

Aus der Abteilung Experimentelle Neurologie der Medizinischen Fakultät der Otto-von-Guericke-
Universität Magdeburg

Visuelle Aufmerksamkeitslenkung nach ischämischem Mediainfarkt

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

Dr. med.

(doctor medicinae)

an der Medizinischen Fakultät

der Otto-von-Guericke Universität Magdeburg

vorgelegt von

Hendrik Lesch

aus

Würzburg

Magdeburg

2020

Dokumentationsblatt

Bibliographische Beschreibung

Lesch, Hendrik:

Visuelle Aufmerksamkeitslenkung nach ischämischem Mediainfarkt.

2020. 70 Bl., 8 Abb.

Kurzreferat

Menschen sind in der Lage mehrere visuell uniforme Objekte über einen kurzen Zeitraum hinweg zu verfolgen. Bisherige Erklärungsvorschläge basieren meist auf einem seriellen Verfolgungsmechanismus, ein neuer Ansatz beschreibt die Verfolgung mehrerer Objekte mittels abstrakter Form, zusammengesetzt aus den einzelnen Objekten, was einen parallelen Verfolgungsmodus erlauben würde.

Ziel dieser Studie war es, die Bedeutung der linken und rechten Hemisphäre für die unterschiedlichen seriellen und parallelen Strategien zur visuellen Aufmerksamkeitsverarbeitung bei der Verfolgung mehrerer Objekte zu untersuchen. Hierfür führten 21 Schlaganfallpatienten mit ischämischer Läsion entweder in der linken oder rechten Hemisphäre im Versorgungsgebiet der Arteria cerebri media eine "Multiple object tracking" Aufgabe durch, während zeitgleich Verhaltensdaten und ereigniskorrelierte Potentiale aufgezeichnet wurden. Aufgabe der Patienten war es, auf einem Computerbildschirm von sechs uniformen Quadraten drei initial markierte Objekte für einen Zeitraum zu verfolgen und bei einem anschließenden Stimulusereignis die zu Beginn ausgewählten Objekte wiederzuerkennen. Patienten mit rechtshemisphärischer Läsion waren nicht in der Lage, die Objekte sicher zu verfolgen. Im Gegensatz dazu zeigten die Patienten mit linkshemisphärischer Läsion eine graduelle Reaktion auf die Stimulusprobe, je nach Übereinstimmung, sowohl in den Verhaltensdaten als auch in den elektrophysiologischen Antworten. Diese Ergebnisse unterstützen die Annahme eines unterschiedlichen hemisphärischen Beitrags zu seriellen und parallelen Verfolgungsmechanismen.

1 Inhaltsverzeichnis

Dokumentationsblatt	1
1 Inhaltsverzeichnis	3
2 Abkürzungsverzeichnis	5
3 Allgemeine Einleitung	6
3.1 Das EEG	6
3.2 Ereigniskorrelierte Potentiale	7
3.3 Das visuelle System	8
3.4 Grundlagen der Aufmerksamkeit	11
3.5 Selektive Aufmerksamkeit	13
3.5.1 Orts-/Raumbasierte selektive Aufmerksamkeit	19
3.5.2 Merkmalsbezogene Aufmerksamkeit	20
3.5.3 Objektbasierte Aufmerksamkeit.....	22
3.6 Selektive Aufmerksamkeit in "Multiple object tracking" Aufgaben	25
3.7 Zielsetzung der Arbeit	28
4 Patientenkollektiv, Material und Methoden	30
4.1 Studiendesign und Teilnehmer	30
4.2 Stimuli und Aufgabe	31
4.3 Ablauf und Durchführung einer Aufnahmesitzung	33
4.4 EEG-Ableitung und EKP-Aufzeichnung	34
4.5 Voxelbasierte Läsionskartierung	35
4.6 Datenanalyse und Statistik	36
4.6.1 Verhaltensanalyse	36
4.6.2 Ereigniskorrelierte Potentiale	37
4.6.3 Läsionskartierung	37
5 Ergebnisse	39
5.1 Fehlerrate	39
5.2 Reaktionszeit	41
5.3 EKP-Analyse	42
5.4 Voxelbasierte Läsionskartierung	44
6 Diskussion	46

7 Zusammenfassung	53
8 Literaturverzeichnis	54
Danksagung	68
Eidesstattliche Erklärung	69
Lebenslauf	70

2 Abkürzungsverzeichnis

ANOVA	Analysis of variance - Varianzanalyse
BOLD	Blood oxygen level dependent - abhängig vom Blutsauerstoffgehalt
CT	Computertomographie
DC	Direct current - Gleichstrom
EEG	Elektroenzephalographie
EKP	Ereigniskorreliertes Potenzial
EKMF	Ereigniskorreliertes Magnetfeld
FLAIR	Fluid attenuated inversion recovery - T2-gewichtete MRT-Sequenz
fMRT	Funktionelle Magnetresonanztomographie
ICA	Independent component analysis - Unabhängigkeitsanalyse
MEG	Magnetenzephalographie
MOT	Multiple object tracking - Simultanverfolgung mehrerer Objekte
(r)ANOVA	Repeated measures ANOVA - Varianzanalyse mit Messwiederholung
WLAN	Wireless Local Area Network - drahtloses lokales Netzwerk

3 Allgemeine Einleitung

Wir Menschen erleben unsere Umwelt mit Hilfe unserer Sinne und durch gezielte Hinwendung unseres Bewusstseins auf eine Fülle von intrinsischen oder externen Reizen. Dieser Selektionsprozess unseres Reizfokus definiert Aufmerksamkeit und ermöglicht uns, unsere Interaktion mit der Umwelt und den daraus abgeleiteten Entscheidungen auf unsere Bedürfnisse auszurichten. Unsere Aufmerksamkeit ist eine begrenzte Ressource und erfordert einen permanenten Selektionsprozess sowohl darin, welche Reize wahrgenommen werden können als auch eine kontinuierliche Hierarchisierung der Verarbeitungsprozesse um eine effiziente Verarbeitung verhaltensrelevanter Inhalte zu erreichen. Bereits seit über hundert Jahren wird an den neurophysiologischen Prozessen der Wahrnehmungsverarbeitung und Aufmerksamkeitslenkung geforscht. Dank der Methoden der modernen Neurowissenschaften können heute theoretische Überlegungen aus den Anfängen der Kognitionswissenschaften empirisch untersucht werden und neue Erkenntnisse gewonnen werden. Bevor in den folgenden Kapiteln ein Überblick über die allgemeinen wissenschaftlichen Aufmerksamkeitskonzepte sowie Methoden zur Untersuchung der zugrundeliegenden neurophysiologischen Mechanismen gegeben wird, soll zuerst auf das EEG, die Methode der ereigniskorrelierten Potentiale und auf das visuelle System bei Säugetieren eingegangen werden.

3.1 Das EEG

Die Elektroenzephalographie (EEG) ist ein etabliertes Untersuchungsverfahren mit Anwendung im klinischen Alltag und in der wissenschaftlichen Forschung (Berger, 1929). Im Spontanelektroenzephalogramm werden Schwankungen des Membranpotentials abgeleitet, die vor allem aus postsynaptischen Potentialen an orthogonal zur Kalotte angeordneten Pyramidenzellen des Kortex entstehen. Durch Synchronisation der Aktivität Millionen parallel aktivierter Pyramidenzellen entstehen Potentialschwankungen, die durch Elektroden auf der Kopfhaut erfasst werden können. Die Anordnung der Elektroden erfolgt in der Regel nach dem internationalen 10-20 System [nach Jasper (Klem et al., 1958)], das dank der Verwendung von

relativen Elektrodenabständen eine interindividuelle Übertragbarkeit der Anordnung erlaubt, trotz der großen Variabilität der Kopfformen und -größen. Auch wenn das EEG als diagnostisches Verfahren zur Lokalisation einer Hirnschädigung aufgrund der Entwicklung der Computertomographie und der Magnetresonanztomographie an Bedeutung verloren hat, hat es weiterhin seine Berechtigung in Forschung und klinischem Alltag. Von besonderer Bedeutung aber ist vor allem seine hohe zeitliche Auflösung, die eine Beantwortung von Fragestellungen in Hinblick auf Hirnfunktionen und Verarbeitung externer Stimuli in Echtzeit ermöglicht.

3.2 Ereigniskorrelierte Potentiale

Unter ereigniskorrelierten Potentialen (EKP) versteht man eine im Elektroenzephalogramm (EEG) messbare Antwort des Gehirns auf einen sensorischen, kognitiven oder motorischen Reiz. Voraussetzung ist, dass ein Reiz jedes Mal nach einer definierten und konstanten Latenz zu einer reproduzierbaren Signaländerung im EEG führt. Um diese Hirnströme in Wellenform geringer Amplitude ($1-3\mu\text{V}$) im Hintergrundrauschen kortikaler Spontanaktivität im EEG sichtbar zu machen, ist eine Repetition des Reizes notwendig. Da das EKP mit einer konstanten zeitlichen Latenz zu dem Reizereignis auftritt, kann durch reizgekoppelte Mittelung ("averaging") das Spontan-EEG über die Wiederholungen herausgerechnet werden und so die ereignisabhängige charakteristische Wellenform demaskiert werden. Näher charakterisiert werden die Potentiale durch ihre typische Form, Amplitude und insbesondere ihre reproduzierbare Latenz, die zu einer standardisierten Nomenklatur geführt hat. Die Bezeichnung eines Potentials erfolgt nach seiner Polarität (P für positiv und N für negativ) und seiner mittleren Latenz in Millisekunden wie zum Beispiel N100 für den in der Regel als erstes auftretenden negativen Amplitudenausschlag nach 100 ms. Als non-invasives Verfahren zur Beurteilung von Hirnfunktion ermöglicht die Ableitung von ereigniskorrelierten Potentialen eine Bewertung der kognitiven Verarbeitung auf einen Reiz mit hoher zeitlicher Auflösung sowie die Möglichkeit der Lokalisierung der Quelle der Reizantwort.

3.3 Das visuelle System

Die Verarbeitung visueller Information leistet das visuelle System als Teil des Nervensystems und setzt sich zusammen aus dem optischen Apparat des Auges mit der Retina und der Sehbahn, in der die visuelle Information von der Retina über das Corpus geniculatum laterale als Schaltstation des Thalamus bis zum visuellen Kortex weitergeleitet wird. Die Fasern im Nervus opticus sind topologisch geordnet, was bedeutet, dass die Afferenzen aus den jeweils oberen Retinahälften im ipsilateralen Nerv oben, die Afferenzen aus den unteren unten, aus den temporalen lateral, sowie aus den nasalen Retinahälften medial verlaufen. Im Chiasma opticum kreuzen dann die medialen Fasern der beiden Nervi optici auf die kontralaterale Seite. Vor Erreichen des Thalamus verlassen ein Teil der Nervenfasern den Tractus opticus, verlaufen zu den Colliculi superiores und verschalten dort den sogenannten "visuellen Greifreflex", schnelle Augenbewegungen zur Fixierung eines Objektes in der Fovea (Chen et al., 2019). Bereits im Corpus geniculatum laterale ist die retinale Gliederung, auch als Retinopie bezeichnet, erhalten und setzt sich bis in den visuellen Kortex fort, sodass die Informationen aus der Retina in ihrer Anordnung unverändert im Kortex abgebildet werden. Der Hauptteil der aus dem Corpus geniculatum laterale zur primären Sehrinde ziehenden Fasern verläuft gefächert als Gratiolet-Sehstrahlung (Radiatio optica) in den visuellen Kortex als Teil des Neokortex um den Sulcus calcarinus, der primären Sehrinde (Area V1/Brodman-Areal 17) ein (Trepel, 1999). Wie der restliche Neokortex gehört die primäre Sehrinde histologisch zum dem Isokortex und ist aus sechs differenzierten Schichten (Lamina I-VI) mit schätzungsweise 200 Millionen Zellen wie Pyramidenzellen, Körnerzellen, Interneurone und vor allem Gliazellen aufgebaut. In der Lamina IV findet sich ein Nervenfaserverband, der sogenannte Gennari- oder Vica d'Azyr-Streifen. Diesem bereits makroskopisch erkennbaren Streifen verdankt die Sehrinde die Bezeichnung als Area striata (vgl. Brodmann, 1909; Trepel, 1999) oder auch striärer Kortex in Abgrenzung zur sekundären Sehrinde, auch extrastriärer Kortex genannt, der die Gennari-Streifung nicht aufweist. Die Hauptafferenzen enden in den Laminae IV. Von dort gehen Kollateralen ab zu den Pyramidenzellen in der äußeren Lamina VI (Stratum multiforme), die eine Rückkopplungsschleife mit dem Corpus geniculatum laterale bilden, während die Zellen der Lamina V (Stratum pyramidale

internum) Feedback in die Colliculi superiores leiten. In den tiefer von der Kalotte aus betrachteten Schichten II und III (Stratum granulosum et pyramidale externum) liegen kleinere bedornte Stern- und Pyramidenzellen, die die eigentliche Verarbeitung der visuellen Information leisten und diese anschließend in die übergeordneten visuellen Zentren weiterleiten. In der Lamina I, dem Stratum moleculare finden sich fast ausschließlich Interneurone und Nervenfasern (Brodman, 1909).

Wie bereits erwähnt ist auch der visuelle Kortex in retinotoper Ordnung strukturiert mit Abbildung des auf die Retina projizierten, um 180 Grad rotierten und seitenverkehrten Eindruckes der Umwelt, wobei die im Kortex repräsentierten Informationen jeweils aus der kontralateralen Gesichtsfeldhälfte stammen. Im Gegensatz zur Retina kommt es jedoch zu einer Verzerrung der Relationen zu Gunsten des zentralen Gesichtsfeldes, also einer räumlich vergrößerten kortikalen Repräsentation der in der Fovea centralis wahrgenommenen Sinneseindrücke (Holmes and Lister, 1916; Horton and Hoyt, 1991; Inouye, 1909). Eine besondere Bedeutung kommt der Gliederung des primären visuellen Kortex in V1 zu, die sich zum einen nach den horizontalen Schichten histologisch als auch anhand einer kolumnären (säulenartigen) vertikalen Struktur beschreiben lässt. Die vertikalen Strukturen werden in Orientierungs-, Dominanzsäulen und Hyperkolumnen unterteilt. Gemeinsam mit einer direkt angrenzenden Dominanzsäule bilden zwei Dominanzsäulen eine Hyperkolumne. In jeder Dominanzsäule ist die Information eines Auges enthalten, in einer Hyperkolumne immer jeweils die Information beider Augen, sodass sie jeweils einen Blickpunkt aus den zwei Augenperspektiven aus dem Gesichtsfeld wiedergeben. Benachbarte Hyperkolumnen repräsentieren benachbarte Bildpunkte. Orientierungssäulen reagieren entsprechend ihres Namens auf die Orientierung eines visuellen Objektes im Raum. Weitere spezialisierte Zellen, die vor allem auf Farbreize reagieren, sind geclustert in den sogenannten Blobs innerhalb superfizieller Kortexschichten. Blobs und Orientierungssäulen agieren als kortikale Vorverarbeitungsmodule, in der die gesamte visuelle Information eines Blickpunktes auf einzelne rezeptive Felder in ihre Einzelmerkmale zerlegt wiedergegeben werden und so einer weiteren Analyse in der sekundären Sehrinde verfügbar gemacht werden (Hubel and Wiesel, 1959, 1962).

Die sogenannte sekundäre oder assoziative Sehrinde, der extrastriäre Kortex, besteht aus den übergeordneten und auf Teilaspekte spezialisierten

Verarbeitungszentren der visuellen Wahrnehmung und umgibt das V1 Areal hufeisenförmig. Bei Affen konnten inzwischen bereits über 30 solcher höheren Verarbeitungszentren identifiziert werden, wobei man zwei separate Verarbeitungsbahnen unterscheiden muss. Beide nehmen ihren Ursprung im striären Kortex und divergieren anschließend sowohl funktional als auch räumlich innerhalb des extrastriären Kortex. Der ventrale Strom ("ventral stream"), der entscheidend für Objektmerkmalsidentifikation ist, verläuft occipitotemporal, während der dorsale Strom ("dorsal stream") bis in den parietalen Kortex zieht und selektiv in der Wahrnehmung der Orientierung und für die Erkennung von räumlicher Information, wie Bewegungsrichtung und Beschleunigung, ist (Goodale and Milner, 1992; Mishkin and Ungerleider, 1982). Dies ermöglicht eine motorische Reaktion auf die visuell wahrgenommene Umwelt. Stromabwärts können zunehmend komplexe Objektmerkmale zusammen verarbeitet werden und schließlich das visuelle Objekt in seiner Integrität oder eben die gesamte visuell wahrnehmbare Umwelt repräsentiert werden (Colby and Goldberg, 1999; Cox and Savoy, 2003; Goodale and Milner, 1992; Haxby et al., 2001, 2011; Milner and Goodale, 1995). Für diese modulare Verarbeitung der Merkmalsdimensionen lassen sich orientierend folgende Zentren in ihren unterschiedlichen Aufgaben unterscheiden: Areal V2 ist auf Gestalt- und Konturerkennung (Ito et al., 1995; Tanaka et al., 1991), V3 auf Gestalterkennung bewegter Objekte (Essen and Zeki, 1978), V4 auf Farberkennung (Bartels and Zeki, 2000; Zeki et al., 1991) und V5, auch mediotemporaler (MT) oder mediosuperiotemporaler Kortex (MST), auf Bewegungswahrnehmung (Movshon and Newsome, 1996; Newsome et al., 1990) spezialisiert (Livingstone and Hubel, 1988). Obwohl ihre Aufgaben teilweise überlappen, konnten sie durch Läsionsstudien zum Teil gut definiert werden, da eine begrenzte Schädigung in einem Areal zu unterschiedlichen Wahrnehmungsstörungen führt. So fällt es Patienten mit einer Schädigung der V5 schwer, Bewegungen adäquat zu verarbeiten. Patienten mit einer solchen Akinetopsie nehmen Bewegung als einzelne Bilder in serieller Abfolge wahr. Da ein solches Defizit in der Regel eine bihemisphärische Läsion voraussetzt, ist das Phänomen im klinischen Alltag selten (Zeki et al., 1991; Zihl et al., 1983). Weitere spezialisierte Areale liegen inferotemporal, hier befindet sich das Zentrum, das für Gesichtserkennung und Objektidentifizierung essentiell ist und bei isolierter Schädigung zur sogenannten Prosopagnosie, also zur Unfähigkeit Gesichter zu erkennen, führen kann (Epstein and Kanwisher, 1998). Abschließend ist noch das

frontale Augenfeld im präfrontalen Kortex von großer Bedeutung für die Wahrnehmung von Bewegung und insbesondere die Steuerung der visuellen Aufmerksamkeit (Amunts and Zilles, 2013). Neben der Zunahme der Spezialisierung der Verarbeitungsareale nimmt auch die Größe der rezeptiven Felder nach temporal signifikant zu (Nachweis in Affen (Gattass and Gross, 1981; Gattass et al., 1981; Ungerleider and Desimone, 1986; Ungerleider et al., 1984); Nachweis beim Menschen (Kastner et al., 1998, 1999)). Bei Menschen decken in V1 einzelne Neurone etwa ein Grad (1°) des Sichtfeldes ab, während in funktionell späteren Arealen bereits die gesamte Hälfte eines Gesichtsfelds durch einzelne Neurone repräsentiert wird. Hierfür ist der Kortex retinotop gegliedert, das heißt Neurone mit aneinandergrenzenden rezeptiven Feldern liegen im Kortex benachbart. Es liegt daher nahe, zu vermuten, dass die großen rezeptiven Felder in funktionell nachgeschalteten, übergeordneten Zentren aus der Konvergenz kleiner Felder in Zentren der frühen Verarbeitung hervorgehen. Sowohl anatomische als auch Bildgebungsstudien haben ergeben, dass es Feedbackschleifen zwischen den aufeinander folgenden Arealen des ventralen Stroms gibt (Felleman and Van Essen, 1991). Relevant in Hinblick auf Aufmerksamkeitslenkung und Objektwahrnehmung sind des Weiteren Projektionen von präfrontalen und parietalen Kortexarealen (Cavada and Goldman-Rakic, 1989; Ungerleider et al., 1989; Webster et al., 1994). Die Grundlagen dieser Erkenntnisse beruhen vor allem auf Läsionsstudien, unter anderem mit Schlaganfallpatienten, die bei Schädigung in parietalen und frontalen kortikalen Regionen Defizite in der Aufmerksamkeitslenkung im Sinne einer Neglektsymptomatik aufwiesen (Damasio et al., 1980; Mesulam, 1981).

Nachfolgend soll erläutert werden, welche Konsequenzen aus diesem neurofunktionellen Aufbau für die selektive Aufmerksamkeit im Allgemeinen und für die visuelle Aufmerksamkeitslenkung im Speziellen abgeleitet werden können.

3.4 Grundlagen der Aufmerksamkeit

Aufmerksamkeit zeichnet sich durch ihre Selektivität aus, denn sie setzt voraus, dass durch Hinwendung des Fokus auf einen Stimulus andere Reize dafür vernachlässigt werden (Desimone and Ungerleider, 1986; Desimone et al., 1985; Gattass et al., 1981; Ungerleider and Desimone, 1986; Ungerleider et al., 1984).

