Mamoulian Collection (Library of Congress), 1890. *The principles of psychology*. H. Holt and company, New York,.
- Jovicich, J., Peters, R.J., Koch, C., Braun, J., Chang, L., Ernst, T., 2001. Brain areas specific for attentional load in a motion-tracking task. *J Cogn Neurosci* 13, 1048-1058.
- Juola, J.F., Bouwhuis, D.G., Cooper, E.E., Warner, C.B., 1991. Control of attention around the fovea. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 17, 125-141.
- Kamitani, Y., Tong, F., 2006. Decoding seen and attended motion directions from activity in the human visual cortex. *Curr Biol* 16, 1096-1102.
- Kanwisher, N., Driver, J., 1992. Objects, Attributes, and Visual Attention: Which, What, and Where. *Current Directions in Psychological Science* 1: 26-31.
- Karayanidis, F., Michie, P.T., 1996. Frontal processing negativity in a visual selective attention task. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 99, 38-56.
- 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.
- Kastner, S., Ungerleider, L.G., 2000. Mechanisms of visual attention in the human cortex. *Annu Rev Neurosci* 23, 315-341.
- Katzner, S., Busse, L., Treue, S., 2009. Attention to the Color of a Moving Stimulus Modulates Motion-Signal Processing in Macaque Area MT: Evidence for a Unified Attentional System. *Front Syst Neurosci* 3, 12.
- Kau, S., Strumpf, H., Merkel, C., Stoppel, C.M., Heinze, H.J., Hopf, J.M., Schoenfeld, M.A., 2012. Distinct neural correlates of attending speed vs. coherence of motion. *Neuroimage*.
- Kenemans, J.L., Baas, J.M., Mangun, G.R., Lijffijt, M., Verbaten, M.N., 2000. On the processing of spatial frequencies as revealed by evoked-potential source modeling. *Clin Neurophysiol* 111, 1113-1123.

- 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. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 88, 51-63.
- Kinomura, S., Larsson, J., Gulyas, B., Roland, P.E., 1996. Activation by attention of the human reticular formation and thalamic intralaminar nuclei. *Science* 271, 512-515.
- Knight, R.T., Staines, W.R., Swick, D., Chao, L.L., 1999. Prefrontal cortex regulates inhibition and excitation in distributed neural networks. *Acta Psychol (Amst)* 101, 159-178.
- Kourtzi, Z., Kanwisher, N., 2000. Cortical regions involved in perceiving object shape. *J Neurosci* 20, 3310-3318.
- Kourtzi, Z., Kanwisher, N., 2001. Representation of perceived object shape by the human lateral occipital complex. *Science* 293, 1506-1509.
- Kramer, A.F., Weber, T.A., Watson, S.E., 1997. Object-based attentional selection--grouped arrays or spatially invariant representations?: comment on vecera and Farah (1994). *J Exp Psychol Gen* 126, 3-13.
- LaBerge, D., 1983. Spatial extent of attention to letters and words. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 9, 371-379.
- Lamy, D., Tsal, Y., 2000. Object features, object locations, and object files: which does selective attention activate and when? *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 26, 1387-1400.
- Lange, J.J., Wijers, A.A., Mulder, L.J., Mulder, G., 1998. Color selection and location selection in ERPs: differences, similarities and 'neural specificity'. *Biol Psychol* 48, 153-182.
- Lavie, N., 1995. Perceptual load as a necessary condition for selective attention. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 21, 451-468.
- Lavie, N., 2005. Distracted and confused?: selective attention under load. *Trends Cogn Sci* 9, 75-82.
- Lavie, N., Hirst, A., de Fockert, J.W., Viding, E., 2004. Load theory of selective attention and cognitive control. *J Exp Psychol Gen* 133, 339-354.
- Lavie, N., Tsal, Y., 1994. Perceptual load as a major determinant of the locus of selection in visual attention. *Percept Psychophys* 56, 183-197.

