

**Die Untersuchung serieller und paralleler Mechanismen zur
attentionalen Verfolgung mehrerer bewegter Objekte im Raum durch
elektrophysiologische sowie funktionelle Messungen**

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades

**doctor rerum naturalium
(Dr. rer. nat.)**

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

von Dipl.-Psych. Christian Merkel

geb. am 21.02.1986 in Cottbus

Gutachter: Prof. Dr. Ariel M. Schoenfeld
Prof. Dr. Axel Mecklinger

eingereicht am: 24.02.2015

verteidigt am: 23.09.2015

Zusammenfassung

„Die Untersuchung serieller und paralleler Mechanismen zur attentionalen Verfolgung mehrerer bewegter Objekte im Raum durch elektrophysiologische sowie funktionelle Messungen.“

Frühere Studien zum sogenannten „Multiple Object Tracking“ konnten zeigen, dass Versuchspersonen überraschenderweise sehr gut bis zu vier unabhängig voneinander bewegte Objekte im visuellen Feld verfolgen können. Diese Befunde können nur sehr schwer mit klassischen Theorien zur visuellen selektiven Aufmerksamkeit erklärt werden. Diese Theorien basieren auf der Annahme, dass selektive Aufmerksamkeit normalerweise auf einzelnen Einheiten visueller Dimensionen, wie beispielsweise einer Position im Raum, einer spezifischen Farbe oder einem einzelnen Objekt operiert. Die Aufgabe des „Multiple Object Tracking“ aber macht eine simultane Verfolgung mehrerer visueller Objekte über einen Zeitraum von mehreren Sekunden nötig.

In der vorliegenden Arbeit wird die Möglichkeit untersucht, ob selektive Aufmerksamkeit auf der Menge der relevanten Objekte als eine übergeordnete abstrakte Objektkonfiguration operieren kann. Hierzu werden in drei verschiedenen Experimenten die elektrophysiologischen, sowie neurophysiologischen Antworten während einer Verfolgungsaufgabe untersucht. In der hier beschriebenen Aufgabenstellung werden Probanden aufgefordert vier aus acht, sich zufällig durch den Raum bewegend, Objekte (Zielobjekte) zu verfolgen. Danach soll über eine Gruppe aus exakt vier Objekten (Testobjekte) entschieden werden, ob diese mit den zuvor verfolgten Objekten komplett oder nur teilweise übereinstimmt. Der Grundgedanke dieses Paradigmas liegt darin, dass die Entscheidung über die teilweise oder aber komplette Übereinstimmung zwischen Ziel- und Testobjekten mithilfe von Aufmerksamkeitsprozessen, welche sich auf einzelne Objekte beziehen aber auch mithilfe von Prozessen, welche auf der gesamten abstrakten Objektkonfiguration operieren, getroffen werden kann.

Die hier vorgestellten Experimente zeigen übereinstimmend, dass eine Konfiguration der relevanten Objekte, über die Zeitspanne der Verfolgungsaufgabe hinweg, aufrecht erhalten werden kann, und dass diese abstrakte Repräsentation innerhalb lateral-okzipitaler Regionen abgelegt ist. Darüber hinaus werden Informationen über die einzelnen relevanten Objekte unabhängig in parietalen Regionen gespeichert. Weiterhin wird die Objektrepräsentation durch die verbindenden Merkmale der Scheinkante, welche die relevanten Objekte umgibt, und der Oberfläche, welche durch die relevanten Objekte eingefasst wird, definiert. Abschließend konnte gezeigt werden, dass interindividuelle Unterschiede in der Leistung komplette Übereinstimmungen zwischen Ziel- und Testobjekten zu erkennen auf einer unterschiedlichen Gewichtung objektbasierter sowie ortsbasierter Kodierungsmuster innerhalb visueller, sowie fronto-parietaler Kontrollnetzwerke zurückzuführen sind.