Heutzutage wird Aufmerksamkeit vor allem nach der "Drei Komponententheorie der Aufmerksamkeit" definiert (Petersen and Posner, 2012; Posner and Petersen, 1990). Die drei Komponenten, in die sich Aufmerksamkeit unterteilt, sind Aufmerksamkeitsaktivierung ("alerting"), Orientierung ("orienting") und die exekutive Kontrolle ("executive functioning").

Unter Aufmerksamkeitsaktivierung versteht man die unselektive Grundbereitschaft auf einen Reiz mit Aufmerksamkeit zu reagieren und sie setzt Vigilanz als Ausdruck der allgemeinen Wachheit und eine dauerhafte Reaktionsbereitschaft voraus. Hauptakteure dieses Alerting-Systems sind rechtshemisphärische frontale und parietale Areale sowie das aufsteigende retikuläre Aktivierungssystem (ARAS) als Teil der *Formatio reticularis* des Hirnstammes (Kinomura et al., 1996).

Aufmerksamkeitsorientierung beschreibt das selektive Erfassen einer sensorischen Information durch Priorisierung, also die Auswahl relevanter Reize bei gleichzeitiger Diskrimination unwichtiger Reize. Die Ausrichtung der Aufmerksamkeit erlaubt eine effiziente Informationsverarbeitung und folglich eine schnelle und korrekte Reaktion auf Stimuli. Dieser Prozess wird vor allem in posterioren, parietalen und frontalen Kortexarealen verarbeitet (Corbetta, 1998; Corbetta and Shulman, 2002).

Die kognitive bzw. exekutive Kontrolle, auch „Supervisory Attentional System (SAS)“ genannt, vermittelt Aspekte der Aufmerksamkeitskoordination und -kontrolle und beinhaltet den Einsatz bewusster Entscheidungsprozesse zur Erstellung einer strategischen Handlungsplanung, Handlungs- und Aufmerksamkeitspriorisierung, Impulskontrolle, situationsgerechter Aufmerksamkeitslenkung sowie Fehlererkennung und -korrektur. Die exekutiven Funktionen, insbesondere mentale Verarbeitungskonflikte können mit dem sogenannten "Stroop test" nach J. Ridley Stroop, auch Farbe-Wort-Interferenztest genannt, aufgezeigt werden (Stroop, 1935). Im klassischen Experiment sollen hierbei Probanden die Textfarbe von präsentierten Worten benennen. Handelt sich bei dem Wort selbst um eine Farbe, die aber nicht der Textfarbe entspricht, ist eine besondere Aufmerksamkeit der Probanden erforderlich, was sich bereits bei Gesunden in einer höheren Fehlerrate und Antwortlatenz niederschlägt. Bei Patienten mit Störungen der exekutiven Funktionen, insbesondere der Impulskontrolle, werden diese Unterschiede noch deutlicher, weshalb dieser Test auch als diagnostisches Verfahren Anwendung findet. Eine entscheidende Rolle in diesen Prozessen der exekutiven Kontrolle spielen der präfrontale Kortex mit seinen anterior zingulären, medialen und dorsolateralen

Anteilen sowie die Basalganglien (Botvinick et al., 1999; Raz and Buhle, 2006). Im Allgemeinen werden die beteiligten Regionen als exekutives Netzwerk zusammengefasst (Egner and Hirsch, 2005).

Obwohl diese Einteilung eine erste Charakterisierung der verschiedenen Aspekte der Aufmerksamkeit bietet, erlaubt sie keine Schlüsse auf den Einfluss von Aufmerksamkeit auf die Selektion und Verarbeitung sensorischer Inputs.

Neue Erkenntnisse lassen inzwischen eine präzisere Einteilung der selektiven Aufmerksamkeit zu. Man unterscheidet dabei grob zwei sich gegenseitig beeinflussende Konzepte: Aufmerksamkeitslenkung im Einklang mit den Bedürfnissen, der Motivation, der Erwartungshaltung und Handlungsabsicht eines agierenden Individuums im Sinne einer "Top-down"/zielgerichteten exekutiven Kontrolle (Corbetta and Shulman, 2002; Corbetta et al., 2008) versus einer unbewussten reizgetriggerten passiven Aufmerksamkeitsorientierung nach auffälligen Merkmalen, also "Bottom-up" gesteuert.

Im Anschluss an einen Überblick über Theorien der selektiven Aufmerksamkeit werden in den folgenden Kapiteln die reizbasierte Aufmerksamkeitsorientierung anhand dreier Kategorien, die sich entweder auf den räumlichen Ort eines Stimulus, die Charakteristika eines Objekts oder auf das abstrahierte, übergeordnete Objekt als integriertes Merkmalensemble beziehen, vorgestellt.

3.5 Selektive Aufmerksamkeit

Der Prozess der selektiven Aufmerksamkeitslenkung, das heißt subjektiv für relevant eingestufte Informationen auszuwählen und gleichzeitig vermeintlich irrelevante zu vernachlässigen, ermöglicht es dem Gehirn, trotz seiner limitierten Aufnahme- und Prozessierungskapazität, die Vielzahl an sensorischem Input aus seiner Umwelt effizient zu verarbeiten (Broadbent, 1958; Shiffrin and Schneider, 1984). Anschaulich kann das anhand des Beispiels eines mehrstimmigen instrumentalen Musikstückes gemacht werden. Unser Gehör erlaubt uns, entweder die Melodie als Summe seiner Einzelstimmen zu erfassen oder bei gezielter Hinwendung die Tonfolge eines Instrumentes isoliert zu betrachten unter Vernachlässigung aller anderen Instrumente. Besonders gut gelingt dies bei der selektiven Wahrnehmung von

menschlichen Stimmen wie Cherry 1953 anschaulich mit dem "Cocktail-party"-Effekt zeigen konnte (Cherry, 1953). In einem Stimmengewirr kann das menschliche Gehör Störgeräusche von ungewünschten Schallquellen, wie zum Beispiel der Liveband oder Unterhaltungen am Nachbartisch, unterdrücken und sich voll auf das Gespräch mit einer gewünschten Person konzentrieren. Nach welchen Kriterien das Gehirn entscheidet, welche Information als relevant eingestuft wird und daher bewusst gemacht und gespeichert wird und insbesondere, wann diese Selektion erfolgt, ist Gegenstand andauernder Forschung. Schon die Frage, zu welchem Zeitpunkt ein Stimulus als wichtig oder unwichtig eingeordnet wird, ist nicht abschließend geklärt. Werden bereits bei Reizwahrnehmung alle Stimuli durch einen Filter sortiert und so nur die gewünschte Information weitergeleitet, während andere Reize im Filter verbleiben? Dies behaupten Vertreter der sogenannten frühen Selektion, die in Experimenten eine Art Flaschenhalsphänomen nachweisen konnten, da bei simultaner akustischer Reizpräsentation im rechten und im linken Ohr (auch dichotisches Hören genannt) bei jeder Exposition entweder die Information im rechten oder im linken Ohr aufgenommen und verarbeitet werden konnte (Broadbent, 1958). Broadbent leitete diese Filtertheorie aus seinem sogenannten "Split-span"-Paradigma ab, bei dem Testpersonen unterschiedliche Ziffernpaare (2-7, 5-3, 6-8) jeweils im rechten und im linken Ohr zeitgleich präsentiert wurden und die Probanden ihre Aufmerksamkeit auf ein Ohr legen sollten. Dabei zeigte sich, dass die anschließende verbale Wiedergabe der Ziffern bevorzugt und besser nach Ohr und nicht nach gleichzeitig präsentierten Paaren erfolgte (Broadbent, 1954). Daraus folgerte Broadbent, dass bereits zu Beginn der Reizwahrnehmung am Sinnesorgan eine Selektion der Information anhand physikalischer Merkmale wie Reizort (linkes oder rechtes Ohr), Frequenz (z.B. männliche versus weibliche Stimme), Lautstärke und weiterer erfolgt und sogleich aufgabenirrelevante Informationen vor ihrer Verarbeitung vollständig, im Sinne eines 'Alles-oder-Nichts-Prinzips' abgefangen und unterdrückt beziehungsweise ausgeblendet werden. Erst nachdem ein Reiz diese Filterstation überwunden hat, erfolgt eine Weiterverarbeitung bezüglich des semantischen Inhalts, während aussortierte Reize zwar noch eine gewisse Zeit dem sensorischen Speicher zur Verfügung stehen, aber keine weitere semantischen Einordnung und Bewusstmachung im Kurzzeitgedächtnis erfahren.

Schon früh konnten Beobachtungen gemacht werden, die im Widerspruch mit der frühen Filtertheorie standen. Am anschaulichsten ist hier das Beispiel, dass man bei einem Tischgespräch mit einer Person trotzdem mitbekommt, wenn plötzlich der eigene Name am Nachbartisch ausgesprochen wird. Obwohl man mit voller Aufmerksamkeit seinem Gesprächspartner zugehört hat, registriert man sofort den Klang des eigenen Namens und fühlt sich angesprochen. Ein auffälliger, gegebenenfalls sogar bedeutsamer ("geprimter") Reiz, wird wahrgenommen und führt zu einer Aufmerksamkeitszuwendung, obwohl der Aufmerksamkeitsfokus auf eine konkrete Aufgabe ausgerichtet war (Moray, 1959). Evolutionär lässt sich dies insofern erklären, dass Warnsignale, die auf eine potentielle Gefahr hinweisen auch bei konzentrativ anspruchsvollen Leistungen registriert werden und in das Bewusstsein vordringen können. Eine Grundbereitschaft zur Reizwahrnehmung ist mutmaßlich permanent aktiv und unterdrückt eben nicht alle zu einem speziellen Zeitpunkt aufgabenirrelevante Impulse vollständig. Um dieser offensichtlichen auch inhaltlichen Verarbeitung eines Lautreizes gerecht zu werden, postulierten die Kollegen Deutsch die Theorie der späten Selektion. Danach werden alle Stimuli registriert und nicht nur anhand ihrer physikalischen Merkmale, sondern auch semantisch (also inhaltlich) analysiert, um anschließend nach Kriterien der Relevanz für höhere Verarbeitungsprozesse, insbesondere die Aufnahme in das Arbeitsgedächtnis, selektiert zu werden (Deutsch and Deutsch, 1963). Ergänzend fügte Norman 1968 hinzu, dass die Intensität eines Inputs auch ein wichtiger Faktor für seine weitere Auswahl sei (Norman, 1968). Es geschieht in diesem Fall also eine parallele ungefilterte Vorverarbeitung der Information und nicht, wie in dem von Broadbent vorgeschlagenen Modell, eine serielle, auf eine Informationseinheit zu einem Zeitpunkt beschränkte Reizverarbeitung nach physikalischen Kriterien. Die Limitation in der späten Selektion ergibt sich vielmehr durch die Speicherkapazität eines Primärspeichers (Kurzzeitspeicher), in dem die Verarbeitung der Information automatisiert abläuft. Erst anschließend werden die Informationen in eine zweite Speichereinheit übertragen (Langzeitspeicher), in dem die Aufmerksamkeit auf Ereignisse gelenkt wird auf Grundlage ihrer inhaltlichen Bedeutung und ihrer momentanen verhaltensbezogenen Relevanz. Diese Hinwendung der Aufmerksamkeit bedingt so zum Beispiel eine Speicherung der Information im Gedächtnis oder eine Fluchtreaktion (Norman, 1968).

Weder die frühe Selektion nach 'Alles-oder-Nichts-Prinzip' noch die späte Selektion erklären für sich alleine alle Phänomene der selektiven Aufmerksamkeit vollständig. Daraus resultierten multiple Versuche Aspekte beider Prinzipien in einer umfassenden Theorie zu verbinden. So erweiterte eine Schülerin Broadbents, A. Treisman, in ihrer Abschwächungstheorie ("Attenuation theory") den von Broadbent postulierten frühen Filter um eine vorangestellte Abschwächungsinstanz, die nicht nach dem "Alles-oder-Nichts-Prinzip funktioniert und alle unerwünschten Reize abblockt, sondern kontinuierlich und flexibel je nach Bedarf wichtige/relevante Informationen verstärkt und unerwünschte Wahrnehmungsinformationen abschwächt, sodass sie die Reizschwelle des Filters überwinden können oder nicht. Die Reizschwelle eines Reizes ist dabei abhängig von seiner Verstärkung aufgrund seiner semantischen Bedeutung, aber auch von den Stimulus-Eigenschaften, den aktuell benötigten Situationsanforderungen und den momentan verfügbaren Verarbeitungskapazitäten (Treisman, 1960). Bedeutsame Reize, insbesondere Warnreize oder der eigene Name, haben eine niedrigere Reizschwelle und können damit den Filter überwinden und bewusst werden, obwohl der Reizquelle und deren sensorischer Information keine Aufmerksamkeit zugekommen ist, während unwichtige Worte wie zum Beispiel "Socke" aufgrund ihrer hohen Reizschwelle im Filter aussortiert werden. Treismans Arbeiten wurden von Lavie und ihren Mitarbeitern mit ihrer "Perceptual load theory" in Experimenten spezifiziert, in denen sie zeigen konnte, dass das Ausmaß, in dem irrelevante Stimuli verstärkt werden, so dass sie den Reizfilter überwinden, von den kognitiven Ressourcen abhängt, die nach der Verarbeitung der relevanten Informationen verfügbar bleiben (Lavie, 1995, 2005; Lavie and Tsal, 1994; Lavie et al., 2004). Die konzentrierte Belastung der bearbeiteten Aufgabe, das heißt die Aufmerksamkeitsbelastung bestimmt, inwieweit die verfügbare Verarbeitungskapazität auf die relevanten und irrelevanten Aspekte der Aufgabe verteilt wird.

Die bisher aufgeführten theoretischen Konzepte beruhen ausschließlich auf Erkenntnissen neuropsychologischer Verhaltensstudien. Dank des Fortschritts in der Entwicklung neurophysiologischer Untersuchungstechniken und Bildgebungsverfahren konnten neue experimentelle Daten gewonnen werden. Von besonderer Bedeutung für die visuelle Aufmerksamkeit sind die Arbeiten über die funktionale Organisation des visuellen Systems mit der retinotopen Gliederung der primären und sekundären Sehrinde bzw. des striären und extrastriären Kortex und

der neuronalen Konvergenz seiner rezeptiven Felder. Denn auch die visuelle Aufmerksamkeit verfügt nur über begrenzte Ressourcen (Duncan, 1980, 1984; Treisman, 1969) und analog zu akustischen Reizen bemühen sich visuelle Objekte in permanenter Konkurrenz um neuronale Repräsentation (Ungerleider, 2000). Die aus der Retina weitergeleiteten visuellen Signale werden in den visuellen kortikalen Arealen überwiegend unter Aufrechterhaltung der räumlichen (=retinotopischen) Anordnung dargestellt, und werden in unterschiedlichen merkmalspezifischen Modulen prozessiert, in denen die Merkmalsdimensionen, wie zum Beispiel Farbe, Orientierung und Gestalt parallel verarbeitet werden können (Hubel and Wiesel, 1959, 1962). Um aus diesem Verarbeitungsprozess einen integrativen Sinneseindruck zu formen, müssen in einem letzten Schritt die seriell und parallel verarbeiteten Informationspäckchen zusammengefügt werden. Dank des Wissens um die funktionelle Anatomie und Prozesse dieses Systems konnte Treisman ihre "Feature integration theory" entwickeln (Treisman, 1998; Treisman and Gelade, 1980). In Analogie zu der frühen Selektion nach Broadbent postuliert Treisman darin eine mehrphasige Theorie. Initial, ohne bewusste Aufmerksamkeitszuwendung werden die Merkmale visueller Objekte in den spezialisierten Arealen (in sogenannten "feature-maps" nach Bewegung, Orientierung, Farbe, Größe) simultan registriert und vorverarbeitet. Erst in einem zweiten Schritt erfolgt die Verknüpfung der einzelnen Merkmale zu einer integrativen Repräsentation der visuellen Wahrnehmung durch sequentielle Hinwendung der Aufmerksamkeit. Dieser Prozess der Integration verläuft vermutlich seriell, wobei nacheinander einem Merkmal die Aufmerksamkeit zugewandt wird, entweder stimulusgetriggert durch saliente Reize oder externe Hinweisreize oder zielorientiert nach dem "Top-down"-Prinzip. Wolfe konnte diese nach wie vor als valide betrachtete Theorie erweitern, da er erkannte, dass die Integrationsprozesse der Merkmale zu effektiv für einen strikt seriellen Prozess verlaufen. Er konnte zeigen, dass die unbegrenzte, parallele und präattentive Vorbearbeitung durch Hervorhebung relevanter Merkmale den anschließenden seriellen und kapazitätslimitierten Prozess der Integration unterstützt im Sinne einer "guided search", also einer unterstützten Suche (Cave, 1999; Cave and Wolfe, 1990; Nakayama and Siverman, 1986; Treisman and Sato, 1990; Wolfe, 1994; Wolfe et al., 1989). Eine weitere Ergänzung der „Feature integration theory“ lieferte die "Ähnlichkeits-Theorie" nach Duncan und Humphreys, die in Experimenten zeigen konnten, dass die Zielsuche durch Ähnlichkeit der

gewünschten Zielreize mit Distraktoren als Ablenkungsreizen zunahm und durch Ähnlichkeit der Distraktoren untereinander beeinflusst wurde (Duncan and Humphreys, 1989). Da die "Merkmalsintegrationstheorie" einen plausiblen Erklärungsansatz der hierarchisch funktionellen Verarbeitung der großen Menge an Stimuluscharakteristika liefert, gilt sie weiterhin als valide, kommt aber nach wie vor an ihre Erklärungsgrenze, bei dem Versuch, die präzise Objektrepräsentation trotz hochgradiger neuronaler Konvergenz aufrecht zu erhalten, insbesondere bei, wie in der Natur regelhaft, gleichzeitiger Konfrontation mit multiplen visuellen Objekten unter Berücksichtigung der begrenzten Rechenleistung des visuellen Systems. Dieser Konkurrenzkampf der Stimuli um neuronale Repräsentation wird durch die top-down Funktion der exekutiven Kontrolle und durch Stimulussalienz im Sinne von "Bottom-up" Prozessen moderiert. Wie kann selektive Aufmerksamkeit einen modulierenden Einfluss auf die frühe präattentive Verarbeitung von Stimuli nehmen, die zur Lösung dieses Kampfes um die neuronalen Ressourcen beiträgt? Zum Tragen kommt hier zum Beispiel das "Biased competition model", bei dem die selektive Aufmerksamkeit die neuronale Aktivität auf die attendierten, also gewünschten Objekte ausrichtet, indem die rezeptiven Felder auf das attendierte Objekt beschränkt werden und gleichzeitig die der aufgaben- bzw. situationsirrelevanten, das heißt nicht attendierten Objekte ausgeblendet werden (Desimone, 1998; Desimone and Duncan, 1995; Duncan and Humphreys, 1992, 1989; Moran and Desimone, 1985). Ein weiterer Ansatz ist die "Feature-similarity-gain"-Hypothese, nach der die neuronale Antwort im extrastriären Kortex von der Übereinstimmung eines dort angesiedelten merkmalspezialisierten Neurons mit dem dazu korrespondierenden Merkmal eines präsentierten, also visuell wahrgenommenen Objektes übereinstimmt (Maunsell and Treue, 2006; Treue, 2001; Treue and Martínez Trujillo, 1999).

Im Folgenden soll auf die drei grundlegenden Mechanismen der selektiven visuellen Aufmerksamkeit eingegangen werden: die raumbasierte-, merkmalsbezogene/dimensionsbezogene- und objektbasierte selektive Aufmerksamkeit. Anhand der vorhandenen Erkenntnisse aus Studien mittels neurophysiologischer und bildgebender Verfahren können diese näher beschrieben werden.