-
- Liu, T., Larsson, J., Carrasco, M., 2007. Feature-based attention modulates orientation-selective responses in human visual cortex. *Neuron* 55, 313-323.
- Liu, T., Slotnick, S.D., Serences, J.T., Yantis, S., 2003. Cortical mechanisms of feature-based attentional control. *Cereb Cortex* 13, 1334-1343.
- Luck, S.J., Chelazzi, L., Hillyard, S.A., Desimone, R., 1997. Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex. *J Neurophysiol* 77, 24-42.
- Luck, S.J., Hillyard, S.A., 1994. Spatial filtering during visual search: evidence from human electrophysiology. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 20, 1000-1014.
- Luck, S.J., Hillyard, S.A., 2000. The operation of selective attention at multiple stages of processing: Evidence from human and monkey electrophysiology. In: Gazzangia M.S. (eds), *The new cognitive neuroscience 2nd Edition* pp 687-700. Cambridge MA: MIT Press.
- Malach, R., Reppas, J.B., Benson, R.R., Kwong, K.K., Jiang, H., Kennedy, W.A., Ledden, P.J., Brady, T.J., Rosen, B.R., Tootell, R.B., 1995. Object-related activity revealed by functional magnetic resonance imaging in human occipital cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 92, 8135-8139.
- Malinowski, P., Fuchs, S., Muller, M.M., 2007. Sustained division of spatial attention to multiple locations within one hemifield. *Neurosci Lett* 414, 65-70.
- Mao, L.H., Han, S.H., Guo, C.Y., Jiang, Y., 2004. Neural mechanisms of perceptual grouping in human visual cortex. *Chinese Science Bulletin* 49, 819-823.
- Martin, A., Haxby, J.V., Lalonde, F.M., Wiggs, C.L., Ungerleider, L.G., 1995. Discrete cortical regions associated with knowledge of color and knowledge of action. *Science* 270, 102-105.
- Martinez, A., Anllo-Vento, L., Sereno, M.I., Frank, L.R., Buxton, R.B., Dubowitz, D.J., Wong, E.C., Hinrichs, H., Heinze, H.J., Hillyard, S.A., 1999. Involvement of striate and extrastriate visual cortical areas in spatial attention. *Nat Neurosci* 2, 364-369.
- Martinez, A., Di Russo, F., Anllo-Vento, L., Sereno, M.I., Buxton, R.B., Hillyard, S.A., 2001. Putting spatial attention on the map: timing and localization of stimulus selection processes in striate and extrastriate visual areas. *Vision Res* 41, 1437-1457.

- Martinez-Trujillo, J.C., Treue, S., 2004. Feature-based attention increases the selectivity of population responses in primate visual cortex. *Curr Biol* 14, 744-751.
- Maunsell, J.H., Newsome, W.T., 1987. Visual processing in monkey extrastriate cortex. *Annu Rev Neurosci* 10, 363-401.
- Maunsell, J.H., Treue, S., 2006. Feature-based attention in visual cortex. *Trends Neurosci* 29, 317-322.
- McAdams, C.J., Maunsell, J.H., 1999. Effects of attention on orientation-tuning functions of single neurons in macaque cortical area V4. *J Neurosci* 19, 431-441.
- McKeefry, D.J., Zeki, S., 1997. The position and topography of the human colour centre as revealed by functional magnetic resonance imaging. *Brain* 120 (Pt 12), 2229-2242.
- McMains, S.A., Somers, D.C., 2004. Multiple spotlights of attentional selection in human visual cortex. *Neuron* 42, 677-686.
- McMains, S.A., Somers, D.C., 2005. Processing efficiency of divided spatial attention mechanisms in human visual cortex. *J Neurosci* 25, 9444-9448.
- Moran, J., Desimone, R., 1985. Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science* 229, 782-784.
- Motter, B.C., 1993. Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli. *J Neurophysiol* 70, 909-919.
- Motter, B.C., 1994. Neural correlates of attentive selection for color or luminance in extrastriate area V4. *J Neurosci* 14, 2178-2189.
- Muller, M.M., Andersen, S., Trujillo, N.J., Valdes-Sosa, P., Malinowski, P., Hillyard, S.A., 2006. Feature-selective attention enhances color signals in early visual areas of the human brain. *Proc Natl Acad Sci U S A* 103, 14250-14254.
- Muller, M.M., Hubner, R., 2002. Can the spotlight of attention be shaped like a doughnut? Evidence from steady-state visual evoked potentials. *Psychol Sci* 13, 119-124.
- Muller, M.M., Malinowski, P., Gruber, T., Hillyard, S.A., 2003a. Sustained division of the attentional spotlight. *Nature* 424, 309-312.