Abstract

„Die Untersuchung serieller und paralleler Mechanismen zur attentionalen Verfolgung mehrerer bewegter Objekte im Raum durch elektrophysiologische sowie funktionelle Messungen.“

Studies using the „Multiple Object Tracking“-paradigm require subjects to visually track up to four independently moving objects through the visual field. Surprisingly the subjects' performances are consistently high in these tasks. Those results cannot easily be explained by classical theories of selective visual attention as those theories pose certain restrictions regarding the distribution of attentional resources across multiple visual dimensions. Many authors argue that one can only attend to one spatial position, visual feature or object at a time. On the other hand subjects are able to maintain a multitude of objects for several seconds during multiple object tracking.

The current study constitutes a detailed investigation of the idea that tracking might be facilitated by allocating attentional resources to one abstract high-order representation of all relevant objects. The three following experiments describe electrophysiological as well as neurophysiological responses during an object tracking task. During this modified tracking task subjects are required to always track four out of eight randomly moving objects. After motion ceases subjects must respond whether a configuration of four probe-objects completely match the four tracked objects or not. The fundamental idea of this modification is that the determination of the probe configuration being fully coinciding with the tracked configuration should not only depend on single-object information but also by the maintenance of the relevant objects as one high-order representation.

The following results consistently show that during tracking a representation of the configurational properties of the relevant object can be maintained. Crucial for this process is the object-sensitive lateral-occipital area. Spatial information of the single objects is additionally stored in parietal regions associated with short-term-memory functions. Furthermore the visual features that facilitate the maintenance of the four objects as a united group were identified as the illusory contour that circumvent all relevant objects as well as the salient spatial region which it contains. At last a multivariate analysis of functional data revealed that interindividual differences in discriminating fully matching probe-objects are determined by different functions of activation pattern within extrastriate regions as well as fronto-parietal control structures.

Inhaltsverzeichnis

1.	Einführung und früherer Aufmerksamkeitsbegriff	1
2.	Visuelle selektive Aufmerksamkeit	3
2.1.	Räumlich basierte visuelle Aufmerksamkeit.....	3
2.2.	Merkmalsbasierte Aufmerksamkeit.....	11
2.3.	Objektbasierte Aufmerksamkeit und Objektsegmentierung	16
3.	Multiple Object Tracking.....	21
4.	Fragestellung und Hypothesen.....	27
5.	Experiment 1 – Serielle und Parallele Verfolgungsmechanismen	33
5.1.	Methoden	34
5.1.1.	Aufgabe und visuelle Stimulation	34
5.1.2.	Durchführung.....	36
5.1.3.	Berechnung der Bewegungspfade	37
5.1.4.	Auswertung der Verhaltensdaten.....	39
5.1.5.	Elektrophysiologische Methoden.....	39
5.1.6.	Quellenlokalisierung.....	43
5.2.	Ergebnisse	44
5.2.1.	Verhaltensdaten.....	44
5.2.2.	Analyse der elektrophysiologischen Daten	47
5.2.3.	Quellenlokalisierung.....	49
5.3.	Diskussion	51
6.	Experiment 2 – Repräsentation der Zielobjektconfiguration.....	57
6.1.	Methoden	58
6.1.1.	Aufgabe und visuelle Stimulation	59
6.1.2.	Durchführung.....	61
6.1.3.	Berechnung der Bewegungspfade	61
6.1.4.	Elektrophysiologische Methoden.....	62
6.1.5.	Auswertung.....	63
6.2.	Ergebnisse	64
6.2.1.	Verhaltensdaten.....	64
6.2.2.	Analyse der elektrophysiologischen Daten	67
6.2.3.	Quellenlokalisierung.....	69
6.3.	Diskussion	71
7.	Experiment 3 – Interindividuelle Verfolgungsstrategien	79
7.1.	Bildgebende Verfahren	82
7.2.	Methoden	88
7.2.1.	Aufgabe und visuelle Stimulation	88
7.2.2.	Durchführung.....	90
7.2.3.	Auswertung der Verhaltensdaten.....	91
7.2.4.	Analyse der funktionellen Daten	92
7.2.4.1.	Aufzeichnung der MR-Signale	92
7.2.4.2.	Vorverarbeitung	92
7.2.4.3.	SPM.....	93
7.2.4.4.	Musterklassifikationsanalysen.....	95
7.3.	Ergebnisse	100
7.3.1.	Verhaltensdaten.....	100
7.3.2.	Musterklassifikationsanalysen.....	102
7.4.	Diskussion	106