3.5.1 Orts-/Raumbasierte selektive Aufmerksamkeit

Die offensichtlichste Art, mit der Menschen die Welt wahrnehmen, ist mit ihren Augen. Die visuelle Exploration der Umwelt ist am einfachsten durch Augenbewegung möglich: mit Blicksakkaden, also kleinen Augenbewegungen wird ein Bild oder eine Szene von Objekt zu Objekt abgesucht ("overt attention") und der foveale Fixierungspunkt entspricht dabei dem Zentrum der Aufmerksamkeit. Bei Fixierung der Augen auf einen Punkt ist dennoch eine Exploration des Bildes ohne Augen- oder Kopfbewegung durch gezielte Verlagerung der Aufmerksamkeit möglich, dies entspricht der sogenannten "covert attention". Posner postulierte darauf basierend sein Konzept des "Spotlight of attention", eines Suchscheinwerfers mit Lichtkegel, der gezielt die anvisierten Objekte eines Bildes anstrahlt, das heißt die bewusste Verarbeitung der visuellen Wahrnehmung ermöglicht (Posner, 1980). In weiteren Experimenten konnte Posner zeigen, dass ein Zielreiz ("target") besser und schneller verarbeitet wurde, wenn er in einem vorher bestimmten, sogenannten attendierten, Ort auftrat. Auf den Zielbereich wurde hierbei vorher mit einem ortsbezogenen Hilfreiz ("cue") hingewiesen (Posner et al., 1984). Vereinfacht gesagt wurden Stimuli an dem angestrahlten Ort schneller und präziser verarbeitet, zusammengefasst unter dem Begriff "Spatial cueing"-Paradigma". Andere Forscher schlugen anstelle eines konstant großen oder multipler kleinerer Lichtstrahlen einen adaptiven Scheinwerfer mit der flexiblen Funktion einer Vergrößerungslinse vor, die eine Fokussierung der Aufmerksamkeit auf einen begrenzten Bereich zulässt oder in entgegengesetzter Richtung bei dem Herauszoomen eine Wahrnehmung eines größeren Bereichs zulässt. Dies geschieht unter Einbuße der Verarbeitungseffizienz als Hinweis auf eine begrenzte Kapazität der Aufmerksamkeitsverarbeitungsressourcen (Castiello and Umiltà, 1990; Eriksen and St James, 1986; Eriksen and Yeh, 1985). Downing entwickelte diese Idee weiter anhand seiner Beobachtung, dass innerhalb des Lichtkegels nach außen hin eine graduelle Abnahme der Verarbeitung stattfindet, das heißt im zentralen Fokuspunkt die höchste Aufmerksamkeitsintensität liegt (Downing, 1988; Hillyard and Mangun, 1987). Statt dieser linearen Graduierung der Verarbeitungseffizienz wurde von Hopf et al. das aufgrund seiner Form als "Mexican hat" bezeichnete Modell vorgeschlagen, das über eine Abnahme der Verarbeitungsstärke nach peripher

hinaus eine aktive Unterdrückung der Verarbeitungsprozesse abbildet, bei Erreichen der äußeren Peripherie aber einen erneuten Leistungssprung erfährt (Boehler et al., 2009; Hopf et al., 2006a). Diese theoretischen Überlegungen konnten zum Teil auch in Verhaltens- und bildgebungsgestützten Experimenten und in Form von elektrophysiologischen Methoden bestätigt werden (Eimer, 2000; Hopf et al., 2006b; Malinowski et al., 2007; Müller et al., 2003; Song et al., 2006).

Kombinierte EEG/EKP Studien trugen bei, die zeitliche Komponente der ortsbasierten Aufmerksamkeitsmodulation zu untersuchen. Dabei zeigte sich reproduzierbar, dass ortsbasierte Orientierung die Verarbeitung in frühen sensorischen Kortexarealen faziilitierte, was sich in einer Zunahme in der Amplitude der P1 und N1-Amplitude niederschlägt. Diese beiden werden als Ausdruck einer frühen Aktivierung des visuellen Kortex gewertet (Harter et al., 1982; Heinze et al., 1990; Hillyard and Mangun, 1987; Hillyard and Münte, 1984; Hillyard et al., 1998; Luck and Hillyard, 1994). Diese Effekte sind vor allem posterior-lateral und medial-occipital nachweisbar und werden für die P1-Komponente (positiver Ausschlag nach 70-130ms) als Ausdruck früher Selektionsprozesse im Sinne einer Suppression irrelevanter Reize und für die N1-Komponente (erster negativer Ausschlag mit Peak nach 130-200ms) als Korrelat der Auswahl attendierter Stimuli gewertet (Hopf et al., 2002).

3.5.2 Merkmalsbezogene Aufmerksamkeit

Bei der merkmalsbezogenen Aufmerksamkeit erfolgt der Selektionsprozess der visuellen Wahrnehmungsverarbeitung anhand von nicht-räumlichen Stimulusattributen wie zum Beispiel Größe, Farbe oder Bewegung, denn ein visuelles Objekt lässt sich auch als Summe seiner visuellen Merkmale definieren (Garner, 1974; Shepard, 1964). Dies ermöglicht eine Selektion der Aufmerksamkeit anhand einzelner visueller Merkmale eines visuellen Stimulus und nicht nach seiner Position im Raum. Schon allein der anatomische und funktionelle Aufbau des visuellen Kortex legt einen solchen Mechanismus nahe. Dennoch schreiben die meisten modellhaften Vorstellungen der Ortskodierung eines visuellen Objektes die entscheidende Rolle in der selektiven Aufmerksamkeitsverarbeitung zu und nur

sekundär eine anschließende Selektion nach Merkmalen des Objekts. Insbesondere zur Reintegration der Merkmale zu einer Gesamtwahrnehmung des Objektes nach Aufteilung in die selektiven rezeptiven Felder und spezialisierten Verarbeitungszentren wird die vorher gespeicherte ortsbasierte Merkmalskarte für unerlässlich angesehen (Cave and Bichot, 1999; Treisman and Gelade, 1980; Treisman and Sato, 1990).

Aber Stimulusmerkmale sind nicht zwangsläufig einer primär räumlichen Vorverarbeitung untergeordnet, sondern können auch selbst die Hinwendung der Aufmerksamkeit zu Zielobjekten im Sinne einer selektiven Aufmerksamkeitslenkung modulativ beeinflussen (Cave, 1999; Treisman and Sato, 1990; Wolfe, 1994; Wolfe et al., 1989). Diese globale, also auf das gesamte Gesichtsfeld und nicht nur auf attendierte Objekte angewandte präattentive Selektion visueller Information nach einzelnen Merkmalen (auch Dimensionen genannt) wie Orientierung, Bewegungsrichtung oder Farbe ermöglicht vergleichbar zu der ortsbasierten Aufmerksamkeitslenkung eine effizientere Verhaltensantwort auf einen Zielreiz. Dies geschieht unabhängig davon, ob der Reiz in einem attendierten Ort präsentiert wird oder in einem nicht ortsbasiert selektierten Bereich (Saenz et al., 2003). Vereinfacht gesagt lässt sich also aus dem merkmalsbasierten Aufmerksamkeitsmodell ableiten, dass auf ein Merkmal spezialisierte Neurone stärker durch dieses Merkmal aktiviert werden und auf ein anderes Merkmal spezialisierte Neurone zeitgleich supprimiert bzw. in ihrer Antwort abgeschwächt werden. Unter Anwendung gezielter Paradigma konnten die unter 3.3 erwähnten zum Teil überlappenden spezialisierten Zentren der merkmalsbasierten Selektion unter anderem für Farbe in den Arealen V2, V4, und inferior temporal (IT) (Luck et al., 1997; Motter, 1994; Reynolds et al., 1999), für Orientierung in V1, V2 und V4 (McAdams and Maunsell, 1999; Motter, 1993), für Bewegung(srichtung) mitteltemporal (MT) (Treue and Maunsell, 1996, 1999) und für noch weitere Dimensionen in elektrophysiologischen Aufnahmen in Affen detektiert und in fMRT Studien am Menschen bekräftigt werden. Diese spezifische und modulare Aktivierung kann im Sinne einer merkmalsbasierten Aufmerksamkeit noch verstärkt werden, indem Probanden gesagt wird, dass sie auf eine Merkmalseinheit eines Stimulus (d.h. eines visuellen Objektes) achten sollen. In funktionellen Bildgebungsstudien konnte so gezeigt werden, dass bei Präsentation einer Punktwolke in einer festgelegten Farbe und Bewegungsrichtung die

Kortexaktivierung zwischen medialen okzipitotemporalen und ventralen okzipitalen Kortex gewechselt wird, je nachdem auf welches der zwei Merkmale (Farbe oder Richtung) die Aufmerksamkeit gerichtet werden soll (Liu et al., 2003; Schoenfeld et al., 2007). Dieser merkmalsbasierte Aufmerksamkeitseffekt beschränkt sich dabei nicht auf das Zentrum der Aufmerksamkeit, sondern dehnt sich über das globale Gesichtsfeld aus und moduliert ein durch ein Merkmal im nicht beachteten Areal erzeugtes EKP in dem Maße, in dem das Merkmal einem attendierten oder auch einem aufgabenrelevanten Merkmal ähnelt (Bartsch et al., 2015; Bondarenko et al., 2012; Stoppel et al., 2012).

Auch in daraus abgeleiteten EEG/EKP-Studien zur Untersuchung der zeitlichen Komponente der merkmalsbasierten Selektion zeigte sich ein auffälliger Unterschied der Modulation der ereigniskorrelierten Potentiale. Anders als bei der raumbasierten Aufmerksamkeit ist die Selektion von Stimulusobjekten anhand ihrer nicht-räumlichen Dimensionen nicht mit einer P1-, sondern mit einer N1-Komponente assoziiert und diese variiert in ihrer Latenz je nach Dimension und verhaltensbezogener Aufgabenrelevanz eines Stimulus (Bartsch et al., 2015; Bondarenko et al., 2012; Stoppel et al., 2012).

Folgeexperimente haben gezeigt, dass die merkmalsbasierte Aufmerksamkeit sogar die Verarbeitung nicht relevanter Merkmale eines Objektes verbessert, was zu Überlegungen über einen weiteren Mechanismus der selektiven Aufmerksamkeitslenkung geführt hat, der im anschließenden Abschnitt erklärt werden soll (Schoenfeld et al., 2003, 2014; Sohn et al., 2005).

3.5.3 Objektbasierte Aufmerksamkeit

Unter dem Prinzip der objektbasierten Aufmerksamkeit versteht man die attentive Betrachtung eines Objektes in seiner Integrität, das heißt unter Zusammenfassung seiner einzelnen Merkmale zu einer hierarchisch übergeordneten und abstrahierten Gesamtform (Duncan, 1984; Egly et al., 1994; O'Craven et al., 1999; Schoenfeld et al., 2003). Werden Stimuli so präsentiert, dass sie eine Segmentierung in abgrenzbare Gruppen gestatten, können sie auch in ihrer Integrität selektiert und prozessiert werden (Humphreys et al., 1989). Diese Zusammenfassung erlaubt nicht

nur bei Betrachtung eines einzelnen Merkmals seine bevorzugte Bearbeitung, sondern verbessert zeitgleich die Verarbeitung aller Dimensionen des Objekts (Driver and Baylis, 1998; Kanwisher and Driver, 1992; Scholl, 2001). Erleichtert wird die zu einer Gruppe zusammengefasste Wahrnehmung von visuellen Reizen zum Beispiel durch ihre räumliche Nähe aber auch Ähnlichkeiten in Farbe, Form und weiteren Merkmalen (vgl. Gestalttheorie (Koffka, 1922; Köhler, 1929; Wertheimer, 1912)).

Zur Vermeidung des Einsatzes einer ortsbasierten Selektionsstrategie wird in Experimenten zur Überprüfung einer objektbasierten selektiven Aufmerksamkeit häufig ein Trick angewandt: Duncan und Kollegen legten eine Box und eine Linie direkt übereinander. Beide Objekte konnten in Bezug auf zwei Merkmale variiert werden. Die Box konnte groß oder klein sein und eine Aussparung an der linken oder an der rechten Seite haben, während die Linie nach links oder nach rechts von der Vertikalen abwich und entweder gepunktet oder gestrichelt war. Probanden mussten jeweils zwei Merkmale eines Objekts (z.B. große Box mit Aussparung links) oder je ein Merkmal für beide Objekte (z.B. große Box und gepunktete Linie) angeben. Es fiel Probanden eindeutig einfacher, die Dimensionen eines Objektes zu benennen als je ein Merkmal der Box und des Strichs, was zu der Bezeichnung "Same object advantage" (Vorteil des selben Objekts) führte (Duncan, 1984). Diese Bevorteilung des gleichen Objektes ging sogar soweit, dass die zwei Merkmale genauso gut benannt werden konnten, wie in einem Szenario, in dem nur ein Merkmal eines Objekts abgefragt wurde. Diese Ergebnisse wurden bereits vielfach repliziert (Duncan, 1993; Duncan and Nimmo-Smith, 1996; Egly et al., 1994; He and Nakayama, 1995; Kramer et al., 1997; Lamy and Tsal, 2000; Vecera and Farah, 1994, 1997). Als Synthese des von Desimone und Moran postulierten Modells der "Biased competition" und seines "Same object advantage" stellte Duncan in Folge die Theorie der integrierten Konkurrenz ("Integrated competition") auf, in der es zu einer Konkurrenz der Objektmerkmale um Aufmerksamkeit kommt. Das siegreiche Merkmal bedingt eine Aufmerksamkeitshinwendung auf die weiteren Merkmale des Objekts, sodass alle Dimensionen in den jeweiligen spezifischen kortikalen Verarbeitungsarealen in den Vordergrund rücken und prozessiert werden (Desimone, 1998; Driver and Baylis, 1998; Duncan and Nimmo-Smith, 1996; Duncan et al., 1997).

Schoenfeld und Kollegen gelang es, in einem umfassenden experimentellen Setup die hohe räumliche Auflösung der funktionellen Bildgebung (fMRT) mit der zeitlichen Diskriminationsschärfe elektrophysiologischer Daten zu kombinieren und so den Ort als auch den Zeitpunkt der kortikalen Verarbeitung bei der objektbasierten Selektion zu identifizieren (Schoenfeld et al., 2003).

Schoenfeld et al. präsentierten in ihrer Aufgabenstellung zwei sich komplett überlagernde Punktwolken aus jeweils 50 zufällig verteilten Punkten. Während eines 300ms langen Trials bewegte sich die eine Wolke innerhalb der Apertur nach links, die andere nach rechts, sodass sie anhand ihrer Bewegung als individuelle Objekte für den Beobachter in zwei unterschiedliche transparente Oberflächen differenziert werden konnten. Probanden waren aufgefordert, ihre Aufmerksamkeit entweder der nach links oder der nach rechts sich bewegenden Oberfläche zu widmen. Die Bewegung wurde insofern zu einem attendierten Merkmal. Für die Probanden unerwartet (nicht attendiert) konnte es zu einem Farbwechsel der Punkte einer Oberfläche von weiß nach rot kommen oder beide Oberflächen blieben in der ursprünglichen weißen Farbe. Sowohl in den ereigniskorrelierten Potentialen als auch in den ereigniskorrelierten Magnetfeldern ließ sich eine signifikante Differenz der Amplitudenantwort nach 200-240 ms nachweisen für den Fall, dass die nach ihrer Bewegungsrichtung attendierte Oberfläche ihre Farbe änderte versus für den Fall, in dem die nicht beachtete Farbpunktansammlung von weiß zu rot wechselte. Anhand der Quellenanalyse der Wellenform der ereigniskorrelierten Potentiale und Magnetfelder konnte hierfür der Gyrus fusiformis als Quelle identifiziert werden. In den fMRT-Daten konnte damit übereinstimmend ein Korrelat erhöhter Aktivierung in der Area V4 bei Farbänderung der verfolgten Farbwolke nachgewiesen werden. Dieses Areal unterliegt wie der gesamte visuelle Kortex einer retinotopen Gliederung und gilt als Zentrum der farbspezifischen Merkmalsanalyse (Bartels and Zeki, 2000; McKeefry and Zeki, 1997). Man konnte daher aus den Daten schlussfolgern, dass neben der Zuweisung der Aufmerksamkeitsressourcen auf die Bewegungsrichtung auch Ressourcen für irrelevante Merkmale dieses Objektes aufgebracht wurden. Diese serielle, innerhalb von 40-60ms erfolgende (vergleichsweise schnelle) Hervorhebung der Verarbeitung des eigentlich aufgabenirrelevanten Merkmals wurde als Bestandteil der Merkmalszusammenfassung (Binding) zu einem integrierten/abstrahierten Objekt gewertet und bestätigte die von Duncan 1984

vorgeschlagene Theorie der integrierten Konkurrenz (Schoenfeld et al., 2003, 2014).

3.6 Selektive Aufmerksamkeit in "Multiple object tracking" Aufgaben

Bisher wurde die Notwendigkeit der Selektivität der Aufmerksamkeit und der daraus abgeleiteten Kapazitätsbegrenzung erläutert. Auf den ersten Blick widerspricht dies der Erfahrung bei dem Versuch mehrere Dinge gleichzeitig im Auge zu behalten, wie zum Beispiel bei dem überraschend mühelosen Verfolgen eines schnellen Sportereignisses, wie bei einem Basketballspiel mit zehn sich unabhängig voneinander bewegenden Spielern und einem Spielball. Bereits seit knapp 30 Jahren weiß man, dass gesunde Probanden gut in der Lage sind, mehrere sich zufällig bewegende visuelle Objekte für mehrere Sekunden zu verfolgen. In experimentellen Aufgabenstellungen wird dies meist mittels einer sogenannten "Multiple object tracking (MOT)" Aufgabe getestet, bei der Probanden mehrere uniforme Objekte oder Items präsentiert bekommen und einige davon verfolgen müssen, während diese sich zufällig bewegen, um anschließend die initial definierte Zielgruppe benennen zu können. Versuche mit Probanden haben gezeigt, dass diese bis zu fünf Objekte gleichzeitig verfolgen können und anschließend diese mit einer Treffersicherheit von bis zu 80% identifizieren können. Wie das visuelle System dies möglich macht und wie diese Fähigkeit in Einklang mit den vorhandenen Theorien der selektiven Aufmerksamkeit gebracht werden kann, hat in den Neurowissenschaften eine Vielzahl an Theorien hervorgebracht.

Die erste Theorie legt der Aufmerksamkeitslenkung ein System mittels Indizes (durch Pylyshyn auch FINST für "Fingers of instantiation" genannt) zu Grunde. Zu verfolgende Objekte werden hierbei initial indiziert bzw. markiert, ohne dass bereits genauere Informationen wie zum Beispiel Form oder Art der Objekte registriert oder gespeichert werden (Pylyshyn and Storm, 1988). Diese Indizes beinhalten kodierte Informationen über die Position der Zielobjekte im Raum, die es möglich macht, die Objekte im Raum wiederzufinden, ohne jedoch die Objekte näher zu charakterisieren, das heißt ihre Merkmale einzeln wahrzunehmen. In dieser Theorie entspricht die visuelle Aufmerksamkeitslenkung der von Posner postulierten ortsbasierten Selektion mittels eines von Objekt zu Objekt springenden

Scheinwerfers, der immer nur ein Objekt in den Fokus stellen kann, wobei mehrere indizierte Objekte in schneller Folge angestrahlt, das heißt verfolgt, werden können. Erst wenn ein indiziertes Objekt hierbei in den Fokus gerückt wird, wird es möglich, dessen Eigenschaften wie zum Beispiel Farbe, Größe und Form genauer zu charakterisieren und wahrzunehmen. Alternativ konnten nachfolgende Versuche Hinweise liefern, der Scheinwerfer entspreche mehr einem kontinuierlich kreisendem Scheinwerferkegel, der so alle Items 'im Blick' behält (Hogendoorn et al., 2007).

Andere Experimente schlagen das sogenannte "Multifocal attention model" (Cavanagh and Alvarez, 2005; Juola et al., 1991; Shaw and Shaw, 1977) vor, indem der eine große Scheinwerferkegel in mehrere kleinere Strahlen aufgeteilt wird sodass mit jedem der kleinen Scheinwerferstrahlen ein Objekt verfolgt werden kann und implizit so das Verfolgen mehrerer Objekte gleichzeitig erlaubt (Cavanagh and Alvarez, 2005). Diese Aufteilung der Aufmerksamkeit geht mit einer Verschlechterung der Verfolgungsgenauigkeit einher, linear zu der Anzahl an Unterteilungen. Diese Art der kontinuierlichen Verfolgung der Objekte, anstatt des in schneller Folge nacheinander Ableuchtens indizierter Objekte, wird unterstützt von Ergebnissen, die zeigen, dass die Anzahl der Items, die so verfolgt werden können, deutlich größer ist als die vier bis fünf im Scheinwerfer Modell. Wie viele kontinuierlich verfolgt werden können ist abhängig von Charakteristika, die das Verfolgen erschweren. Charakteristika, die Einfluss auf den Schwierigkeitsgrad haben, sind zum Beispiel die Geschwindigkeit der Objekte oder wie nahe beieinander die Items sich befinden (Alvarez and Franconeri, 2007).

Diese Theorien lassen sich dem Prinzip der ortsbasierten Kodierung zuordnen, da bei ihnen jedes der verfolgten Items einzeln in seiner räumlichen Position betrachtet wird. Zusätzlich ist allen bisher genannten Hypothesen gemeinsam, dass mit Anstieg der Aufgabenanforderungen eine lineare Erhöhung des kognitiven Ressourcenbedarfs einhergeht, die zu einer Limitierung der Anzahl der zu verfolgenden Objekte führt. Pylyshyn ging davon aus, dass maximal vier bis fünf Objekte verlässlich präattentiv indiziert werden können (Pylyshyn and Storm, 1988). Die meisten Erklärungsansätze ziehen hier eine Parallele zu der Theorie des visuellen Kurzzeitgedächtnisses (VSTM). Mittels VSTM können nur eine begrenzte Anzahl von Bildern für eine gewisse Zeit erinnert werden, analog dazu können nur eine endliche Zahl an bewegten Objekten für die visuelle Aufmerksamkeit

vorselektiert, das heißt indiziert werden (Cowan, 2001; Luck and Vogel, 1997; Pashler, 1988; Zhang and Luck, 2008, 2011).