-
- Muller, N.G., Bartelt, O.A., Donner, T.H., Villringer, A., Brandt, S.A., 2003b. A physiological correlate of the "Zoom Lens" of visual attention. *J Neurosci* 23, 3561-3565.
- Nakayama, K., Silverman, G.H., 1986. Serial and parallel processing of visual feature conjunctions. *Nature* 320, 264-265.
- Neisser, U., 1967. *Cognitive Psychology*. East Norwalk, CT, US: Appleton-Century-Crofts. (1967). pp.
- O'Craven, K.M., Downing, P.E., Kanwisher, N., 1999. fMRI evidence for objects as the units of attentional selection. *Nature* 401, 584-587.
- 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.
- Ogawa, S., Lee, T.M., Kay, A.R., Tank, D.W., 1990. Brain magnetic resonance imaging with contrast dependent on blood oxygenation. *Proc Natl Acad Sci U S A* 87, 9868-9872.
- Orban, G.A., 2011. The extraction of 3D shape in the visual system of human and nonhuman primates. *Annu Rev Neurosci* 34, 361-388.
- Orban, G.A., Van Essen, D., Vanduffel, W., 2004. Comparative mapping of higher visual areas in monkeys and humans. *Trends Cogn Sci* 8, 315-324.
- Pascual-Marqui, R.D., 2002. Standardized low-resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA): technical details. *Methods Find Exp Clin Pharmacol* 24 Suppl D, 5-12.
- Pascual-Marqui, R.D., Lehmann, D., Koenig, T., Kochi, K., Merlo, M.C., Hell, D., Koukkou, M., 1999. Low resolution brain electromagnetic tomography (LORETA) functional imaging in acute, neuroleptic-naive, first-episode, productive schizophrenia. *Psychiatry Res* 90, 169-179.
- Pascual-Marqui, R.D., Michel, C.M., Lehmann, D., 1994. Low resolution electromagnetic tomography: a new method for localizing electrical activity in the brain. *Int J Psychophysiol* 18, 49-65.
- Peuskens, H., Claeys, K.G., Todd, J.T., Norman, J.F., Van Hecke, P., Orban, G.A., 2004. Attention to 3-D shape, 3-D motion, and texture in 3-D structure from motion displays. *J Cogn Neurosci* 16, 665-682.
- Pinilla, T., Cobo, A., Torres, K., Valdes-Sosa, M., 2001. Attentional shifts between surfaces: effects on detection and early brain potentials. *Vision Research* 41, 1619-1630.

- Pollmann, S., Weidner, R., Muller, H.J., Maertens, M., von Cramon, D.Y., 2006. Selective and interactive neural correlates of visual dimension changes and response changes. *Neuroimage* 30, 254-265.
- Pollmann, S., Weidner, R., Muller, H.J., von Cramon, D.Y., 2000. A fronto-posterior network involved in visual dimension changes. *J Cogn Neurosci* 12, 480-494.
- Posner, M.I., 1980. Orienting of attention. *Q J Exp Psychol* 32, 3-25.
- Posner, M.I., 2008. Measuring alertness. *Ann N Y Acad Sci* 1129, 193-199.
- Posner, M.I., Petersen, S.E., 1990. The attention system of the human brain. *Annu Rev Neurosci* 13, 25-42.
- Posner, M.I., Snyder, C.R., Davidson, B.J., 1980. Attention and the detection of signals. *J Exp Psychol* 109, 160-174.
- Posner, M.I., Walker, J.A., Friedrich, F.J., Rafal, R.D., 1984. Effects of parietal injury on covert orienting of attention. *J Neurosci* 4, 1863-1874.
- Raz, A., Buhle, J., 2006. Typologies of attentional networks. *Nat Rev Neurosci* 7, 367-379.
- Reynolds, J.H., Chelazzi, L., Desimone, R., 1999. Competitive mechanisms subserve attention in macaque areas V2 and V4. *J Neurosci* 19, 1736-1753.
- Rodriguez, V., Valdes-Sosa, M., 2006. Sensory suppression during shifts of attention between surfaces in transparent motion. *Brain Res* 1072, 110-118.
- Roelfsema, P.R., Lamme, V.A., Spekreijse, H., 1998. Object-based attention in the primary visual cortex of the macaque monkey. *Nature* 395, 376-381.
- Rushworth, M.F., Walton, M.E., Kennerley, S.W., Bannerman, D.M., 2004. Action sets and decisions in the medial frontal cortex. *Trends Cogn Sci* 8, 410-417.
- Saenz, M., Buracas, G.T., Boynton, G.M., 2002. Global effects of feature-based attention in human visual cortex. *Nat Neurosci* 5, 631-632.
- Saenz, M., Buracas, G.T., Boynton, G.M., 2003. Global feature-based attention for motion and color. *Vision Res* 43, 629-637.
- Safford, A.S., Hussey, E.A., Parasuraman, R., Thompson, J.C., 2010. Object-based attentional modulation of biological motion processing: spatiotemporal dynamics