8.	Allgemeine Diskussion	112
9.	Literatur	117
	Danksagung.....	147
	Erklärung.....	149

1. Einführung und früherer Aufmerksamkeitsbegriff

Das sensorische System ist ständig unzähligen Reizen aus der Umwelt ausgesetzt. Diese eintreffenden Informationen bilden zusammen mit unseren Erfahrungen und Einstellungen ein Perzept, eine Abbildung der wahrgenommenen Umwelt. Diese Wahrnehmung wiederum bestimmt unser fortwährendes Denken und Handeln. Dadurch, dass eintreffende Reize direkt jegliche, darauf folgende, Handlungen maßgeblich mit beeinflussen, müssen Mechanismen existieren, um deren Relevanz für unser unmittelbar motiviertes Verhalten zu bestimmen (Allport 1987). So ist es in Situationen höchster Gefahr durchaus relevant die Konturen eines Löwen in der afrikanischen Steppe wahrzunehmen und nicht etwa die zeitgleich eintreffende Textnachricht. Der gleichen Konfiguration von sensorischen Informationen wird unser Gehirn jedoch wahrscheinlich eine unterschiedliche Bedeutung im Zoo zuschreiben. Wahrnehmung dient also in erster Hinsicht zielgerichtetem Handeln auf Grundlage relevanter Informationen.

Der Mechanismus, welcher eintreffende Information aufgrund deren Relevanz auswählt, fast sich im Konzept der ‚selektive Aufmerksamkeit‘ zusammen. Theorien, wie unser Gehirn Informationen aus dem sensorischen System selektiert wurden überwiegend für das auditorische System während der 50er- und 60er-Jahre des letzten Jahrhunderts entwickelt. Cherry beschrieb 1953 ein Gedankenexperiment (Cherry 1953), welches zum einen das Konzept der selektiven Aufmerksamkeit sowie einige dessen Aspekte verdeutlicht und zum anderen Einblicke liefert, wie sich psychophysiologische Fragestellungen wissenschaftlich operationalisieren lassen:

Stellt man sich die auditorische Umgebung einer Cocktailparty vor, fällt auf, dass eine Vielzahl von unterschiedlichen Geräuschen aus unterschiedlichen Quellen mit unabhängigen Informationen auf unser Sinnesorgan treffen. Trotzdem fällt es uns relativ leicht einer spezifischen Quelle (Gesprächspartner) selektiv zu widmen. Und obwohl vielleicht ein weiterer Gast lauter und deutlicher spricht als unser Gegenüber, können wir dem Gespräch, dem unsere Aufmerksamkeit gilt sehr gut folgen und Störgeräusche weitestgehend ignorieren. Wir werden im Verlauf dieser Arbeit immer wieder darauf zurück kommen, dass ein integraler Bestandteil von selektiver Aufmerksamkeit darin besteht, den Kontrast zwischen relevanter und irrelevanter Information durch respektive Selektion und Unterdrückung zu verstärken. Auf unserer Party können wir also willentlich verschiedene Informationsquellen selektieren. Es kann aber auch

vorkommen, dass plötzlich neue sensorische Informationen auf unser System eintreffen, welche sich in ihren Eigenschaften stark von sonstigen Geräuschen unterscheiden. So werden wir auf jeden Fall einen plötzlichen lauten Knall wahrnehmen und uns zumindest kurzzeitig zur Quelle hin orientieren. Aber auch die Erwähnung des eigenen Namens in einer anderen Gesprächsrunde kann das momentane Zuhören stören und zu einer automatischen Reorientierung unserer Aufmerksamkeit führen.