Ein völlig anderer möglicher Ansatz ist daher, aus den einzelnen Objekten mental eine übergeordnete polygone/geometrische Figur zu erstellen und nur die sich morphende äußere Form während der Bewegung zu verfolgen (Yantis, 1992). Dies ermöglicht eine parallele Verfolgung mehrerer Items. Verhaltensdaten stützen die Annahme, dass abstrahierende Objektwahrnehmung teilweise außerhalb der üblichen retinalen Repräsentation erfolgen müsste, da lokale Veränderungen an den einzelnen Objekten in dieser Situation die Verfolgungsleistung nicht mindern (Liu et al., 2005). Auch konnte gezeigt werden, dass möglicherweise beide Strategien, das heißt zum einen eine kontinuierliche Verfolgung einzelner Objekte anhand von Information zu ihrer räumlichen Position als auch mittels sich verändernder abstrakter Objektrepräsentation als parallele kognitive Prozesse beim Tracking zur Anwendung kommen (Merkel et al., 2015, 2017).

Elektrophysiologische Daten, in denen ereigniskorrelierte Potentiale bei einer "Multiple object tracking" Aufgabe an gesunden Probanden abgeleitet wurden, zeigen eine frühe visuelle Modulation der Antwortamplitude der Potentiale. Dies weist auf einen formbasierten Prozess hin, der nur auf das übergeordnete (abstrahierte) Polygon angewendet wird und eine parallele, das heißt gleichzeitige, Verfolgung der einzelnen Items ermöglicht. Eine späte visuelle Komponente hingegen scheint sich im Effekt der EKP-Amplitude in Abhängigkeit der Kongruenz der zu verfolgenden Items und den anschließend geprüften Objekten anzupassen (Merkel et al., 2014). Diese späte visuelle Komponente weist auf einen seriellen, also jedes Objekt einzeln, ortsbasierten Verfolgungsmechanismus hin.

Mehrere Studien deuten an, dass vor allem geübte Probanden in der Lage sind, den formbasierten Verfolgungsmechanismus erfolgreich anzuwenden (Merkel et al., 2017; Oksama and Hyönä, 2008; Yantis, 1992). Auch wenn die Annahme besteht, dass beide Strategien zur Anwendung kommen können -insbesondere bei erfahrenen Studienteilnehmern- bleibt unklar, zu welchem Anteil an einem erfolgreichen Verfolgen und Wiedererkennen die unterschiedlichen Mechanismen beitragen.

Nach einer Hirnläsion wie zum Beispiel einem ischämischen Schlaganfall kann es bei Patienten zu einem unilateralen uni- oder multimodalen Neglekt, also

beispielsweise einer sensorischen Vernachlässigung der Reize einer Gesichtsfeldhälfte ohne Gesichtsfelddefekt, kommen. Aus Studien weiß man, dass die Symptomatik häufiger und klinisch ausgeprägter sich präsentiert für den Fall einer Läsion der rechten Hemisphäre (unter Berücksichtigung der regelhaften linkshemisphärischen Hemisphärendominanz bei rechtshändigen Menschen) (Vallar, 1993). Auch generell scheint die rechte Hemisphäre wichtiger bei Aufmerksamkeitsaufgaben zu sein und ist darüber hinaus in der Lage, Aufmerksamkeit in sowohl die rechte als auch die linke Seite bzw. Gesichtsfeld zu lenken. Die linke Hemisphäre hingegen kann den Aufmerksamkeitsfokus überwiegend auf die rechte, kontralaterale Seite verlagern (Heilman and Van Den Abell, 1980; Mesulam, 1981). Daraus lässt sich eine gewisse Spezialisierung der rechten Hemisphäre für die Verlagerung des Aufmerksamkeitsfokus folgern, wodurch ihr eine besondere Bedeutung zukommt. Über diese Daten zur hemisphärischen Asymmetrie der Aufmerksamkeit hinaus zeigen Studien eine Dissoziation zwischen objektbasierten und ortsbasierten Aufmerksamkeitsmechanismen im linken und rechten parietalen Kortex nahe (Buck et al., 1997; Egly et al., 1994). Unklar ist der Anteil der Hemisphären beim Einsatz der zwei Mechanismen der selektiven Aufmerksamkeitslenkung.

3.7 Zielsetzung der Arbeit

Die im Rahmen dieser Dissertation durchgeführte Studie zielt darauf ab, ein besseres Verständnis über die Rolle des linken und rechten Kortex für die unterschiedlichen seriellen und parallelen in Kapitel 3.6 beschriebenen Strategien zur visuellen Aufmerksamkeitsverarbeitung bei der Verfolgung mehrerer Objekte zu gewinnen. Hierfür führten Schlaganfallpatienten mit ischämischer Läsion entweder in der linken oder rechten parietalen Hemisphäre im Versorgungsgebiet der Arteria cerebri media eine "Multiple object tracking" Aufgabe durch, während zeitgleich Verhaltensdaten und ereigniskorrelierte Potentiale aufgezeichnet wurden. Sowohl für die orts- als auch für die formbasierte Strategie zur Objektverfolgung konnten EKP als elektrophysiologische Marker zu ihrer Unterscheidung identifiziert werden (Merkel et al., 2014). Diese Marker kommen in der aktuellen Studie zum Einsatz, um

den Einfluss der Hemisphären auf die Verfolgungsmechanismen und Strategien messbar zu machen.

Die Erkenntnisse dieser Arbeit können dadurch zu einer Verbesserung des Verständnisses der Funktionsweise unseres Gehirns, der kognitiven Verarbeitung in Hinblick auf Aufmerksamkeitsfunktionen und den Anteil der Hemisphären in der Verarbeitung dieser beitragen.

4 Patientenkollektiv, Material und Methoden

4.1 Studiendesign und Teilnehmer

In die Studie wurden 32 Patienten nach einem ischämischen Schlaganfall im Versorgungsbereich der Arteria cerebri media während ihres stationären Aufenthaltes in den Kliniken Schmieder Heidelberg im Zeitraum von November 2018 bis Mai 2019 eingeschlossen. Aufgrund von EEG-Artefakten mussten 11 Patienten von der weiteren Analyse ausgeschlossen werden. Von den 21 Patienten (10 Frauen, mittleres Alter = 59.5 Jahre, SD = 9.8 Jahre; 11 Männer, mittleres Alter 56.3 Jahre, SD = 14.5 Jahre), die Eingang in die Studie fanden, hatten 12 (6 Frauen, 6 Männer) einen linkshemisphärischen Schlaganfall und 9 (4 Frauen, 5 Männer) einen rechtshemisphärischen Schlaganfall erlitten. Das Alter aller Patienten lag zwischen 29 und 79 Jahren ($M = 57,8$, $SD = 12,3$) und unterschied sich nicht zwischen beiden Läsionsgruppen ($t(19) = 1,04$, $p > 0,3$). Die Studienteilnahme war freiwillig und erfolgte nach ausführlicher Aufklärung der Patienten sowie deren schriftlichem Einverständnis. Die Studienteilnahme konnte jederzeit von Seiten der Patienten abgebrochen werden.

Alle Patienten waren rechtshändig und hatten keine Gesichtsfelddefekte oder unkorrigierte Visuseinschränkungen. Keiner der Patienten hatte bereits an einer visuellen Aufmerksamkeitsstudie teilgenommen oder kannte die gestellte Aufgabe bereits vor Durchführung der Messung.

4.2 Stimuli und Aufgabe

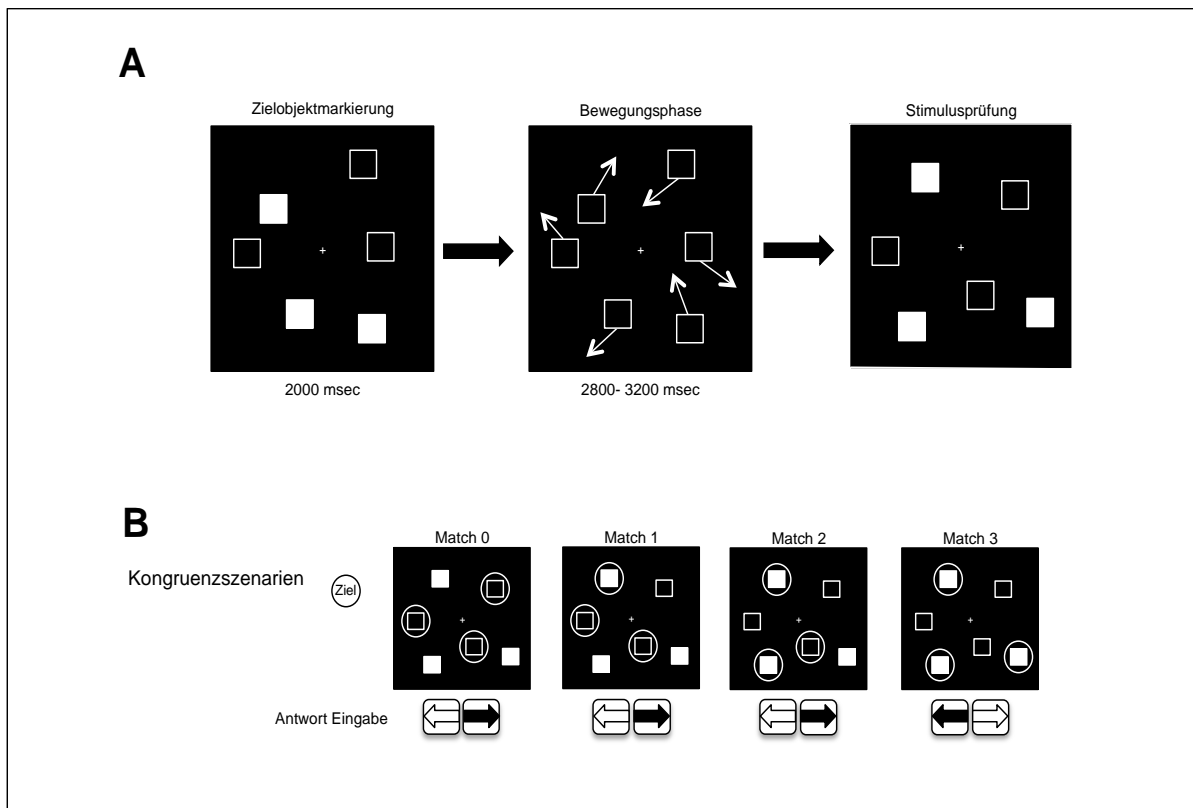


Abbildung 1 Versuchsaufbau:

A Zu Beginn jeder Aufgabe blinken drei der Quadrate, um sie als Ziele zu markieren. Alle sechs Objekte bewegen sich anschließend zufällig für circa drei Sekunden, stoppen und es leuchten drei Quadrate auf als Ereignis. Die Endpositionen der Quadrate und das Ereignis haben dieselbe räumliche Anordnung in jeder Aufgabe.

B Die Stimulusprüfung kann ohne Korrespondenz zur Zielmarkierung sein (Match 0), in einem oder zwei markierten Objekten übereinstimmen oder eine volle Übereinstimmung zeigen, je nachdem welche Quadrate zu Beginn der Aufgabe durch Blinken markiert wurden. Im Falle einer vollen Kongruenz drücken Patienten die rechte Pfeiltaste, in jedem anderen Fall die linke Pfeiltaste auf einer Tastatur.

Die "Multiple object tracking" Aufgabe wurde in Matlab (Mathworks, Natick, MA, USA) programmiert, angepasst an eine an Probanden erprobte Aufgabe (Merkel et al., 2014). Hierfür wurden die zu verfolgenden Items in Form von schwarzen Quadraten mit weißer Umrandung auf einem Computerbildschirm mit einem schwarzen Hintergrund in einem Feld der Größe von $21^\circ \times 21^\circ$, zentral im visuellen Feld präsentiert (Abbildung 1A). Während des Experiments war jederzeit in der Mitte ein Fixierungskreuz sichtbar. Jede Aufgabe begann mit dem Erscheinen von sechs identischen Objekten (flächig schwarze Quadrate mit weißer Umrandung, jedes $1^\circ \times 1^\circ$), jedes davon an einem zufälligen Ort innerhalb des Displays. Bei Start der

Aufgabe leuchteten drei der Quadrate dreimal hintereinander in einem zwei Sekunden Intervall weiß auf, um sie als die zu verfolgenden Objekte zu markieren. Anschließend bewegten sich alle sechs - jetzt wieder uniforme - Quadrate auf vorher berechneten randomisierten Trajektorien für 2800-3200 ms (180 ± 12 Bilder) bis zu ihrer Endposition, die am Ende jeder Aufgabe und bei jedem Patienten identisch waren.

Die Bewegungstrajektorien für jede Aufgabe wurden erstellt, indem von der Endposition ausgegangen wurde und für jedes Objekt eine zufällige Route offline für eine bestimmte Anzahl an Bewegungen berechnet wurde. Anschließend wurde diese Bewegungssequenz invertiert, sodass jede Aufgabe mit einer unterschiedlichen räumlichen Anordnung der Objekte begann und zum Ende jeder Aufgabe insgesamt dieselbe räumliche Anordnung der Objekte erreicht wurde. Direkt mit Erreichen der Endposition leuchteten erneut drei der sechs Quadrate flächig weiß auf (die sogenannte Stimulusprüfung) und Patienten mussten möglichst schnell angeben, ob alle drei der jetzt weiß markierten Quadrate dieselben waren, die zu Beginn der Aufgabe weiß markiert worden waren. Bei voller Kongruenz (Bedingung M3), wenn alle drei zu Beginn weißen Quadrate jetzt erneut weiß markiert waren, drückten die Patienten mit dem Mittelfinger die rechte Pfeiltaste auf der Tastatur. Wenn keines (M0), nur eines (M1) oder zwei (M2) der initial markierten Quadrate übereinstimmte, musste immer die linke Pfeiltaste mit dem Zeigefinger gedrückt werden (Abbildung 1B).

Es ist wichtig anzumerken, dass nicht nur die räumliche Anordnung der Quadrate bei Bewegungsende, sondern auch die Endposition der markierten Objekte in jeder Aufgabe konstant war. Variiert wurde somit, welche der sechs Quadrate zu verfolgen waren indem sie zu Beginn der Aufgabe markiert wurden. Die verschiedenen Bedingungen der Übereinstimmung konnten daher durch unterschiedliche Kombination der initial markierten Quadrate erreicht werden.

Die Bewegungstrajektorien der sechs Items wurde unabhängig voneinander berechnet, um den Patienten keine Antizipation gewisser Bewegungsmuster, wie zum Beispiel "bouncing off" (Makovski, Vazquez, & Jiang, 2008; Scholl & Pylyshyn, 1999) und "force field" (Flombaum, Scholl, & Pylyshyn, 2008; Alvarez & Franconeri, 2007) zu gestatten. Bewegungsparameter wurden zufällig alle 2-60 Bilder (33.3-1000 ms) variiert, wodurch eine fluide, nicht vorhersehbare Bewegung für jedes Objekt erreicht werden konnte. Um ein sicheres Verfolgen der Items zu erlauben

wurden folgende Bedingungen festgelegt: Zum einen durfte der minimale Abstand zwischen der Mitte zweier Quadrate 1.8° nicht unterschreiten, zweitens durfte keines der Items den Rand der $21^\circ \times 21^\circ$ großen Apertur berühren und drittens durfte keine Aufgabe beginnen, in der das Fixierungskreuz durch ein Quadrat bedeckt wäre. Jede Bewegungsbahn wurde nur einmal verwendet, sodass jede Aufgabe aus sechs einzigartigen und unabhängigen Trajektorien bestand.

4.3 Ablauf und Durchführung einer Aufnahmesitzung

In einer Sitzung saß der Patient in einer bequemen aufrechten Körperhaltung 60 cm vor einem Computerbildschirm auf dem die in Kapitel 4.2 beschriebene Aufgabe ablief. Vor Beginn einer Sitzung wurde die EEG-Haube aufgesetzt und die rechte Hand auf der Tastatur platziert, mit den Fingern auf den korrespondierenden Tasten, um artefakterzeugende Bewegungen im EEG zu minimieren. Jedem Patienten wurden vor der eigentlichen Aufnahme fünf Testdurchgänge präsentiert, um ihn mit dem Ablauf der Aufgabe vertraut zu machen und dessen Verständnis der gestellten Aufgabe zu bestätigen. Jeder Patient führte in einer Sitzung 200 der kontinuierlich durchlaufenden Trials hintereinander durch, sodass er am Ende für jede der vier möglichen Bedingungen (M0, M1, M2, M3) jeweils 50 Trials in zufälliger Reihenfolge absolviert hatte. Die Teilnehmer wurden instruiert, das Fixierungskreuz zu fixieren und die drei markierten Zielkästchen zu verfolgen. Dabei sollten sie Augenbewegungen sowie Bewegungen des Kopfes und des Körpers vermeiden und bei Aufleuchten der finalen Position der Quadrate so schnell wie möglich eine der Pfeiltasten zu drücken, um anzugeben, ob die aufleuchtenden Quadrate die verfolgten Items aufzeigen. Stimmt alle drei überein, die sogenannte "full match condition" (M3), mussten sie die rechte Pfeiltaste mit ihrem Mittelfinger drücken, in jedem anderen Fall (M0, M1, M2) die linke Pfeiltaste mit dem Zeigefinger drücken.

4.4 EEG-Ableitung und EKP-Aufzeichnung

Das EEG wurde kontinuierlich mittels 19 Trockenelektroden, jede davon mit zwei Kontaktstiften pro Elektrode, abgeleitet. Die Elektroden waren magnetisch auf einer auf die Kopfform individuell angepassten Kopfhaube angebracht nach dem internationalen 10–20 System (nach Jasper (Klem et al., 1958)) unter Verwendung des Nielsen Tele Medical F1 Systems (Nielsen Tele Medical F1 v2.2.1; NIELSEN TELE MEDICAL GMBH, Magdeburg, Germany). Die Elektrodenimpedanzen wurden unter visueller Kontrolle durch Adjustierung der Elektroden auf weniger als 5-10 MOhm reduziert. Zur Optimierung des Kontakts der Elektrode zur Kopfhaut kamen Elektroden zweier verschiedener Längen zum Einsatz. Alle Elektroden beinhalten eine Feder, die bei hohem Tragekomfort den Kontakt der Elektrode zur Kopfhaut reguliert. Je eine gekabelte Klebeelektrode wurde am linken und am rechten Mastoid angebracht sowie eine Brustwandelektrode zur elektrokardiographischen Aufzeichnung. Die EEG-Daten wurden über in der Haube integrierte Kabelverbindungen von jeder Elektrode zu einem batteriebetriebenen Aufsatz (128 g) übertragen, der am Vertex des Patienten über der Elektrode Cz an der Haube angebracht war. Innerhalb des Moduls befindet sich ein Speichermedium, ein aufladbarer Akku, der Verstärker und ein WLAN Modul. Es wurde ein gleichstromgekoppelter Verstärker verwendet, der die Daten mit einer Abtastrate von 500 Hz und einem online Bandpassfilter von DC ("direct current") 0.53-70Hz aufzeichnete, anschließend erfolgte die Digitalisierung und die Übertragung der Daten über eine lokale Funknetzverbindung an einen Aufzeichnungscomputer (vgl. Kam et al., 2019). Als Referenz während der Ableitung wurde die Elektrode an Position Fpz gewählt.

Die Wahl dieses trockenen EEGs mit kabellosem Datentransfer anstelle eines etablierten EEGs mit Kontaktgel war begründet, um eine möglichst einfache und artefaktfreie Aufzeichnung der Hirnströme zu ermöglichen. Die in dieser Studie eingeschlossenen Patienten im Zustand nach ischämischen Schlaganfall waren unerfahren hinsichtlich EEG-Ableitungen, belastbarkeitsgemindert und litten teilweise an residuellen neurologischen Defiziten wie Paresen oder Sprachstörungen. Die aktive Teilnahme und Bewältigung der "Multiple object

tracking“ Aufgabe am Computer über einen Zeitraum von bis zu 20 Minuten bedeutete für die Patienten eine hohe konzentrierte Anforderung. Ein hoher Tragekomfort reduzierte die Irritierung und Ablenkbarkeit und verbesserte die Mitarbeit und Durchhalterate der Patienten. Durch die kabellose Signalübertragung war die Datenübertragung auch bei Körperbewegungen gewährleistet und erlaubten eine Reduktion jeglicher Störfaktoren im Untersuchungsraum. Die Validität der erfassten EEG- und EKP-Daten mit diesem System im Vergleich zu traditionellen EEG-Systemen ist durch Studien belegt (Kam et al., 2019).

Da die visuelle Endposition der Objekte in der Aufgabe stets die gleiche war, ergo der visuelle Probestimulus, sollte die davon ausgelöste kortikale Antwort, also das ereigniskorrelierte Potential nur durch die unterschiedlichen Kongruenzszenarien moduliert werden. Änderungen der EKP-Amplituden zwischen den Übereinstimmungsbedingungen spiegeln folglich Unterschiede in der kortikalen Verarbeitung des visuellen Stimulus in Abhängigkeit von der Übereinstimmung zwischen Zielobjekten und geprüften Aufgabenobjekten wider. Dies lässt Rückschlüsse über die Mechanismen der neuronalen Objektverarbeitung bei der “Multiple object tracking“ Aufgabe zu.