- using functional magnetic resonance imaging and electroencephalography. *J Neurosci* 30, 9064-9073.
- Schmidt, W.C., Fisher, B.D., Pylyshyn, Z.W., 1998. Multiple-location access in vision: evidence from illusory line motion. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 24, 505-525.
- Schoenfeld, M.A., Hopf, J.M., Martinez, A., Mai, H.M., Sattler, C., Gasde, A., Heinze, H.J., Hillyard, S.A., 2007. Spatio-temporal analysis of feature-based attention. *Cereb Cortex* 17, 2468-2477.
- 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. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100, 11806-11811.
- Scholl, B.J., 2001. Objects and attention: the state of the art. *Cognition* 80, 1-46.
- Serences, J.T., Boynton, G.M., 2007. Feature-based attentional modulations in the absence of direct visual stimulation. *Neuron* 55, 301-312.
- Serences, J.T., Schwarzbach, J., Courtney, S.M., Golay, X., Yantis, S., 2004. Control of object-based attention in human cortex. *Cereb Cortex* 14, 1346-1357.
- Sereno, M.I., Dale, A.M., Reppas, J.B., Kwong, K.K., Belliveau, J.W., Brady, T.J., Rosen, B.R., Tootell, R.B., 1995. Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging. *Science* 268, 889-893.
- Shaw, M.L., Shaw, P., 1977. Optimal allocation of cognitive resources to spatial locations. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 3, 201-211.
- Singh, K.D., Fawcett, I.P., 2008. Transient and linearly graded deactivation of the human default-mode network by a visual detection task. *Neuroimage* 41, 100-112.
- Smid, H.G., Jakob, A., Heinze, H.J., 1999. An event-related brain potential study of visual selective attention to conjunctions of color and shape. *Psychophysiology* 36, 264-279.
- Smith, S.L., 1962. Color coding and visual search. *J Exp Psychol* 64, 434-440.
- Song, W.Q., Li, X., Luo, Y.J., Du, B.Q., Ji, X.M., 2006. Brain dynamic mechanisms of scale effect in visual spatial attention. *Neuroreport* 17, 1643-1647.
- Stehling, M.K., Turner, R., Mansfield, P., 1991. Echo-planar imaging: magnetic resonance imaging in a fraction of a second. *Science* 254, 43-50.

- Stoppel, C.M., Boehler, C.N., Sabelhaus, C., Heinze, H.J., Hopf, J.M., Schoenfeld, M.A., 2007. Neural mechanisms of spatial- and feature-based attention: a quantitative analysis. *Brain Res* 1181, 51-60.
- Stoppel, C.M., Boehler, C.N., Strumpf, H., Heinze, H.J., Noesselt, T., Hopf, J.M., Schoenfeld, M.A., 2011. Feature-based attention modulates direction-selective hemodynamic activity within human MT. *Hum Brain Mapp* 32, 2183-2192.
- Stoppel, C.M., Boehler, C.N., Strumpf, H., Krebs, R.M., Heinze, H.J., Hopf, J.M., Schoenfeld, M.A., 2012. Spatiotemporal dynamics of feature-based attention spread: evidence from combined electroencephalographic and magnetoencephalographic recordings. *J Neurosci* 32, 9671-9676.
- Stroop, J.R., 1935. Studies of interference in serial verbal reactions. George Peabody College for Teachers, George Peabody College for Teachers, Nashville, Tenn., p. 19 p.
- Sunaert, S., Van Hecke, P., Marchal, G., Orban, G.A., 1999. Motion-responsive regions of the human brain. *Exp Brain Res* 127, 355-370.
- Sunaert, S., Van Hecke, P., Marchal, G., Orban, G.A., 2000. Attention to speed of motion, speed discrimination, and task difficulty: an fMRI study. *Neuroimage* 11, 612-623.
- Tootell, R.B., Hadjikhani, N., Hall, E.K., Marrett, S., Vanduffel, W., Vaughan, J.T., Dale, A.M., 1998. The retinotopy of visual spatial attention. *Neuron* 21, 1409-1422.
- Tootell, R.B., Mendola, J.D., Hadjikhani, N.K., Ledden, P.J., Liu, A.K., Reppas, J.B., Sereno, M.I., Dale, A.M., 1997. Functional analysis of V3A and related areas in human visual cortex. *J Neurosci* 17, 7060-7078.
- Tootell, R.B., Reppas, J.B., Kwong, K.K., Malach, R., Born, R.T., Brady, T.J., Rosen, B.R., Belliveau, J.W., 1995. Functional analysis of human MT and related visual cortical areas using magnetic resonance imaging. *J Neurosci* 15, 3215-3230.
- Torriente, I., Valdes-Sosa, M., Ramirez, D., Bobes, M.A., 1999. Visual evoked potentials related to motion-onset are modulated by attention. *Vision Res* 39, 4122-4139.
- Treisman, A., 1982. Perceptual grouping and attention in visual search for features and for objects. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 8, 194-214.