Cherry führte nun Experimente durch, welche dieses Gedankenexperiment in eine künstlich geschaffene Umgebung transferieren, in der sich verschiedene Variablen parametrisieren lassen. Das sogenannte Paradigma des dichotischen Hörens stellt hierbei eine Operationalisierung des oben genannten Beispiels dar. Hierbei werden den beiden Ohren einer Versuchsperson voneinander unabhängige Nachrichten präsentiert. Die Person soll nun einer der beiden Nachrichten verfolgen und sie so gut wie möglich wiedergeben. Es zeigt sich nun, dass nur der Inhalt der attendierten Nachricht durch die Versuchspersonen wiedergegeben werden kann. Interessant ist allerdings auch, dass die irrelevante Nachricht nicht komplett abgeblockt wird, sondern basale physikalische Eigenschaften durchaus wiedergegeben werden können (Cherry 1953, Broadbent 1954). Broadbent formulierte hieraus die Theorie, dass einfache physikalische Eigenschaften der sensorischen Information (Hinweisreize=Cues) dazu genutzt werden, um die für das eigene Handeln jeweils relevante Information zu selektieren (Broadbent 1958). Er vertrat damit eine Position der ‚frühen Informationsselektion‘ die besagt, dass sämtliche eingehende Information nur sehr rudimentär parallel verarbeitet werden, und das auf Grundlage dieser ersten frühen Vorverarbeitung nur ein bestimmtes Signal genauer prozessiert wird. Zwischen dem Eintreffen von Informationen und der Ausführung einer darauf folgender Handlung liegt ein Kontinuum von Verarbeitungsstufen. Dabei belegen Theorien der ‚frühen Selektion‘ ein Ende dieses Kontinuums und Theorien zur ‚späten Selektion‘ das gegenüberliegende Ende. Der Grundgedanke letzterer Theorien besagt, dass praktisch sämtliche Informationen vollständig verarbeitet werden und erst auf der Stufe der Handlungsausführung die eigentlich relevante Information das Verhalten bestimmt (Deutsch and Deutsch 1963). Treisman (Treisman 1964) schlug einen variablen Verarbeitungszeitpunkt vor, abhängig von verfügbaren Ressourcen. So sollten alle Informationen, nach Relevanz gewichtet, verarbeitet werden. Somit können auch Reize, welche auf physikalischer Ebene unbedeutend erscheinen, später noch (auf semantischer Ebene) einen Großteil

der Aufmerksamkeitsressourcen auf sich ziehen (bspw. die Erwähnung des eigenen Namens).

2. Visuelle selektive Aufmerksamkeit

In der vorliegenden Arbeit geht es überwiegend um Mechanismen der visuellen Aufmerksamkeit. Die im einführenden Teil angesprochenen Konzepte der selektiven Aufmerksamkeit werden daher im Weiteren für die visuelle Modalität noch ausgeführt und erweitert. Seit Mitte der 70er Jahre liegt der Fokus der Aufmerksamkeitsforschung klar auf dem visuellen System. Die Theorien, die im Folgenden genauer beleuchtet werden unterscheiden sich im Wesentlichen in der Segmentierungen visueller Information und den daraus resultierenden Einheiten auf denen die Mechanismen visueller selektiver Aufmerksamkeit operieren.

2.1. Räumlich basierte visuelle Aufmerksamkeit

Eine örtlich basierte visuelle Selektion ist schon durch die physiologischen Eigenschaften des visuellen Systems an sich determiniert. Man kann nur jene visuellen Reize weiterverarbeiten, welche die Rezeptoren der Retina erreichen. Obwohl dieser Fakt durchaus profan anmutet, ermöglicht er einen Großteil an passiver Informationsselektion: man kann nur Dinge an jenen Orten sehen, auf welche man seine Augen richtet. Diese sogenannte ‚offene Aufmerksamkeitsverschiebung‘ ist zudem im täglichen Leben auch eine direkte Folge der ‚verdeckten Aufmerksamkeitsverschiebung‘, um welche es im weiteren Verlauf der Arbeit gehen soll.