4.5 Voxelbasierte Läsionskartierung

Um die Ausdehnung und Lage der durch den Infarkt verursachten Läsionen zwischen linker und rechter Hemisphäre zu vergleichen, wurde für jeden Patienten eine Läsionskartierung (“lesion mapping“) durchgeführt. Für 20 der insgesamt 21 Probanden war verwertbares Bildgebungsmaterial verfügbar. Für sechs Patienten wurden CT-Bilder verwendet, um die Läsion zu lokalisieren, während für weitere 14 T2-gewichtete FLAIR-Bilder verwendet wurden, um den durch den Mediainfarkt verursachten Schaden zu markieren. Bei einer Patientin waren nur spezielle (diffusionsgewichtete) Sequenzen verfügbar, in denen sich der Mediainfarkt bestätigen ließ, die sich jedoch nicht auf die verwendete Schablone referenzieren ließ und sich daher nicht zur Weiterverarbeitung eigneten. Nach Detektion der korrespondierenden Infarktläsionen wurde zunächst die Clusterize-Toolbox für SPM (de Haan et al., 2015) für eine halbautomatische Läsionssegmentierung in jedem

Schnittbild verwendet, indem manuell vorgeschlagene Cluster von Hypo- oder Hyperintensitäten ausgewählt wurden, die den beobachtbaren zerebralen Strukturschaden abgrenzen (Clas et al., 2012). Die Schwellenwerte für diese Hypo- und Hyperintensitätscluster wurden für jede Schicht separat manuell angepasst. Anschließend wurde eine läsionsmaskierte Normalisierung unter Verwendung der klinischen Toolbox für SPM (Rorden et al., 2012) durchgeführt, bei der eine läsionsmaskierte Normalisierung (Brett et al., 2001) sowohl für das CT als auch für das MRT-Bildgebungsmaterial angewendet wurde. Diese Toolbox bietet eine spezielle Schablone, die für eine ältere Schlaganfallpopulation in beiden Modalitäten anwendbar ist (Rorden et al., 2012) und daher für die aktuelle Anwendung geeignet ist. Infolgedessen war für jeden Patienten eine normalisierte Läsionsmaske verfügbar, abgesehen von einer Patientin, für die kein verwertbares strukturelles Bild verfügbar war.

4.6 Datenanalyse und Statistik

4.6.1 Verhaltensanalyse

Für jede der vier Bedingungen wurden Trials mit Reaktionszeiten, die mehr als zwei Standardabweichungen vom Mittel der Bedingung abwichen (3,5% aller Trials, 3,0% der linkshemisphärischen, 4,2% der Trials von Patienten mit rechtshemisphärischer Läsion), als Ausreißer von der weiteren Datenauswertung ausgeschlossen. Das Patientenkollektiv wurde nach Läsionsseite in zwei Gruppen aufgeteilt in linkshemisphärische und rechtshemisphärische Läsionen.

Mittels ANOVA mit wiederholten Messungen wurden die Zwischensubjektunterschiede in Bezug auf Fehlerrate und Reaktionszeit mit den Bedingungen/Szenarien (M0, M1, M2, M3) als vierstufigen Faktor sowie die Intersubjektunterschiede zwischen den nach Hemisphäre (links, rechts) separierten Gruppen getestet. Zusätzlich wurden die Unterschiede in Reaktionszeit und Fehlerrate in den Übereinstimmungsbedingungen für jede Gruppe separat unter Verwendung von ANOVAs mit wiederholten Messungen berechnet.

4.6.2 Ereigniskorrelierte Potentiale

Zur Berechnung der EKP aus den EEG Daten wurden in einem ersten Schritt eine Rereferenzierung zum Mittel aller Elektroden und dann eine Korrektur zur Grundlinie ("baseline") im Intervall von -200ms bis zur Stimuluspräsentation (0ms) durchgeführt. Im folgenden Schritt wurden Epochen von -200ms bis +500ms relativ zum Stimulus (Zeitpunkt 0ms) aus den fortlaufenden EEG-Signalen extrahiert und Epochen mit einem Amplitudenunterschied von mehr als 500 μ V als Artefakt klassifiziert und für weitere Analysen nicht berücksichtigt. Es wurde eine ICA ("independent component analysis") durchgeführt und Komponenten, die Augen-, Muskel- oder EKG-Artefakte repräsentierten, selektiert und ebenfalls von weiteren Berechnungen ausgeschlossen. Zur Quantifizierung der Reizantwort wurde abschließend die Amplitude der N290 Komponente (Merkel et al., 2014) im Zeitraum zwischen 200 und 300ms nach Prüfungsstimulus bezogen auf die mittlere Basisamplitude über ein 200ms-Prästimulusintervall für jede der vier Bedingungen gemittelt. Die mittleren EKP-Amplituden wurden über den Ableitungselektroden O1 und O2 quantifiziert, da hier die durch den Stimulus ausgelöste Modulation maximal war. Zur Verarbeitung der EEG-Daten wurden FieldTrip (Oostenveld et al., 2011) und speziell angefertigte Matlab Skripte (Mathworks, Natick, MA, USA) verwendet. Die ICA wurde mittels Runica aus EEGLAB durchgeführt.

Um systematische Unterschiede in den mittleren EKP-Antworten auf die unterschiedlichen Matchbedingungen für die beiden Patientengruppen zu ermitteln, wurden eine zweifaktorielle ANOVA mit wiederholten Messungen mit der unabhängigen Variable betroffene Hemisphäre (rechts, links) und den Bedingungen (M0, M1, M2, M3) verglichen. Zusätzlich wurden ANOVAs mit wiederholten Messungen verwendet für jede Gruppe separat zum Vergleich der Bedingungen.

4.6.3 Läsionskartierung

Die Quantifizierung der Läsionsgröße erfolgte für jeden Patienten anhand der Anzahl an Voxel innerhalb der erstellten Läsionsmaske. Um einen möglichen Unterschied in der Ausdehnung der Läsionen zwischen den beiden Gruppen zu bestimmen, wurde ein ungepaarter t-Test mit der Summe der Voxel innerhalb der Läsionsmasken

durchgeführt. Zusätzlich wurden Läsionskarten für beide Gruppen erstellt, um Unterschiede in ihrem räumlichen Muster zu untersuchen.

5 Ergebnisse

5.1 Fehlerrate

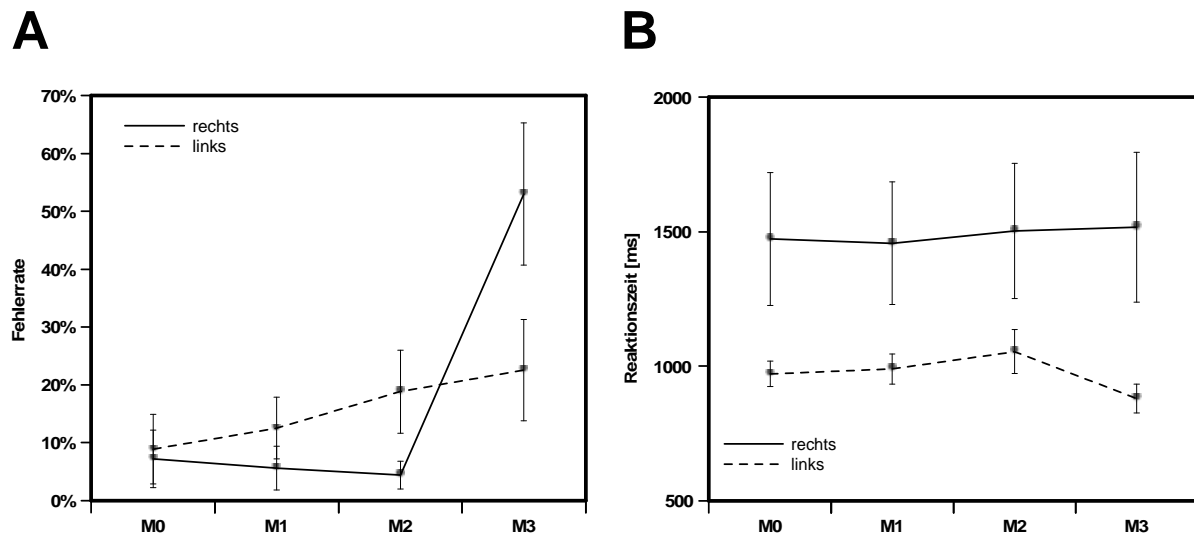


Abbildung 2

A Mittlere Fehlerrate in Prozent für jede Übereinstimmungsbedingung für rechts- und linkshemisphärische Patienten.

B Mittlere Reaktionszeit in Millisekunden für jede Übereinstimmungsbedingung für rechts- und linkshemisphärische Patienten.

Bei Betrachtung der Fehlerraten (falsche Antwort gedrückt, nicht passend zur gezeigten Bedingung) pro Bedingung mittels mehrstufiger ANOVA mit den Faktoren Bedingung (M0, M1, M2, M3) und Hemisphäre (links/rechts) unterscheiden sich die Fehlerraten innerhalb der Szenarien (M0, M1, M2, M3) signifikant ($F(3,57) = 10,5, p < 0,002$), jedoch nicht im Vergleich zwischen den zwei Gruppen (links, rechts) ($F(1,19) = 0,97, p > 0,75$). Interessanterweise zeigen beide Gruppen ein unterschiedliches Muster der Fehlerraten in Bezug auf die vier Übereinstimmungsbedingungen ($F(3,57) = 5,02, p < 0,029$) im Sinne eines divergenten Verhaltensmusters bei Antwortabgabe: Man sieht für linkshemisphärische Läsionen einen linearen Anstieg der Fehlerrate mit Zunahme der teilkorrekten Bedingungen (M0 bis M2) und eine maximale Fehlerrate bei einer vollen Übereinstimmung (M3) (Abbildung 2A). Hingegen zeigen die rechtshemisphärischen Läsionen niedrige Fehlerraten für die Teilübereinstimmungsbedingungen und ein sehr fehlerhaftes Antwortverhalten für

den Fall einer vollen Kongruenz. Die Fehlerquote im Fall der vollen Kongruenz (M3) war hierbei signifikant höher im Vergleich zu der Teilübereinstimmung (M0) ($t(9) = -3,767$, $p < 0,004$). Besonders interessant bei der Betrachtung der einzelnen Patienten ist das Reaktionsverhalten der Patienten mit rechtshemisphärischer Läsion, die fast ausschließlich mit "falsch", das heißt keine volle Übereinstimmung der drei Objekte, antworten, in praktisch jeder Aufgabe unabhängig davon, welche Bedingung in der jeweiligen Aufgabe erfüllt ist. Nur einige wenige rechtshemisphärische Patienten erkannten überhaupt, wenn die volle Kongruenzbedingung auftrat. Drei rechtshemisphärische Patienten haben sogar über das gesamte Experiment hinweg immer die Taste für Teilübereinstimmung (M0, M1, M2) gedrückt. Hierbei zeigte sich keine Variation in der Antwort/Fehlerrate der Teilübereinstimmungsszenarien ($F(2,18) = 0,347$, $p > 0,6$). Innerhalb der rechten Hemisphärengruppe löste die Bedingung der vollständigen Übereinstimmung jedoch bei einigen Probanden korrekte Reaktionen aus, so dass eine Fehlerrate < 1 ($t(9) = -3,8$, $p < 0,004$) vorlag, was darauf hindeutete, dass einige Patienten in der Lage waren, eine vollständige Übereinstimmung zu identifizieren. Anschaulicher wird dies anhand der Abbildung der mittleren Fehlerraten für jeden Patienten über die vier Bedingungen hinweg (Abbildung 3). Hingegen ist bei den linkshemisphärischen Patienten hier erneut der Trend zur Zunahme der Fehlerrate über die Bedingungen hinweg zu erkennen.

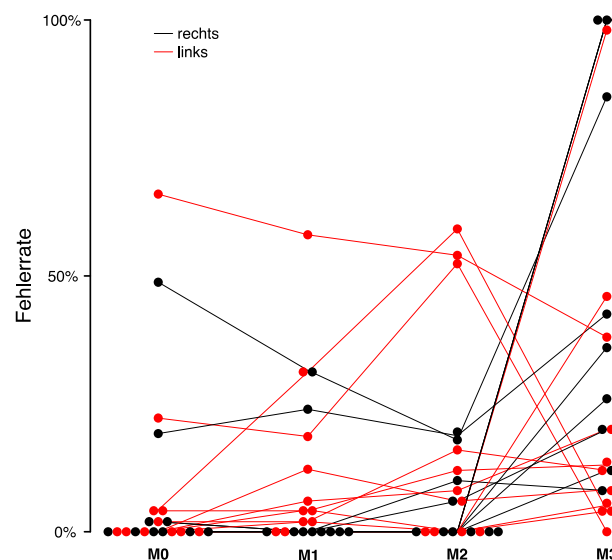


Abbildung 3: Mittlere Fehlerraten jedes Patienten einzeln in Prozent über die vier Übereinstimmungsszenarien.

5.2 Reaktionszeit

Bei Vergleich der Reaktionszeiten der Patienten mit rechtshemisphärischer Läsion sind diese über alle vier Bedingungen weitestgehend konstant (Abbildung 2B). Bei den Linkshemisphärischen lässt sich ein linearer Anstieg der Reaktionszeit mit Zunahme der Teilübereinstimmungen (M0 bis M2) erkennen, bei voller Übereinstimmung (M3) sinkt die Reaktionszeit auf ihr niedrigstes Niveau, ohne dass der Unterschied (exemplarisch M2 zu M3) signifikant wurde ($t(10) = 1,765$, $p > 0,1$). In der Betrachtung der Reaktionszeiten mittels mehrstufiger ANOVA mit den Faktoren Bedingung (M0, M1, M2, M3) und Hemisphäre (links/rechts) zeigte sich, dass Patienten mit einer linkshemisphärischen Läsion insgesamt signifikant schnellere Reaktionszeiten ($F(1,19) = 4,48$, $p < 0,048$) im Vergleich zu Patienten mit rechtshemisphärischer Läsion aufweisen (Abbildung 2B). Die Reaktionszeit unterschied sich hierbei nicht signifikant zwischen den einzelnen Bedingungen ($F(3, 57) = 1,426$, $p > 0,25$). Auch ließ sich keine signifikante Interaktion zwischen den Bedingungen und der Hemisphäre ableiten ($F(3, 57) = 2,25$, $p > 0,12$).

Eine rANOVA für jede Gruppe (links, rechts) separat bestätigte, dass die Reaktionszeiten zwischen den vier Übereinstimmungsbedingungen (M0, M1, M2, M3) für links- ($F(3,30) = 2,617$, $p > 0,125$) und rechtshemisphärische Patienten ($F(3,27) = 0,644$, $p > 0,53$) nicht systematisch variierten.

5.3 EKP-Analyse

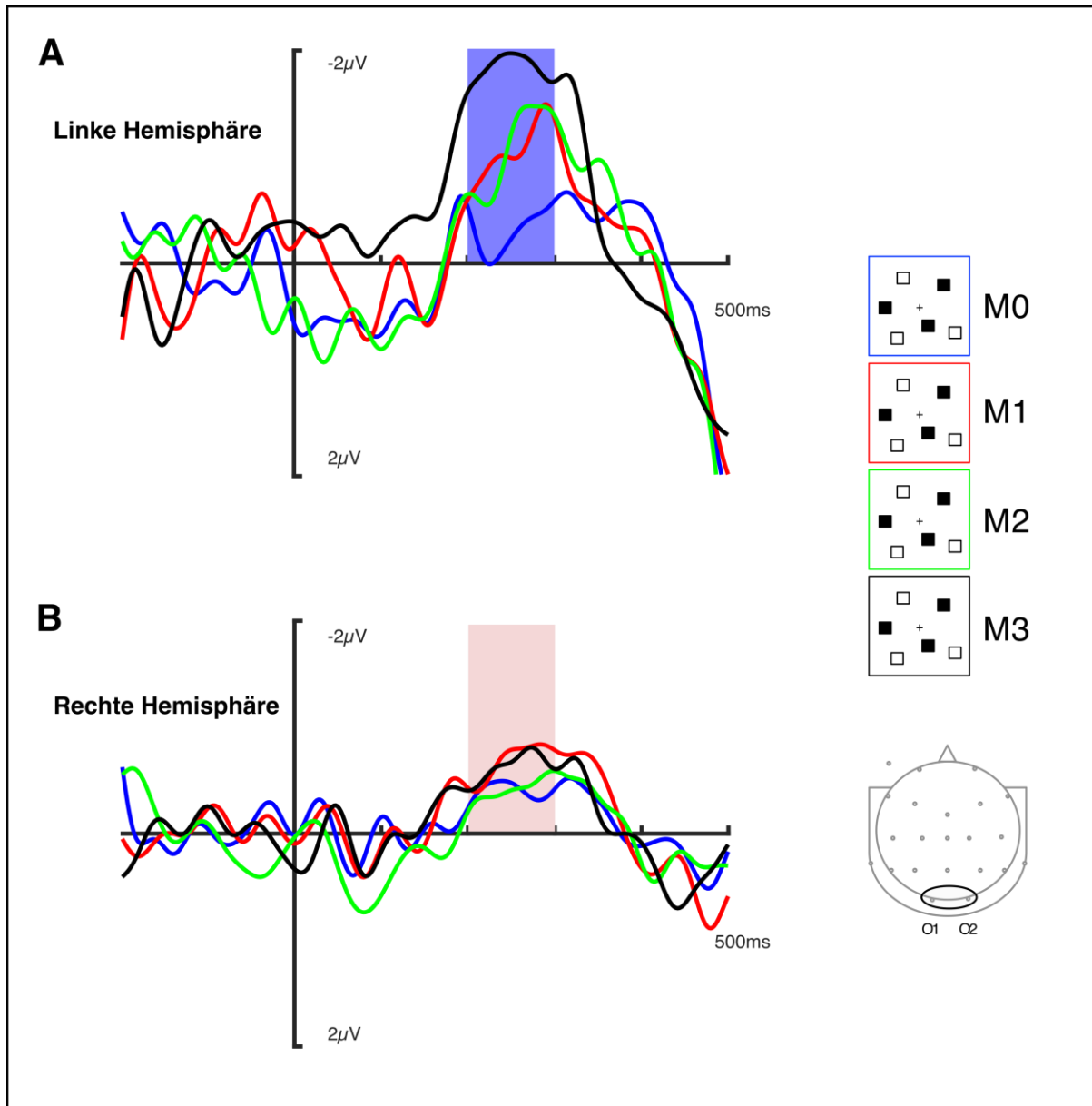


Abbildung 4 Ereigniskorrelierte Potentiale auf den Prüfungstimulus für jede der vier Bedingungen gemittelt über die Elektroden O1 und O2; gezeigt ist ein Grundlinienintervall von -200 bis 500 ms Reizantwort:

A Bei Läsion der linken Hemisphäre zeigt sich von 200 - 300 ms ein Zusammenhang zwischen Amplitude und der Zielobjektkongruenz mit einer maximalen Negativierung für die M3 Bedingung.
B Bei Läsion der rechten Hemisphäre ist keine Amplitudenmodulation zu beobachten.

Bei dem Vergleich der EKP-Antwortamplituden lassen sich Unterschiede in Bezug auf Kongruenzszenarien und Hemisphäre erkennen, die in ihrer Tendenz denen der Fehlerrate ähneln (Abbildung 4). Die EKP-Amplituden variieren je nach Übereinstimmungsbedingung ($F(3,57) = 3,003$, $p = 0,052$). Die zweifaktorielle

rANOVA für die Kongruenz (M0, M1, M2, M3) zeigt keine signifikante Interaktion mit der Hemisphäre ($F(3,57) = 1,707, p > 0,17$). Bei separater Betrachtung der Gruppen mittels ANOVA zeigten die rechtshemisphärischen Patienten keine Variation des ereignisbezogenen Potentials zwischen den Übereinstimmungsbedingungen ($F(3,27) = 0,279, p > 0,76$) während bei der Gruppe mit linkshemisphärischen Läsionen sich die mittleren Amplituden unterschieden ($F(3,30) = 3,877, p < 0,034$) im Sinne einer zunehmenden Negativierung der Potentiale mit Zunahme der Kongruenz. So wird der größte Amplitudenausschlag bei voller Übereinstimmung (M3) erreicht.

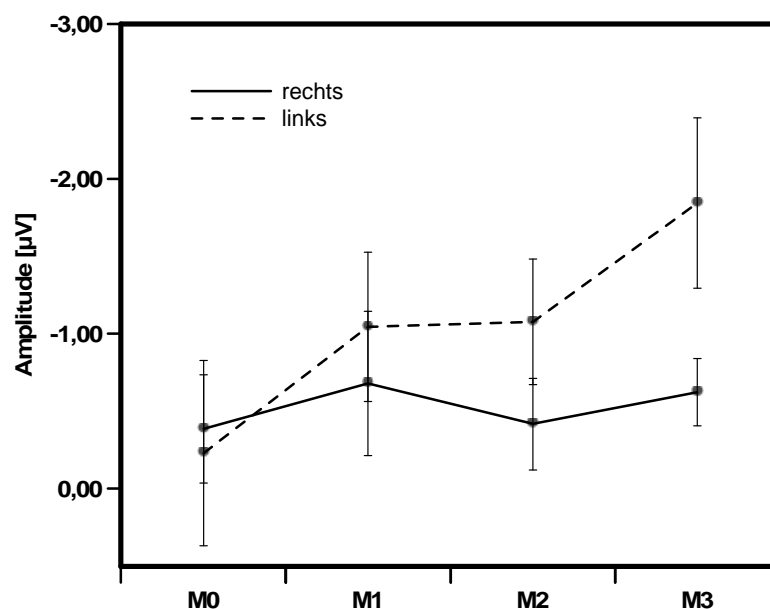


Abbildung 5 Mittlere EKP Amplitude im Intervall nach 200-300ms nach Positionsstimulus für jede der vier Bedingungen gemittelt über die Elektroden O1 und O2.