- Treisman, A., 1988. Features and objects: the fourteenth Bartlett memorial lecture. *Q J Exp Psychol A* 40, 201-237.
- Treisman, A., 1998. Feature binding, attention and object perception. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 353, 1295-1306.
- Treisman, A., Gormican, S., 1988. Feature analysis in early vision: evidence from search asymmetries. *Psychol Rev* 95, 15-48.
- Treisman, A., Sato, S., 1990. Conjunction search revisited. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 16, 459-478.
- Treisman, A.M., 1960. Contextual cues in selective listening. *Quarterly Journal of Experimental Psychology* 12, 242-248.
- Treisman, A.M., 1969. Strategies and models of selective attention. *Psychol Rev* 76, 282-299.
- Treisman, A.M., Gelade, G., 1980. A feature-integration theory of attention. *Cogn Psychol* 12, 97-136.
- Treue, S., 2001. Neural correlates of attention in primate visual cortex. *Trends Neurosci* 24, 295-300.
- Treue, S., Martinez Trujillo, J.C., 1999. Feature-based attention influences motion processing gain in macaque visual cortex. *Nature* 399, 575-579.
- Treue, S., Maunsell, J.H., 1996. Attentional modulation of visual motion processing in cortical areas MT and MST. *Nature* 382, 539-541.
- Treue, S., Maunsell, J.H., 1999. Effects of attention on the processing of motion in macaque middle temporal and medial superior temporal visual cortical areas. *J Neurosci* 19, 7591-7602.
- Tsao, D.Y., Vanduffel, W., Sasaki, Y., Fize, D., Knutsen, T.A., Mandeville, J.B., Wald, L.L., Dale, A.M., Rosen, B.R., Van Essen, D.C., Livingstone, M.S., Orban, G.A., Tootell, R.B., 2003. Stereopsis activates V3A and caudal intraparietal areas in macaques and humans. *Neuron* 39, 555-568.
- Ullsperger, M., von Cramon, D.Y., 2001. Subprocesses of performance monitoring: a dissociation of error processing and response competition revealed by event-related fMRI and ERPs. *Neuroimage* 14, 1387-1401.