Analog zu der Modulation des Verhaltens zeigen Patienten der linkshemisphärischen Gruppe somit eine Modulation der EKP-Amplitude über alle Bedingungen hinweg als linearen Trend mit steigendem Match (Abbildung 4). Patienten mit rechtshemisphärischer Läsion zeigen keine relevante Modulation im Zeitbereich 200-300ms (Abbildung 4 und 5).

5.4 Voxelbasierte Läsionskartierung

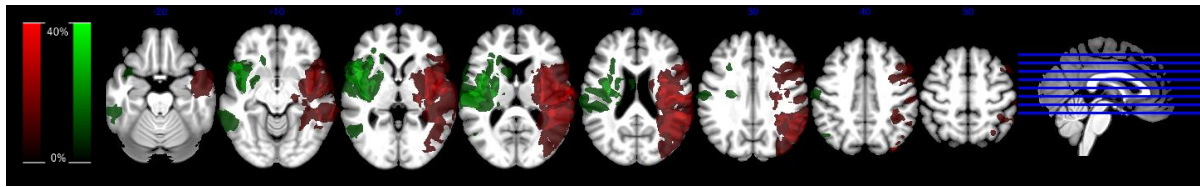


Abbildung 6 Läsionskarten: Läsionen der linken Hemisphäre in grün, der rechten Hemisphäre in rot dargestellt. Die Intensität der Farbe ist Ausdruck der Überlappung mehrerer Patienten.

Bei Betrachtung der räumlichen Verteilung der ischämischen Läsionen anhand der erstellten Läsionskarten zwischen den Gruppen sieht man ein vergleichbares hemisphärisches Verteilungsmuster zwischen linken und rechten Läsionen und einen Läsionsfokus sowohl des linken als auch des rechten superioren temporalen Gyrus (Abbildung 6). Obwohl bei einigen Patienten mit Läsionen der rechten Hemisphäre der strukturelle Schaden auch Teile des inferioren Parietallappens betrifft und das Ausmaß der Läsionen für Patienten mit rechtshemisphärischen Infarkt bildmorphologisch größer wirkt, wird der Unterschied zwischen der Ausdehnung der Läsionen zwischen den Gruppen statistisch nicht signifikant ($t(18) = 1,53, p > 0,14$).

Auch bei Betrachtung der Läsionsmuster unter Ausschluss der beiden rechtshemisphärischen Patienten mit parietalen Läsionsstellen waren die Muster zwischen den Läsionsgruppen nahezu identisch (Abbildung 7) mit ähnlicher Größe ($t(16) = 0,88, p > 0,39$). Abbildung 8 zeigt, dass die rechtshemisphärischen parietalen Läsionen bei diesen beiden Probanden nicht das in dieser Läsionsgruppe beobachtete charakteristische Verhaltens- und elektrophysiologische Muster

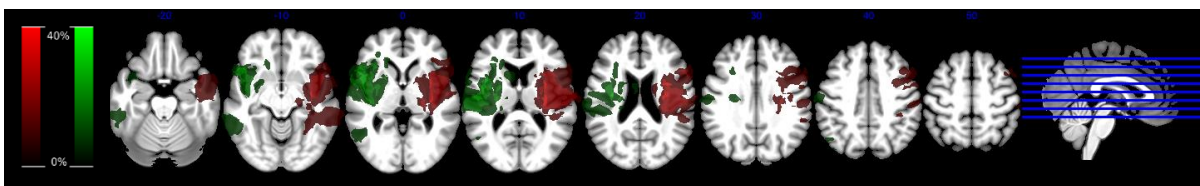


Abbildung 7 Korrigierte Läsionskarten: Läsionen der linken Hemisphäre in grün, der rechten Hemisphäre in rot dargestellt. Die Intensität der Farbe ist Ausdruck der Überlappung mehrerer Patienten.

beeinflussten. Die Gesamtreaktionszeiten für die rechtshemisphärische Gruppe blieben langsamer ($t(17) = 2,24, p < 0,039$). Darüber hinaus zeigte das rechtshemisphärische Muster weiterhin eine unterschiedliche Reaktion auf die

Vollübereinstimmungsbedingung in einem Wechselwirkungseffekt mit dem linkshemisphärischen Muster, das gerade unterschritten wurde, um Signifikanz aufzuweisen ($F(3,51) = 3,39, p = 0,072$). Ebenso konnte bei den rechts-hemisphärischen Patienten keine Variation der Übereinstimmungsbedingungen zwischen den ERP-Antworten zwischen 200ms und 300ms beobachtet werden (auch nach Ausschluss der beiden Probanden mit parietalen Läsionen) ($F(3,21) = 0,69, p > 0,51$).

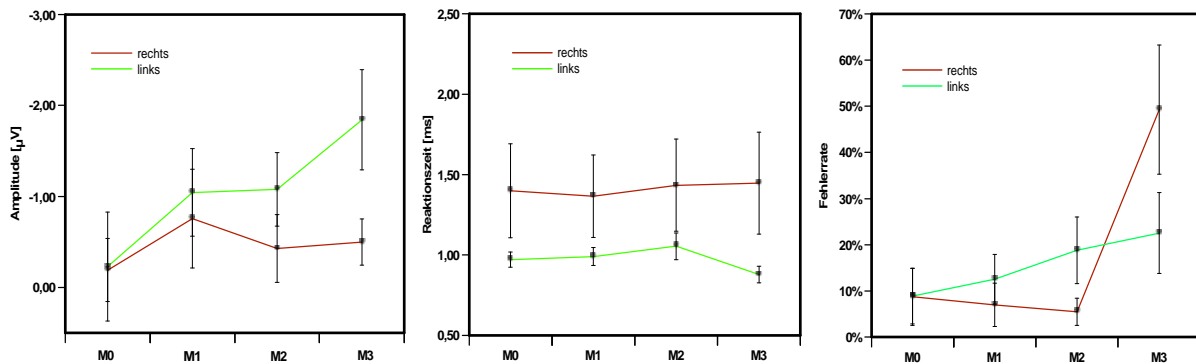


Abbildung 8 Eine Zusammenfassung der Ergebnisse unter Ausschluss der zwei rechtshemisphärischen Patienten mit schwerer Schädigung des parietalen Kortex.

6 Diskussion

In dieser Studie führten Schlaganfallpatienten mit Läsionen in der linken oder rechten parietalen Hemisphäre im Versorgungsgebiet der Arteria cerebri media eine "Multiple object tracking" Aufgabe durch, während zeitgleich Verhaltensdaten und ereigniskorrelierte Potentiale aufgezeichnet wurden.

Die Auswertung der Verhaltensdaten deutet darauf hin, dass Patienten mit rechtshemisphärischen Läsionen überwiegend nicht in der Lage waren, drei von sechs bewegten Objekten über einen Zeitraum von mehreren Sekunden zu verfolgen. Auch die elektrophysiologischen Daten dieser Probanden stützen diese Schlussfolgerung, da die durch die vier Bedingungen hervorgerufenen Potentiale keine unterschiedliche Modulation der Amplitude zeigten.

Im Gegensatz dazu scheint eine Schädigung in der linken Hemisphäre die Fähigkeit, mehrere bewegte Objekte zu verfolgen, weniger zu beeinträchtigen. Diese Patienten zeigen im Verhalten über alle Bedingungen hinweg einen linear ansteigenden Trend der Fehlerraten mit steigender Übereinstimmung zwischen Probestimulus und verfolgten Objekten. Passend dazu zeigt sich in den EKP-Daten für diese Patienten ein skaliertes Anstieg der Amplitude der EKP-Antwort im Zeitintervall 200-300 ms mit einem negativen Maximum bei der vollen Übereinstimmungsbedingung (M3). Ein solches Muster würde auf einen überwiegend seriellen Verfolgungsprozess hinweisen, bei der die verfolgten Items einzeln in ihrer räumlichen Position betrachtet werden (Merkel et al., 2014).

Voxelbasierte Läsionskarten bei Patienten mit links- als auch mit rechtshemisphärischen Läsionen zeigen mit hoher Übereinstimmung innerhalb der Patientengruppe und auch im Vergleich der Hemisphären strukturelle Schäden der grauen und weißen Substanz insbesondere im Bereich des superioren temporalen Gyrus und der Insula. Abgesehen von Läsionen innerhalb des rechten inferioren Parietallappens sind die Läsionsmuster der Läsionskarten für beide Gruppen meist symmetrisch und ähnlich ausgeprägt. Diese durch Ischämie geschädigten Hirnareale könnten bei der vorliegenden Patientengruppe zu einer Unterbrechung und Funktionsstörung der intrahemisphärischen fronto-parietalen Aufmerksamkeitsnetzwerke geführt haben (Doricchi et al., 2008; Karnath et al., 2004). In den Arbeiten von Doricchi und Suchan wurde beschrieben, dass bereits

eine Unterbrechung dieser Netzwerke zu schweren Defiziten im Bereich der Aufmerksamkeitslenkung führen, ohne dass eine kortikale Schädigung (Schädigung der grauen Substanz) des inferioren oder superioren Parietallappens dafür erforderlich wäre (Doricchi and Tomaiuolo, 2003; Suchan et al., 2014). Vielmehr konnte gezeigt werden, dass die Integrität der Verbindung entfernter Hirnareale über langstreckige Axonbündel wie zum Beispiel den Fasciculus longitudinalis superior (II. Komponente) und den Fasciculus arcuatus, die beide in der weißen Substanz des Gyrus temporalis superior verlaufen und den caudal-inferioren Parietallappen mit dem dorsolateralen präfrontalen Kortex sowie respektive den temporalen Kortex mit dem inferioren Frontallappen verbinden, mit dem Ausmaß der kognitiven Beeinträchtigung im Rahmen einer neurologischen Neglekt-Symptomatik sowohl für Patienten mit rechts- als auch linkshemisphärischen Läsionen (Beume et al., 2017; Suchan and Karnath, 2011) assoziiert wird (He et al., 2007; Karnath et al., 2009; Thiebaut de Schotten et al., 2008). Unter dem visuellen Neglekt wird eine heterogene klinische Präsentation zusammengefasst: In seiner Extremform kommt es bei betroffenen Patienten zu einer vollständigen Vernachlässigung des kontralateralen Gesichtsfeldes (Bisiach and Vallar, 1988; Heilman et al., 2000; Rafal, 1994). Bei weniger schwerer Ausprägung ist die Symptomatik weniger stark und kann durch einen klinischen Test, dem sogenannten Extinktionstest, detektiert werden. Hierbei werden zeitgleich Stimuli im vernachlässigten Gesichtsfeld und im nicht vernachlässigten visuellen Bereich dem Patienten präsentiert. Beim visuellen Neglekt ist der Patient nur in der Lage, seine Aufmerksamkeit auf den Reiz im nicht vernachlässigten Halbfeld zu richten während der gleichzeitig dargebotene Reiz im anderen Halbfeld vollständig vernachlässigt wird (Duncan, 1998; Kinsbourne, 1993).

Eine Störung der subkortikalen frontoparietalen Verbindungsbahnen, insbesondere der zweiten Komponente des Fasciculus longitudinalis superior, hat folglich massive negative Konsequenzen auf die Aufrechterhaltung der Aufmerksamkeitsnetzwerke, da bereits durch geringe Schädigung dieser Faserbündel große Anteile der kortikalen Projektionsareale betroffen sein können (Bartolomeo, 2007) und die Informationsweiterleitung nicht durch periläsionale kortikale Gebiete kompensiert werden kann (Catani and Mesulam, 2008; Doricchi et al., 2008). Insofern dürfte das bei den Patienten in dieser Studie beobachtete Läsionsmuster ausreichen, um die beschriebenen Aufmerksamkeitsdefizite zu erklären, da diese Muster eine hohe

Übereinstimmung mit früheren Berichten bei Neglektssymptomatik mittels voxelbasierter Läsionskartierungs- und Traktographiestudien aufweisen. In Traktographiestudien werden MRT-Diffusionssequenzen zur visuellen 3-dimensionalen Rekonstruktion von Nervenbahnen (Basser et al., 2000) verwendet. Vor allem decken sich die schwerwiegenden Defizite der Patienten mit rechtshemisphärischer Läsion, ihre Aufmerksamkeit auf mehrere bewegte Objekte über einen gewissen Zeitraum zu lenken und diese zu verfolgen, mit bisherigen Erkenntnissen, dass die rechte Hemisphäre die zentrale Rolle bei der visuellen Aufmerksamkeitslenkung einnimmt. Während der linke parietale Kortex in der Lage ist, die räumliche Aufmerksamkeit innerhalb des kontralateralen Gesichtsfeld zu verlagern, entspricht dem aktuellen Konsens, dass der rechte parietale Kortex eine Repräsentation beider Hemifelder beinhaltet (Mesulam, 1981; Posner et al., 1984). Diese Lateralisation der Kontrolle zu Gunsten der rechten Hemisphäre, bei der der rechte parietale Kortex die Kontrolle über das gesamte Gesichtsfeld ausübt, wurde bereits in Studien mittels elektrophysiologischer Methoden (Heilman and Van Den Abell, 1980) und Bildgebungstechniken (Corbetta et al., 1993) bestätigt (Pollmann and Morrillo, 2003; Thiel et al., 2004; Vandenberghe et al., 1997). Aus der dominanten Rolle, die die rechte Hemisphäre als Kontrollinstanz der Aufmerksamkeitsmechanismen einnimmt, lässt sich daher ableiten, weshalb bei Patienten mit rechtshemisphärischer Läsion deutlich schwerere kognitive Defizite bei einer Neglektssymptomatik einhergehen (Mesulam et al., 1976).

Zusätzlich zu einem allgemein größeren Anteil der rechten Hemisphäre in der Kontrolle von Aufmerksamkeitsfunktionen wurden weitere Asymmetrien zwischen dem linkem und dem rechten parietalen Kortex beschrieben, die mit spezifischeren visuellen Prozessen assoziiert werden. Die aktuellen Ergebnisse der hier präsentierten Studie fügen sich ebenfalls in das Bild von Berichten über funktionelle Dissoziationen zwischen linker und rechter Hemisphäre in Bezug auf die visuelle Wahrnehmung ein. Durchgehend konnten in der linken Hemisphäre eine Präferenz der Wahrnehmung für abstrakte Stimulusmerkmale beobachtet werden, während im Vergleich dazu von der rechten Hemisphäre bevorzugt konkrete Stimulusmerkmale verarbeitet werden (Burgund and Marsolek, 1997; Koutstaal et al., 2001; Marsolek et al., 2002; McMenamin et al., 2015). Analog dazu ist eine Reizdiskrimination anhand eines objektbasierten Referenzrahmens für Reize, die der linken Hemisphäre

präsentiert werden, schneller und präziser, während das Gegenteil zutrifft, wenn die Reizpräsentation in Referenz zu der Reizumwelt beziehungsweise dem Betrachter erfolgt (Behrmann and Moscovitch, 1994). Ein weiteres Erklärungsmodell beschreibt die aufgezeigte funktionelle Dissoziation als Unterschied im Sinne einer kategorialen Verarbeitung der linken versus einer koordinatenbasierten Verarbeitung der visuellen Information der rechten Hemisphäre (Hellige et al., 1989). Alle diese Ansätze verbindet die grundlegende Annahme, dass die rechte Hemisphäre bevorzugt räumliche Information innerhalb eines metrischen Koordinatensystem abbildet unter Beibehaltung der räumlichen Abstände (Ivry and Robertson, 1998).

Wie in der Einleitung ausgeführt verfolgen die Mehrzahl der Theorien für selektive Aufmerksamkeitslenkung im Rahmen einer "Multiple object tracking" Aufgabe einen merkmalsbasierten Ansatz, auf dessen Basis die räumliche Information der relevanten Objekte individuell verarbeitet werden (Alvarez and Franconeri, 2007; Pylyshyn, 1989). Frühere Ergebnisse deuten darauf hin, dass die Leistungsfähigkeit im Verfolgen hauptsächlich durch die Geschwindigkeit und den räumlichen Abstand zwischen den Objekten (Shim et al., 2008) und somit durch absolute räumliche Abstandsmaße der einzelnen Elemente und nicht durch Bewegungsgeschwindigkeit, Dauer oder Verarbeitungskapazität (Franconeri et al., 2010) bestimmt wird. Denkt man die Ergebnisse der hier vorliegenden Studie in konsequenter Weise weiter, könnte der Verlust dieser metrischen räumlichen Information infolge von rechtshemisphärischen Läsionen, insbesondere bei Unterbrechung der Verbindungen des parietalen Kortex zu einem weitestgehenden Verlust der Fähigkeit zur visuellen Objektverfolgung führen. Interessanterweise konnte in einigen Bildgebungsstudien, in denen der kortikale Einfluss im Rahmen von "Multiple object tracking" untersucht wurde, beobachtet werden, dass es zu einer dezenten präferentiellen Lateralisation zu Gunsten der rechten Hemisphäre kam, die jedoch nicht signifikant wurde (Culham et al., 1998, 2001). Dass Patienten mit einer rechtshemisphärischen Läsion keine spezifischen räumlichen visuellen Informationen im Gegensatz zu abstrakteren Darstellungen verwenden konnten, wurde in Experimenten zur Wahrnehmungsbahnung (perceptual priming), in diesem Fall visuellen Inputs, dargestellt und erörtert (Beeri et al., 2004). Eine weitere experimentelle Aufgabenstellung lieferte Hinweise auf eine Lateralisation der Verarbeitungstrategien visueller Information. Bei diesem Experiment von Laeng kam

eine sogenannte "Delayed match to sample task", eine Weiterentwicklung der "Match to sample task" nach B.F. Skinner (Skinner, 1950) zur Anwendung. In ihrer Grundidee soll hierbei das Arbeitsgedächtnis getestet werden, indem zum Beispiel ein Farbreiz als Stimulus präsentiert wird, der erinnert und anschließend in einer Anzahl an Störreizen identifiziert werden soll (Mazur, 2015). In Laengs Experimenten wurden den Patienten eine Zeichnung mit einem oder mehreren Objekten präsentiert, die sie nach kurzer Verzögerung erneut identifizieren sollten, nachdem sie in Bezug auf ihre räumliche Beziehung zueinander in entweder kategorialer oder koordinatenbasierter Weise verändert worden waren. Auch hier schnitten rechtshemisphärische Patienten im Vergleich zu linkshemisphärischen Patienten schlechter dabei ab, die Änderung der räumlichen Beziehungen mehrerer Objekte wahrzunehmen (Laeng, 1994).

Man geht davon aus, dass sich die Asymmetrie der Verarbeitung in den Hemisphären nicht nur allein auf wahrnehmungsbasierte Kategorien beschränkt, sondern auch bei den unterschiedlichen Mechanismen der selektiven visuellen Aufmerksamkeitslenkung, konkret der orts- versus der objektbasierten Aufmerksamkeitslenkung, zur Anwendung kommt. Eine Verlagerung der Aufmerksamkeit über eine konstante räumliche Distanz bedingt eine stärkere Einbeziehung der linken Hemisphäre, für den Fall, dass diese Region durch ein Merkmal hervorgehoben ist (Egley et al., 1994; Fink et al., 1997). Diese Tendenz der linken Hemisphäre, eine objektbasierte Aufmerksamkeitslenkung gegenüber raumbasierten Aufmerksamkeitsverschiebungen zu bevorzugen, konnte in mehreren Bildgebungsstudien validiert werden (Arrington et al., 2000; Wilson et al., 2005). Diese Hypothese wird weiter untermauert durch Ergebnisse aus fMRT-Studien, in denen sich eine erhöhte BOLD ("Blood oxygen level dependent")-Antwort, also erhöhte Oxygenierung der Bluts als Ausdruck einer erhöhten Hirnaktivität, nur innerhalb des linken parietalen Kortex während der Unterscheidung zweier Merkmale eines Objektes im Gegensatz zu dem Fall, bei dem dasselbe Objekt nur ein Merkmal aufweist, nachweisen lässt (Vandenberghe et al., 1997). Die in diesen Studien beobachtete funktionelle Dissoziation von orts- und objektbasierter Aufmerksamkeit erlaubt eine weitere kontextuelle Einordnung der hier präsentierten Ergebnisse der "Multiple object tracking" Studie. Läsionen in der rechten Hemisphäre führen zu relevanten Defiziten in der Aufmerksamkeitslenkung auf

mehrere Objekte anhand ihrer räumlichen Position im Sinne einer ortsbasierten Aufmerksamkeitslenkung. Für diese Patienten war die "Multiple object tracking" Aufgabe kaum möglich, während Patienten mit linkshemisphärischer Läsion weiterhin in der Lage waren, die Objektmerkmale individuell zu erfassen. Passend dazu zeigten die elektrophysiologischen Daten dieser Gruppe eine stufenweise Abnahme der Amplitude im Fall eines Nicht-Übereinstimmungsszenarios konkordant zu dem Grad der Kongruenz, das heißt, je geringer die Kongruenz desto kleiner die Amplitude.

Alternativ zu der Strategie, die einzelnen Objekte einer "Multiple object tracking" Aufgabe individuell orts- oder merkmalsbasiert zu verfolgen, wurde von Yantis die Möglichkeit einer objektbasierten Methode mittels einer übergeordneten abstrahierten Figur, zusammengefügt aus den einzelnen Items, vorgeschlagen (Yantis, 1992). Aktuelle Studien konnten sowohl mit elektrophysiologischen Daten als auch mit Ergebnissen aus Bildgebungsstudien diese Theorie bekräftigen (Merkel et al., 2014, 2015, 2017). In seiner Studie von 2014 untersuchte Merkel in einem experimentellen Aufbau, der vergleichbar zu dem hier angewandten Paradigma war, die elektrophysiologische Reizantwort in Form von ereigniskorrelierten Potentialen während einer "Multiple object tracking" Aufgabe mehrerer bewegter Objekte. Hierbei zeigten sich Hinweise einer objektbasierten Verfolgungsstrategie durch Nachweis einer frühen ereigniskorrelierten Potentialkomponente mit Modulation in Form einer Negativierung nur im Falle einer vollen Kongruenz der verfolgten Objekte mit dem Zielstimulus, vergleichbar mit der vollen Übereinstimmungsbedingung (Merkel et al., 2014). Dies bekräftigt die Hypothese der linkshemisphärischen Präferenz für eine objektbasierte Aufmerksamkeitslenkung, die bei Patienten mit einer Läsion in der linken Hemisphäre beeinträchtigt wäre in Folge einer Störung des linken fronto-parietalen Aufmerksamkeitsnetzwerks.

Zusammengefasst liefert die aktuelle Studie Belege für hemisphärenspezifische Beiträge der selektiven Aufmerksamkeitsstrategien, die eine attentive Verfolgung mehrerer bewegter Objekte über einen gewissen Zeitraum ermöglichen. Die rechte Hemisphäre scheint für die Bearbeitung der einzelnen räumlichen Informationen eines jeden Objekts von entscheidender Bedeutung zu sein, während die linke Hemisphäre in der Lage zu sein scheint, kognitive Ressourcen bereitzustellen, mit denen die abstrakte Darstellung der räumlichen Konfiguration aller verfolgten

Objekte in ihrer Gesamtheit ermöglicht wird. Hierbei scheint die Verarbeitung der räumlichen Informationen im rechten parietalen Kortex und seinen subkortikalen Strukturen eine Voraussetzung für die Abstraktion zu sein, da die rechte hemisphärische Läsion die Objektverfolgung in ihrer Gesamtheit behindert. Das heißt, eine objektbasierte selektive Aufmerksamkeitslenkung wäre nur auf Grundlage eines funktionierenden Zusammenspiels der in den zwei Hemisphären lateralisierten Mechanismen möglich.

7 Zusammenfassung

Bei dem Versuch die Fähigkeit zu erklären, mehrere visuell nicht unterscheidbare Objekte über einen kurzen Zeitraum hinweg zu verfolgen, wurden in der Vergangenheit eine Reihe von theoretischen Hypothesen aufgestellt. Eine Vielzahl bisheriger Erklärungsvorschläge basierte auf einem seriellen Verfolgungsmechanismus unter der Beibehaltung der räumlichen Positionen jedes einzelnen Objekts über den Verfolgungszeitraum. Ein neuer Ansatz beschreibt die Verfolgung mehrerer Objekte mittels abstrakter Form, zusammengesetzt aus den einzelnen Objekten, was einen parallelen Verfolgungsmodus erlauben würde.

Ziel dieser Studie war es, die Bedeutung der linken und rechten Hemisphäre für die unterschiedlichen seriellen und parallelen Strategien zur visuellen Aufmerksamkeitsverarbeitung bei der Verfolgung mehrerer Objekte zu untersuchen. Hierfür führten 21 Schlaganfallpatienten mit ischämischer Läsion entweder in der linken oder rechten Hemisphäre im Versorgungsgebiet der Arteria cerebri media eine "Multiple object tracking" Aufgabe durch, während zeitgleich Verhaltensdaten und ereigniskorrelierte Potentiale aufgezeichnet wurden. Aufgabe der Patienten war es, auf einem Computerbildschirm von sechs uniformen Quadraten drei initial markierte Objekte für einen Zeitraum zu verfolgen und bei einem anschließenden Stimulusereignis die zu Beginn ausgewählten Objekte wiederzuerkennen. Die Ergebnisse der Verhaltensanalyse deuten darauf hin, dass Patienten mit rechtshemisphärischer Läsion nicht in der Lage waren, die Objekte sicher zu verfolgen. Auch in ihrer elektrophysiologischen Reizantwort kam es zu keiner Modulation. Im Gegensatz dazu zeigten die Patienten mit linkshemisphärischer Läsion eine graduelle Reaktion auf die Stimulusprobe, je nach Übereinstimmung, sowohl in den Verhaltensdaten als auch in den elektrophysiologischen Antworten. Die aktuellen Daten legen einen unterschiedlichen hemisphärischen Beitrag zu seriellen und parallelen Verfolgungsmechanismen nahe. Die rechte Hemisphäre scheint für die Bearbeitung der einzelnen räumlichen Informationen eines jeden Objekts von entscheidender Bedeutung zu sein, während die linke Hemisphäre Ressourcen bereitstellen zu scheint, die eine abstrakte Darstellung der räumlichen Konfiguration der verfolgten Objekte ermöglicht.

8 Literaturverzeichnis

1. Alvarez, G.A., and Franconeri, S.L. (2007). How many objects can you track? Evidence for a resource-limited attentive tracking mechanism. *J. Vis.* 7, 14.1-10.
2. Amunts, K., and Zilles, K. (2013). Funktionelle Neuroanatomie. F. Schneider, and G.R. Fink (Berlin, Heidelberg: Springer), 7–60.
3. Anllo-Vento, L., and 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.
4. Arrington, C.M., Carr, T.H., Mayer, A.R., and Rao, S.M. (2000). Neural mechanisms of visual attention: Object-based selection of a region in space. *J. Cogn. Neurosci.* 12, 106–117.
5. Bartels, A., and Zeki, S. (2000). The architecture of the colour centre in the human visual brain: new results and a review. *Eur. J. Neurosci.* 12, 172–193.
6. Bartolomeo, P. (2007). Visual neglect. *Curr. Opin. Neurol.* 20, 381–386.
7. Bartsch, M.V., Boehler, C.N., Stoppel, C.M., Merkel, C., Heinze, H.-J., Schoenfeld, M.A., and Hopf, J.-M. (2015). Determinants of Global Color-Based Selection in Human Visual Cortex. *Cereb. Cortex* 25, 2828–2841.
8. Basser, P.J., Pajevic, S., Pierpaoli, C., Duda, J., and Aldroubi, A. (2000). In vivo fiber tractography using DT-MRI data. *Magn. Reson. Med.* 44, 625–632.
9. Beeri, M.S., Vakil, E., Adonsky, A., and Levenkron, S. (2004). The role of the cerebral hemispheres in specific versus abstract priming. *Laterality* 9, 313–323.
10. Behrmann, M., and Moscovitch, M. (1994). Object-centered neglect in patients with unilateral neglect: Effects of left-right coordinates of objects. *J. Cogn. Neurosci.* 6, 1–16.
11. Berger, H. (1929). Über das Elektrenkephalogramm des Menschen. *Archiv f. Psychiatrie* 87, 527–570.
12. Beume, L.-A., Martin, M., Kaller, C.P., Klöppel, S., Schmidt, C.S.M., Urbach, H., Egger, K., Rijntjes, M., Weiller, C., and Umarova, R.M. (2017). Visual neglect after left-hemispheric lesions: a voxel-based lesion-symptom mapping study in 121 acute stroke patients. *Exp. Brain. Res.* 235, 83–95.
13. Bisiach, E., and Vallar, G. (1988). Hemineglect in humans. *Handbook of Neuropsychology.* (New York, NY, US: Elsevier Science), 195–222.
14. Boehler, C.N., Tsotsos, J.K., Schoenfeld, M.A., Heinze, H.-J., and 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.

15. Bondarenko, R., Boehler, C.N., Stoppel, C.M., Heinze, H.-J., Schoenfeld, M.A., and Hopf, J.-M. (2012). Separable mechanisms underlying global feature-based attention. *J. Neurosci.* 32, 15284–15295.
16. Botvinick, M., Nystrom, L.E., Fissell, K., Carter, C.S., and Cohen, J.D. (1999). Conflict monitoring versus selection-for-action in anterior cingulate cortex. *Nature* 402, 179–181.
17. Brett, M., Leff, A.P., Rorden, C., and Ashburner, J. (2001). Spatial normalization of brain images with focal lesions using cost function masking. *Neuroimage* 14, 486–500.
18. Broadbent, D.E. (1954). The role of auditory localization in attention and memory span. *J. Exp. Psychol.* 47, 191–196.
19. Broadbent, D.E. (1958). *Perception and Communication*. (London, England: Pergamon Press). 210-243.
20. Brodmann, K. (1909). *Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues*. (Leipzig: Barth).
21. Buck, B.H., Black, S.E., Behrmann, M., Caldwell, C., and Bronskill, M.J. (1997). Spatial- and object-based attentional deficits in Alzheimer's disease. Relationship to HMPAO-SPECT measures of parietal perfusion. *Brain* 120, 1229–1244.
22. Burgund, E.D., and Marsolek, C.J. (1997). Letter-case-specific priming in the right cerebral hemisphere with a form-specific perceptual identification task. *Brain. Cogn.* 35, 239–258.
23. Castiello, U., and Umiltà, C. (1990). Size of the attentional focus and efficiency of processing. *Acta Psychol.* 73, 195–209.
24. Catani, M., and Mesulam, M. (2008). What is a disconnection syndrome? *Cortex* 44, 911–913.
25. Cavada, C., and Goldman-Rakic, P.S. (1989). Posterior parietal cortex in rhesus monkey: I. Parcellation of areas based on distinctive limbic and sensory corticocortical connections. *J. Comp. Neurol.* 287, 393–421.
26. Cavanagh, P., and Alvarez, G.A. (2005). Tracking multiple targets with multifocal attention. *Trends Cogn. Sci.* 9, 349–354.
27. Cave, K.R. (1999). The FeatureGate model of visual selection. *Psychol. Res.* 62, 182–194.
28. Cave, K.R., and Bichot, N.P. (1999). Visuospatial attention: Beyond a spotlight model. *Psychon. Bull. Rev.* 6, 204–223.
29. Cave, K.R., and Wolfe, J.M. (1990). Modeling the role of parallel processing in visual search. *Cogn. Psychol.* 22, 225–271.

30. Chen, C.-Y., Hoffmann, K.-P., Distler, C., and Haged, Z.M. (2019). The Foveal Visual Representation of the Primate Superior Colliculus. *Curr. Biol.* 29, 2109-2119.e7.
31. Cherry, E.C. (1953). Some Experiments on the Recognition of Speech, with One and with Two Ears. *J. Acoust. Soc. Am.* 25, 975–979.
32. Clas, P., Groeschel, S., and Wilke, M. (2012). A semi-automatic algorithm for determining the demyelination load in metachromatic leukodystrophy. *Acad. Radiol.* 19, 26–34.
33. Colby, C.L., and Goldberg, M.E. (1999). Space and attention in parietal cortex. *Annu. Rev. Neurosci.* 22, 319–349.
34. 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.
35. Corbetta, M., and Shulman, G.L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nat. Rev. Neurosci.* 3, 201–215.
36. Corbetta, M., Miezin, F.M., Shulman, G.L., and Petersen, S.E. (1993). A PET study of visuospatial attention. *J. Neurosci.* 13, 1202–1226.
37. Corbetta, M., Patel, G., and Shulman, G.L. (2008). The reorienting system of the human brain: from environment to theory of mind. *Neuron* 58, 306–324.
38. Cowan, N. (2001). The magical number 4 in short-term memory: a reconsideration of mental storage capacity. *Behav. Brain. Sci.* 24, 87–114; discussion 114-185.
39. Cox, D.D., and Savoy, R.L. (2003). Functional magnetic resonance imaging (fMRI) “brain reading”: detecting and classifying distributed patterns of fMRI activity in human visual cortex. *Neuroimage* 19, 261–270.
40. Culham, J.C., Brandt, S.A., Cavanagh, P., Kanwisher, N.G., Dale, A.M., and Tootell, R.B.H. (1998). Cortical fMRI Activation Produced by Attentive Tracking of Moving Targets. *J. Neurophysiol.* 80, 2657–2670.
41. Culham, J.C., Cavanagh, P., and Kanwisher, N.G. (2001). Attention Response Functions: Characterizing Brain Areas Using fMRI Activation during Parametric Variations of Attentional Load. *Neuron* 32, 737–745.
42. Damasio, A.R., Damasio, H., and Chui, H.C. (1980). Neglect following damage to frontal lobe or basal ganglia. *Neuropsychologia* 18, 123–132.
43. Desimone, R. (1998). Visual attention mediated by biased competition in extrastriate visual cortex. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 353, 1245–1255.
44. Desimone, R., and Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annu. Rev. Neurosci.* 18, 193–222.
45. Deutsch, J.A., and Deutsch, D. (1963). Some theoretical considerations. *Psychol. Rev.* 70, 80–90.

46. Doricchi, F., and Tomaiuolo, F. (2003). The anatomy of neglect without hemianopia: a key role for parietal-frontal disconnection? *Neuroreport* 14, 2239–2243.
47. Doricchi, F., Thiebaut de Schotten, M., Tomaiuolo, F., and Bartolomeo, P. (2008). White matter (dis)connections and gray matter (dys)functions in visual neglect: gaining insights into the brain networks of spatial awareness. *Cortex* 44, 983–995.
48. Downing, C.J. (1988). Expectancy and visual-spatial attention: effects on perceptual quality. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 14, 188–202.
49. Driver, J., and Baylis, G.C. (1998). Attention and visual object segmentation. *The Attentive Brain*. (Cambridge, MA, US: The MIT Press), 299–325.
50. Duncan, J. (1980). The locus of interference in the perception of simultaneous stimuli. *Psychol. Rev.* 87, 272–300.
51. Duncan, J. (1984). Selective attention and the organization of visual information. *J. Exp. Psychol. Gen.* 113, 501–517.
52. Duncan, J. (1993). Similarity between concurrent visual discriminations: Dimensions and objects. *Percept. Psychophys.* 54, 425–430.
53. Duncan, J. (1998). Converging levels of analysis in the cognitive neuroscience of visual attention. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 353, 1307–1317.
54. Duncan, J., and Humphreys, G. (1992). Beyond the search surface: visual search and attentional engagement. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 18, 578–588; discussion 589–593.
55. Duncan, J., and Humphreys, G.W. (1989). Visual search and stimulus similarity. *Psychol. Rev.* 96, 433–458.
56. Duncan, J., and Nimmo-Smith, I. (1996). Objects and attributes in divided attention: surface and boundary systems. *Percept. Psychophys.* 58, 1076–1084.
57. Duncan, J., Humphreys, G., and Ward, R. (1997). Competitive brain activity in visual attention. *Curr. Opin. Neurobiol.* 7, 255–261.
58. Egly, R., Driver, J., and 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.
59. Egnér, T., and Hirsch, J. (2005). The neural correlates and functional integration of cognitive control in a Stroop task. *Neuroimage* 24, 539–547.
60. Eimer, M. (2000). An ERP study of sustained spatial attention to stimulus eccentricity. *Biol. Psychol.* 52, 205–220.
61. Epstein, R., and Kanwisher, N. (1998). A cortical representation of the local visual environment. *Nature* 392, 598–601.

62. Eriksen, C.W., and St James, J.D. (1986). Visual attention within and around the field of focal attention: a zoom lens model. *Percept. Psychophys.* *40*, 225–240.
63. Eriksen, C.W., and Yeh, Y.Y. (1985). Allocation of attention in the visual field. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* *11*, 583–597.
64. Essen, D.C., and Zeki, S.M. (1978). The topographic organization of rhesus monkey prestriate cortex. *J. Physiol.* *277*, 193–226.
65. Felleman, D.J., and Van Essen, D.C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb. Cortex* *1*, 1–47.
66. Fink, G.R., Dolan, R.J., Halligan, P.W., Marshall, J.C., and Frith, C.D. (1997). Space-based and object-based visual attention: shared and specific neural domains. *Brain* *120*, 2013–2028.
67. Franconeri, S.L., Jonathan, S.V., and Scimeca, J.M. (2010). Tracking multiple objects is limited only by object spacing, not by speed, time, or capacity. *Psychol. Sci.* *21*, 920–925.
68. Garner, W.R. (1974). *The processing of information and structure.* (Oxford, England: Lawrence Erlbaum).
69. Gattass, R., and Gross, C.G. (1981). Visual topography of striate projection zone (MT) in posterior superior temporal sulcus of the macaque. *J. Neurophysiol.* *46*, 621–638.
70. Gattass, R., Gross, C.G., and Sandell, J.H. (1981). Visual topography of V2 in the macaque. *J. Comp. Neurol.* *201*, 519–539.
71. Goodale, M.A., and Milner, A.D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci.* *15*, 20–25.
72. de Haan, B., Clas, P., Juenger, H., Wilke, M., and Karnath, H.-O. (2015). Fast semi-automated lesion demarcation in stroke. *Neuroimage Clin.* *9*, 69–74.
73. Harter, M.R., Aine, C., and 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.
74. Haxby, J.V., Gobbini, M.I., Furey, M.L., Ishai, A., Schouten, J.L., and Pietrini, P. (2001). Distributed and overlapping representations of faces and objects in ventral temporal cortex. *Science* *293*, 2425–2430.
75. Haxby, J.V., Guntupalli, J.S., Connolly, A.C., Halchenko, Y.O., Conroy, B.R., Gobbini, M.I., Hanke, M., and Ramadge, P.J. (2011). A common, high-dimensional model of the representational space in human ventral temporal cortex. *Neuron* *72*, 404–416.
76. He, Z.J., and Nakayama, K. (1995). Visual attention to surfaces in three-dimensional space. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* *92*, 11155–11159.

77. He, B.J., Snyder, A.Z., Vincent, J.L., Epstein, A., Shulman, G.L., and Corbetta, M. (2007). Breakdown of functional connectivity in frontoparietal networks underlies behavioral deficits in spatial neglect. *Neuron* 53, 905–918.
78. Heilman, K.M., and Van Den Abell, T. (1980). Right hemisphere dominance for attention: the mechanism underlying hemispheric asymmetries of inattention (neglect). *Neurology* 30, 327–330.
79. Heilman, K.M., Valenstein, E., and Watson, R.T. (2000). Neglect and related disorders. *Semin. Neurol.* 20, 463–470.
80. Heinze, H.J., Luck, S.J., Mangun, G.R., and 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.
81. Hellige, J.B., Taylor, A.K., and Eng, T.L. (1989). Interhemispheric interaction when both hemispheres have access to the same stimulus information. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 15, 711–722.
82. Hillyard, S.A., and Mangun, G.R. (1987). Sensory gating as a physiological mechanism for visual selective attention. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. Suppl.* 40, 61–67.
83. Hillyard, S.A., and Münte, T.F. (1984). Selective attention to color and location: an analysis with event-related brain potentials. *Percept. Psychophys.* 36, 185–198.
84. Hillyard, S.A., Vogel, E.K., and 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.
85. Hogendoorn, H., Carlson, T.A., and Verstraten, F.A.J. (2007). The time course of attentive tracking. *J. Vis.* 7, 2–2.
86. Holmes, G., and Lister, W.T. (1916). Disturbances of vision from cerebral lesions with special reference to the cortical representation of the macula. *Brain* 39, 34–73.
87. Hopf, J.-M., Vogel, E., Woodman, G., Heinze, H.-J., and Luck, S.J. (2002). Localizing visual discrimination processes in time and space. *J. Neurophysiol.* 88, 2088–2095.
88. Hopf, J.-M., Boehler, C.N., Luck, S.J., Tsotsos, J.K., Heinze, H.-J., and 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.
89. Hopf, J.-M., Luck, S.J., Boelmans, K., Schoenfeld, M.A., Boehler, C.N., Rieger, J., and Heinze, H.-J. (2006b). The neural site of attention matches the spatial scale of perception. *J. Neurosci.* 26, 3532–3540.
90. Horton, J.C., and Hoyt, W.F. (1991). The representation of the visual field in human striate cortex. A revision of the classic Holmes map. *Arch. Ophthalmol.* 109, 816–824.