- Valdes-Sosa, M., Bobes, M.A., Rodriguez, V., Pinilla, T., 1998a. Switching attention without shifting the spotlight object-based attentional modulation of brain potentials. *J Cogn Neurosci* 10, 137-151.
- Valdes-Sosa, M., Cobo, A., Pinilla, T., 1998b. Transparent motion and object-based attention. *Cognition* 66, B13-B23.
- Valdes-Sosa, M., Cobo, A., Pinilla, T., 2000. Attention to object files defined by transparent motion. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 26, 488-505.
- Vanduffel, W., Fize, D., Peuskens, H., Denys, K., Sunaert, S., Todd, J.T., Orban, G.A., 2002a. Extracting 3D from motion: differences in human and monkey intraparietal cortex. *Science* 298, 413-415.
- Vanduffel, W., Tootell, R.B., Schoups, A.A., Orban, G.A., 2002b. The organization of orientation selectivity throughout macaque visual cortex. *Cereb Cortex* 12, 647-662.
- Vecera, S.P., Farah, M.J., 1994. Does visual attention select objects or locations? *J Exp Psychol Gen* 123, 146-160.
- Watson, J.D., Myers, R., Frackowiak, R.S., Hajnal, J.V., Woods, R.P., Mazziotta, J.C., Shipp, S., Zeki, S., 1993. Area V5 of the human brain: evidence from a combined study using positron emission tomography and magnetic resonance imaging. *Cereb Cortex* 3, 79-94.
- Weishaupt, D., Köchli, V.D., Marineck, B., 2001. *Wie funktioniert MRI? Eine Einführung in Physik und Funktionsweise der Magnetresonanztomographie*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Wolfe, J.M., 1994. Guided search 2.0 A revised model of visual search. *Psychonomic Bulletin & Review*, Volume 1, Issue 2, pp 202-238
- Wolfe, J.M., 2003. Moving towards solutions to some enduring controversies in visual search. *Trends Cogn Sci* 7, 70-76.
- Wolfe, J.M., Cave, K.R., Franzel, S.L., 1989. Guided search: an alternative to the feature integration model for visual search. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 15, 419-433.
- Yang, J.N., Szeverenyi, N.M., Ts'o, D., 2008. Neural resources associated with perceptual judgment across sensory modalities. *Cereb Cortex* 18, 38-45.

Yantis, S., Serences, J.T., 2003. Cortical mechanisms of space-based and object-based attentional control. *Curr Opin Neurobiol* 13, 187-193.

Zeki, S., Watson, J.D., Lueck, C.J., Friston, K.J., Kennard, C., Frackowiak, R.S., 1991. A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. *J Neurosci* 11, 641-649.

Stefanie Kau
Weberstraße 4
39112 Magdeburg

Tel: 0176-95646692
stefaniekau@yahoo.de

Erklärung

Hiermit erkläre ich, Stefanie Kau, dass ich die von mir eingereichte Dissertation zu dem Thema:

„Neuronale Korrelate merkmalsbasierter Aufmerksamkeitsselektion der verschiedenen Bewegungs-Sub-Merkmale Geschwindigkeit, Richtung und Kohärenz“

selbständig verfasst, nicht schon als Dissertation verwendet habe und die benutzten Hilfsmittel und Quellen vollständig angegeben wurden.

Weiterhin erkläre ich, dass ich weder diese noch eine andere Arbeit zur Erlangung des akademischen Grades doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.) an anderen Einrichtungen eingereicht habe.

Magdeburg, den 23.10.2013

Stefanie Kau

Curriculum Vitae

Personenbezogene Informationen

Name	Stefanie Kau
Geburtsdatum	05.06.1984
Geburtsort	Waren (Müritz)
Adresse	Weberstraße 4 39112 Magdeburg Tel: +49 (0) 176 95646692 Email: stefaniekau@yahoo.de
Familienstand	nicht verheiratet
Nationalität	deutsch

Schulbildung

08/1991 – 07/1995	Grund- und Regionale Schule Friedrich Dethloff, Waren (Müritz)
08/1995 – 07/2004	Abitur am Richard-Wossidlo-Gymnasium, Waren (Müritz)

Hochschulbildung

10/2004 – 09/2006	Grundstudium der Biologie, Universität Rostock
10/2006 – 10/2009	Hauptstudium der Biologie/Neurobiologie, Otto-von-Guericke Universität Magdeburg
10/2009	Diplomarbeit (Dipl.-Biol.) an der Otto-von-Guericke Universität Magdeburg (Abschluss: Diplom 1,8) Thema: „Einfluss der attentionalen Selektion einer Bewegungs- richtung auf die neuronalen Korrelate der globalen Verarbeitung visueller Bewegung“
10/2009 – 03/2013	Promotionsstudium der Biologie/Neurobiologie, Otto-von- Guericke Universität Magdeburg

Publikation

Kau, S., Strumpf, H., Merkel, C., Stoppel, C.M., Heinze, H.J., Hopf, J.M., Schoenfeld, M.A.
Distinct neural correlates of attending speed vs. coherence of motion. Neuroimage 2012;
64:299-307.

Magdeburg, Oktober 2013