91. Hubel, D.H., and Wiesel, T.N. (1959). Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. *J. Physiol.* *148*, 574–591.
92. Hubel, D.H., and Wiesel, T.N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J. Physiol.* *160*, 106-154.2.
93. Humphreys, G.W., Quinlan, P.T., and Riddoch, M.J. (1989). Grouping processes in visual search: Effects with single- and combined-feature targets. *J. Exp. Psychol. Gen.* *118*, 258–279.
94. Inouye, T. (1909). Die Sehstörungen bei Schussverletzungen der Kortikalen Sehsphäre nach Beobachtungen an Verwundeten der letzten Japanischen Kriege. (Leipzig: W. Engelmann).
95. Ito, M., Tamura, H., Fujita, I., and Tanaka, K. (1995). Size and position invariance of neuronal responses in monkey inferotemporal cortex. *J. Neurophysiol.* *73*, 218–226.
96. Ivry, R.B., and Robertson, L.C. (1998). *The Two Sides of Perception*. (Cambridge, MA: The MIT Press).
97. Juola, J.F., Bouwhuis, D.G., Cooper, E.E., and Warner, C.B. (1991). Control of attention around the fovea. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* *17*, 125–141.
98. Kam, J.W.Y., Griffin, S., Shen, A., Patel, S., Hinrichs, H., Heinze, H.-J., Deouell, L.Y., and Knight, R.T. (2019). Systematic comparison between a wireless EEG system with dry electrodes and a wired EEG system with wet electrodes. *Neuroimage* *184*, 119–129.
99. Kanwisher, N., and Driver, J. (1992). Objects, attributes, and visual attention: Which, what, and where. *Curr. Dir. Psychol. Sci.* *1*, 26–31.
100. Karayanidis, F., and Michie, P.T. (1996). Frontal processing negativity in a visual selective attention task. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* *99*, 38–56.
101. Karnath, H.-O., Fruhmann Berger, M., Küker, W., and Rorden, C. (2004). The anatomy of spatial neglect based on voxelwise statistical analysis: a study of 140 patients. *Cereb. Cortex* *14*, 1164–1172.
102. Karnath, H.-O., Rorden, C., and Ticini, L.F. (2009). Damage to white matter fiber tracts in acute spatial neglect. *Cereb. Cortex* *19*, 2331–2337.
103. Kastner, S., De Weerd, P., Desimone, R., and Ungerleider, L.G. (1998). Mechanisms of directed attention in the human extrastriate cortex as revealed by functional MRI. *Science* *282*, 108–111.
104. Kastner, S., Pinsk, M.A., De Weerd, P., Desimone, R., and Ungerleider, L.G. (1999). Increased activity in human visual cortex during directed attention in the absence of visual stimulation. *Neuron* *22*, 751–761.
105. Kinomura, S., Larsson, J., Gulyás, B., and Roland, P.E. (1996). Activation by attention of the human reticular formation and thalamic intralaminar nuclei. *Science* *271*, 512–515.

106. Kinsbourne, M. (1993). Orientational bias model of unilateral neglect: Evidence from attentional gradients within hemispace. *Unilateral Neglect: Clinical and Experimental Studies* (Hillsdale, NJ, US: Lawrence Erlbaum Associates, Inc), 63–86.
107. Klem, G.H., Lüders, H., Jasper, H.H., and Elger, C. (1958). The ten-twenty electrode system of the International Federation. *The International Federation of Clinical Neurophysiology. Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. Suppl.* 52, 3–6.
108. Koffka, K. (1922). Perception: an introduction to the Gestalt-Theorie. *Psychological Bulletin* 19, 531–585.
109. Köhler, W. (1929). *Gestalt psychology*. (Oxford, England: Liveright).
110. Koutstaal, W., Wagner, A.D., Rotte, M., Maril, A., Buckner, R.L., and Schacter, D.L. (2001). Perceptual specificity in visual object priming: Functional magnetic resonance imaging evidence for a laterality difference in fusiform cortex. *Neuropsychologia* 39, 184–199.
111. Kramer, A.F., Weber, T.A., and 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.
112. Laeng, B. (1994). Lateralization of categorical and coordinate spatial functions: A study of unilateral stroke patients. *J. Cogn. Neurosci.* 6, 189–203.
113. Lamy, D., and 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.
114. Lange, J.J., Wijers, A.A., Mulder, L.J., and Mulder, G. (1998). Color selection and location selection in ERPs: differences, similarities and “neural specificity.” *Biol. Psychol.* 48, 153–182.
115. Lavie, N. (1995). Perceptual load as a necessary condition for selective attention. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 21, 451–468.
116. Lavie, N. (2005). Distracted and confused?: selective attention under load. *Trends Cogn. Sci.* 9, 75–82.
117. Lavie, N., and Tsal, Y. (1994). Perceptual load as a major determinant of the locus of selection in visual attention. *Percept. Psychophys.* 56, 183–197.
118. Lavie, N., Hirst, A., de Fockert, J.W., and Viding, E. (2004). Load theory of selective attention and cognitive control. *J. Exp. Psychol. Gen.* 133, 339–354.
119. Liu, G., Austen, E.L., Booth, K.S., Fisher, B.D., Argue, R., Rempel, M.I., and Enns, J.T. (2005). Multiple-object tracking is based on scene, not retinal, coordinates. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 31, 235–247.
120. Liu, T., Slotnick, S.D., Serences, J.T., and Yantis, S. (2003). Cortical mechanisms of feature-based attentional control. *Cereb. Cortex* 13, 1334–1343.

121. Livingstone, M., and Hubel, D. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science* 240, 740–749.
122. Luck, S.J., and Hillyard, S.A. (1994). Spatial filtering during visual search: evidence from human electrophysiology. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 20, 1000–1014.
123. Luck, S.J., and Vogel, E.K. (1997). The capacity of visual working memory for features and conjunctions. *Nature* 390, 279–281.
124. Luck, S.J., Chelazzi, L., Hillyard, S.A., and Desimone, R. (1997). Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex. *J. Neurophysiol.* 77, 24–42.
125. Malinowski, P., Fuchs, S., and Müller, M.M. (2007). Sustained division of spatial attention to multiple locations within one hemifield. *Neurosci. Lett.* 414, 65–70.
126. Marsolek, C.J., Nicholas, C.D., and Andresen, D.R. (2002). Interhemispheric communication of abstract and specific visual-form information. *Neuropsychologia* 40, 1983–1999.
127. Maunsell, J.H.R., and Treue, S. (2006). Feature-based attention in visual cortex. *Trends Neurosci.* 29, 317–322.
128. Mazur, J.E. (2015). *Learning and Behavior*: (London, England: Psychology Press). Seventh Edition, 226-239.
129. McAdams, C.J., and Maunsell, J.H. (1999). Effects of attention on orientation-tuning functions of single neurons in macaque cortical area V4. *J. Neurosci.* 19, 431–441.
130. McKeefry, D.J., and Zeki, S. (1997). The position and topography of the human colour centre as revealed by functional magnetic resonance imaging. *Brain* 120, 2229–2242.
131. McMenamin, B.W., Deason, R.G., Steele, V.R., Koutstaal, W., and Marsolek, C.J. (2015). Separability of abstract-category and specific-exemplar visual object subsystems: evidence from fMRI pattern analysis. *Brain Cogn.* 93, 54–63.
132. Merkel, C., Stoppel, C.M., Hillyard, S.A., Heinze, H.-J., Hopf, J.-M., and Schoenfeld, M.A. (2014). Spatio-temporal patterns of brain activity distinguish strategies of multiple-object tracking. *J. Cogn. Neurosci.* 26, 28–40.
133. Merkel, C., Hopf, J.-M., Heinze, H.-J., and Schoenfeld, M.A. (2015). Neural correlates of multiple object tracking strategies. *Neuroimage* 118, 63–73.
134. Merkel, C., Hopf, J.-M., and Schoenfeld, M.A. (2017). Spatio-temporal dynamics of attentional selection stages during multiple object tracking. *Neuroimage* 146, 484–491.
135. Mesulam, M.M. (1981). A cortical network for directed attention and unilateral neglect. *Ann. Neurol.* 10, 309–325.

136. Mesulam, M.M., Waxman, S.G., Geschwind, N., and Sabin, T.D. (1976). Acute confusional states with right middle cerebral artery infarctions. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiatry* 39, 84–89.
137. Milner, A.D., and Goodale, M.A. (1995). *The Visual Brain in Action*. (Oxford, England: Oxford University Press).
138. Mishkin, M., and Ungerleider, L.G. (1982). Contribution of striate inputs to the visuospatial functions of parieto-preoccipital cortex in monkeys. *Behav. Brain Res.* 6, 57–77.
139. Moran, J., and Desimone, R. (1985). Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science* 229, 782–784.
140. Moray, N. (1959). Attention in Dichotic Listening: Affective Cues and the Influence of Instructions. *Q. J. Exp. Psychol.* 11, 56–60.
141. 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.
142. Motter, B.C. (1994). Neural correlates of attentive selection for color or luminance in extrastriate area V4. *J. Neurosci.* 14, 2178–2189.
143. Movshon, J.A., and Newsome, W.T. (1996). Visual response properties of striate cortical neurons projecting to area MT in macaque monkeys. *J. Neurosci.* 16, 7733–7741.
144. Müller, M.M., Malinowski, P., Gruber, T., and Hillyard, S.A. (2003). Sustained division of the attentional spotlight. *Nature* 424, 309–312.
145. Nakayama, K., and Silverman, G.H. (1986). Serial and parallel processing of visual feature conjunctions. *Nature* 320, 264–265.
146. Newsome, W.T., Britten, K.H., Salzman, C.D., and Movshon, J.A. (1990). Neuronal mechanisms of motion perception. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 55, 697–705.
147. Norman, D.A. (1968). Toward a theory of memory and attention. *Psychol. Rev.* 75, 522–536.
148. O’Craven, K.M., Downing, P.E., and Kanwisher, N. (1999). fMRI evidence for objects as the units of attentional selection. *Nature* 401, 584–587.
149. Oksama, L., and Hyönä, J. (2008). Dynamic binding of identity and location information: a serial model of multiple identity tracking. *Cogn. Psychol.* 56, 237–283.
150. Oostenveld, R., Fries, P., Maris, E., and Schoffelen, J.-M. (2011). FieldTrip: Open Source Software for Advanced Analysis of MEG, EEG, and Invasive Electrophysiological Data. *Comput. Intell. Neurosci.* 2011, 1–9.

151. Pashler, H. (1988). Familiarity and visual change detection. *Percept. Psychophys.* *44*, 369–378.
152. Petersen, S.E., and Posner, M.I. (2012). The attention system of the human brain: 20 years after. *Annu. Rev. Neurosci.* *35*, 73–89.
153. Pollmann, S., and Morrillo, M. (2003). Left and right occipital cortices differ in their response to spatial cueing. *Neuroimage* *18*, 273–283.
154. Posner, M.I. (1980). Orienting of attention. *Q. J. Exp. Psychol.* *32*, 3–25.
155. Posner, M.I., and Petersen, S.E. (1990). The attention system of the human brain. *Annu. Rev. Neurosci.* *13*, 25–42.
156. Posner, M.I., Walker, J.A., Friedrich, F.J., and Rafal, R.D. (1984). Effects of parietal injury on covert orienting of attention. *J. Neurosci.* *4*, 1863–1874.
157. Pylyshyn, Z. (1989). The role of location indexes in spatial perception: A sketch of the FINST spatial-index model. *Cognition* *32*, 65–97.
158. Pylyshyn, Z.W., and Storm, R.W. (1988). Tracking multiple independent targets: evidence for a parallel tracking mechanism. *Spat. Vis.* *3*, 179–197.
159. Rafal, R.D. (1994). Neglect. *Curr. Opin. Neurobiol.* *4*, 231–236.
160. Raz, A., and Buhle, J. (2006). Typologies of attentional networks. *Nat. Rev. Neurosci.* *7*, 367–379.
161. Reynolds, J.H., Chelazzi, L., and Desimone, R. (1999). Competitive mechanisms subserve attention in macaque areas V2 and V4. *J. Neurosci.* *19*, 1736–1753.
162. Rorden, C., Bonilha, L., Fridriksson, J., Bender, B., and Karnath, H.-O. (2012). Age-specific CT and MRI templates for spatial normalization. *Neuroimage* *61*, 957–965.
163. Saenz, M., Buraças, G.T., and Boynton, G.M. (2003). Global feature-based attention for motion and color. *Vision Res.* *43*, 629–637.
164. Schoenfeld, M.A., Tempelmann, C., Martinez, A., Hopf, J.-M., Sattler, C., Heinze, H.-J., and Hillyard, S.A. (2003). Dynamics of feature binding during object-selective attention. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* *100*, 11806–11811.
165. Schoenfeld, M.A., Hopf, J.-M., Martinez, A., Mai, H.M., Sattler, C., Gasde, A., Heinze, H.-J., and Hillyard, S.A. (2007). Spatio-temporal Analysis of Feature-Based Attention. *Cereb. Cortex* *17*, 2468–2477.
166. Schoenfeld, M.A., Hopf, J.-M., Merkel, C., Heinze, H.-J., and Hillyard, S.A. (2014). Object-based attention involves the sequential activation of feature-specific cortical modules. *Nat. Neurosci.* *17*, 619–624.
167. Scholl, B.J. (2001). Objects and attention: the state of the art. *Cognition* *80*, 1–46.

168. Shaw, M.L., and Shaw, P. (1977). Optimal allocation of cognitive resources to spatial locations. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 3, 201–211.
169. Shepard, R.N. (1964). Attention and the metric structure of the stimulus space. *J. Math. Psychol.* 1, 54–87.
170. Shiffrin, R.M., and Schneider, W. (1984). Automatic and controlled processing revisited. *Psychol. Rev.* 91, 269–276.
171. Shim, W.M., Alvarez, G.A., and Jiang, Y.V. (2008). Spatial separation between targets constrains maintenance of attention on multiple objects. *Psychon. Bull. Rev.* 15, 390–397.
172. Skinner, B.F. (1950). Are theories of learning necessary? *Psychol. Rev.* 57, 193–216.
173. Sohn, W., Chong, S.C., Papatomas, T.V., and Vidnyánszky, Z. (2005). Cross-feature spread of global attentional modulation in human area MT+. *Neuroreport* 16, 1389–1393.
174. Song, W.-Q., Li, X., Luo, Y.-J., Du, B.-Q., and Ji, X.-M. (2006). Brain dynamic mechanisms of scale effect in visual spatial attention. *Neuroreport* 17, 1643–1647.
175. Stoppel, C.M., Boehler, C.N., Strumpf, H., Krebs, R.M., Heinze, H.-J., Hopf, J.-M., and Schoenfeld, M.A. (2012). Spatiotemporal dynamics of feature-based attention spread: evidence from combined electroencephalographic and magnetoencephalographic recordings. *J. Neurosci.* 32, 9671–9676.
176. Stroop, J.R. (1935). Studies of Interference in Serial Verbal Reactions. *J. Exp. Psychol.* 18, 643.
177. Suchan, J., and Karnath, H.-O. (2011). Spatial orienting by left hemisphere language areas: a relict from the past? *Brain* 134, 3059–3070.
178. Suchan, J., Umarova, R., Schnell, S., Himmelbach, M., Weiller, C., Karnath, H.-O., and Saur, D. (2014). Fiber pathways connecting cortical areas relevant for spatial orienting and exploration. *Hum. Brain Mapp.* 35, 1031–1043.
179. Tanaka, K., Saito, H., Fukada, Y., and Moriya, M. (1991). Coding visual images of objects in the inferotemporal cortex of the macaque monkey. *J. Neurophysiol.* 66, 170–189.
180. Thiebaut de Schotten, M., Kinkingnéhun, S., Delmaire, C., Lehéicy, S., Duffau, H., Thivard, L., Volle, E., Levy, R., Dubois, B., and Bartolomeo, P. (2008). Visualization of disconnection syndromes in humans. *Cortex* 44, 1097–1103.
181. Thiel, C.M., Zilles, K., Zilles, K., and Fink, G.R. (2004). Cerebral correlates of alerting, orienting and reorienting of visuospatial attention: an event-related fMRI study. *Neuroimage* 21, 318–328.
182. Treisman, A. (1998). Feature binding, attention and object perception. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 353, 1295–1306.

183. Treisman, A.M. (1960). Contextual cues in selective listening. *Q. J. Exp. Psychol.* 12, 242–248.
184. Treisman, A.M. (1969). Strategies and models of selective attention. *Psychol. Rev.* 76, 282–299.
185. Treisman, A., and Sato, S. (1990). Conjunction search revisited. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 16, 459–478.
186. Treisman, A.M., and Gelade, G. (1980). A feature-integration theory of attention. *Cogn. Psychol.* 12, 97–136.
187. Trepel, M. (1999). *Neuroanatomie: Struktur und Funktion.* (München: Urban & Fischer), 255-258.
188. Treue, S. (2001). Neural correlates of attention in primate visual cortex. *Trends Neurosci.* 24, 295–300.
189. Treue, S., and Martínez Trujillo, J.C. (1999). Feature-based attention influences motion processing gain in macaque visual cortex. *Nature* 399, 575–579.
190. Treue, S., and Maunsell, J.H. (1996). Attentional modulation of visual motion processing in cortical areas MT and MST. *Nature* 382, 539–541.
191. Treue, S., and 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.
192. Ungerleider, S.K. and L.G. (2000). Mechanisms of Visual Attention in the Human Cortex. *Annu. Rev. Neurosci.* 23, 315–341.
193. Ungerleider, L.G., and Desimone, R. (1986). Cortical connections of visual area MT in the macaque. *J. Comp. Neurol.* 248, 190–222.
194. Ungerleider, L.G., Desimone, R., Galkin, T.W., and Mishkin, M. (1984). Subcortical projections of area MT in the macaque. *J. Comp. Neurol.* 223, 368–386.
195. Ungerleider, L.G., Gaffan, D., and Pelak, V.S. (1989). Projections from inferior temporal cortex to prefrontal cortex via the uncinate fascicle in rhesus monkeys. *Exp. Brain Res.* 76, 473–484.
196. Vallar, G. (1993). The anatomical basis of spatial hemineglect in humans. *Brain damage, behaviour & cognition series. Unilateral neglect: Clinical and experimental studies.* (Hillsdale, NJ, US: Lawrence Erlbaum Associates, Inc), 27–59.
197. Vandenberghe, R., Duncan, J., Dupont, P., Ward, R., Poline, J.-B., Bormans, G., Michiels, J., Mortelmans, L., and Orban, G.A. (1997). Attention to One or Two Features in Left or Right Visual Field: A Positron Emission Tomography Study. *J. Neurosci.* 17, 3739–3750.
198. Vecera, S.P., and Farah, M.J. (1994). Does visual attention select objects or locations? *J. Exp. Psychol. Gen.* 123, 146–160.

199. Vecera, S.P., and Farah, M.J. (1997). Is visual image segmentation a bottom-up or an interactive process? *Percept. Psychophys.* *59*, 1280–1296.
200. Webster, M.J., Bachevalier, J., and Ungerleider, L.G. (1994). Connections of inferior temporal areas TEO and TE with parietal and frontal cortex in macaque monkeys. *Cereb. Cortex* *4*, 470–483.
201. Wertheimer, M. (1912). Experimentelle Studien über das Sehen von Bewegung. *Zeitschrift f. Psychologie* *61*, 161–265.
202. Wilson, K.D., Woldorff, M.G., and Mangun, G.R. (2005). Control networks and hemispheric asymmetries in parietal cortex during attentional orienting in different spatial reference frames. *Neuroimage* *25*, 668–683.
203. Wolfe, J.M. (1994). Guided Search 2.0 A revised model of visual search. *Psychon. Bull. Rev.* *1*, 202–238.
204. Wolfe, J.M., Cave, K.R., and 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.
205. Yantis, S. (1992). Multielement visual tracking: attention and perceptual organization. *Cogn. Psychol.* *24*, 295–340.
206. Zeki, S., Watson, J.D., Lueck, C.J., Friston, K.J., Kennard, C., and Frackowiak, R.S. (1991). A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. *J. Neurosci.* *11*, 641–649.
207. Zhang, W., and Luck, S.J. (2008). Discrete fixed-resolution representations in visual working memory. *Nature* *453*, 233–235.
208. Zhang, W., and Luck, S.J. (2011). The number and quality of representations in working memory. *Psychol. Sci.* *22*, 1434–1441.
209. Zihl, J., Von Cramon, D., and Mai, N. (1983). Selective disturbance of movement vision after bilateral brain damage. *Brain* *106*, 313–340.

Danksagung

Die Danksagung ist in dieser Version aus Datenschutzgründen nicht enthalten.

Eidesstattliche Erklärung

Ich erkläre, dass ich die der Medizinischen Fakultät der Otto-von-Guericke-Universität zur Promotion eingereichte Dissertation mit dem Titel

"Visuelle Aufmerksamkeitslenkung nach ischämischem Mediainfarkt"

in den Kliniken Schmieder Heidelberg als wissenschaftlicher Mitarbeiter der Arbeitsgruppe Experimentelle Neurologie der medizinischen Fakultät der Universität Magdeburg

mit Unterstützung von Prof. Dr. med. M. Ariel Schoenfeld

ohne sonstige Hilfe durchgeführt und bei der Abfassung der Dissertation keine anderen als die dort aufgeführten Hilfsmittel verwendet habe.

Bei der Abfassung der Dissertation sind Rechte Dritter nicht verletzt worden.

Ich habe diese Dissertation bisher an keiner in- oder ausländischen Hochschule zur Promotion eingereicht. Ich übertrage der Medizinischen Fakultät das Recht, weitere Kopien meiner Dissertation herzustellen und zu vertreiben.

Magdeburg, den 01.08.2020

Hendrik Lesch

Lebenslauf

Der Lebenslauf ist in dieser Version aus Datenschutzgründen nicht enthalten.