So werden Augenbewegungen (Sakkaden) durch Verschiebungen des inneren Aufmerksamkeitsfokus gesteuert. Dies konnte erstmals durch Goldberg & Wurtz (Goldberg and Wurtz 1972) nachgewiesen werden, indem sie zeigten, dass Zellen im superioren Colliculus, deren rezeptive Felder das Ziel einer folgenden Augenbewegung abdeckten, 100-50ms vor der eigentlichen Sakkade feuerten. Eine bidirektionale direkte mechanistische Interdependenz zwischen beiden Funktionen wird jedoch bezweifelt (Klein and Farrell 1989).

Aus der Tatsache, dass sich während Abwesenheit jeglicher Augenbewegungen (Fixation) der Grad der Informationsverarbeitung an verschiedenen Positionen im visuellen Feld verändern kann, leitete sich die ‚Spotlight‘-Metapher ab - Ein Modell des

inneren Aufmerksamkeitsfokus, welcher sich nicht nur auf den Blickfokus konzentriert. So stellte man fest, dass sich Diskriminationen visueller Formen in der Peripherie des visuellen Feldes verbesserten, wenn Hinweise über deren Position gegeben wurden (Engel 1971). In diesem Zusammenhang stellen Hinweisreize (Cues) eine Möglichkeit dar, den Aufmerksamkeitsfokus innerhalb des visuellen Feldes vor der Präsentation des Stimulus zu verschieben (Posner 1980). Frühe Befunde wiesen nach, dass sämtliche Stimuli, welche sich innerhalb des ‚Spotlight‘ befinden präferiert verarbeitet werden (Eriksen and Hoffman 1973, Posner and Snyder 1975). Sobald Stimuli, welche mit unterschiedlichen Reaktionen gekoppelt waren, gleichzeitig im Bereich verbesserter Verarbeitung präsentiert wurden, so konnten Interferenzeffekte beobachtet werden, welche zu Reaktionszeitverlusten führten. Diese Interferenzeffekte nahmen bei konkurrierende Zielreizabständen von etwa 1 Sehwinkel ab (Eriksen and Hoffman 1972), wodurch sich auch erste Schätzungen für die Größe des Aufmerksamkeitsfokus ergaben. Diese groben Abmessungen scheinen aber von der Entfernung des Fokus zur Fovea abzuhängen, mit einem kleineren, zentrierteren Spotlight an der Position schärfsten Sehens, welcher zur Peripherie des visuellen Feldes hin größer wird (Humphreys 1981, Sagi and Julesz 1986). Ende des 20. Jahrhunderts konnten dann Studien, welche sich elektrophysiologischer Messungen, sowie funktioneller Bildgebung bedienten, zeigen, dass eine verbesserte Diskriminationsleistung, sowie schnellere Reaktionszeiten für Stimuli an attendierten Positionen tatsächlich auch mit einer verstärkten neuronalen Verarbeitung einhergehen (Heinze, Mangun et al. 1994, Mangun 1995, Hillyard, Hinrichs et al. 1997, Woldorff, Fox et al. 1997). Auch auf Einzelzellebene konnte festgestellt werden, dass Zellen, deren receptive Felder einen visuellen Stimulus abdecken stärker feuern, wenn zusätzlich räumliche Aufmerksamkeit auf dieser Position liegt (Spitzer, Desimone et al. 1988, Motter 1993, Ito and Gilbert 1999). Damit kann sich die Erkennungsschwelle verringern, ab der ein Reiz mit einem bestimmten Kontrast zum Hintergrund noch unterschieden werden kann (Lu and Doshier 2000, Reynolds, Pasternak et al. 2000, Carrasco, Ling et al. 2004). Darüber hinaus führt der visuelle Aufmerksamkeitsfokus auch ohne jegliche Stimulation zu einer erhöhten Aktivität innerhalb entsprechender retinotoper Areale (Brefczynski and DeYoe 1999, McMains and Somers 2004). Dabei geht man davon aus, dass sich die Grundfeuerrate von Neuronen, deren receptive Felder den Bereich der attendierten Position abdecken, erhöht (Luck, Chelazzi et al. 1997).

Die Spotlightmetapher räumlicher Aufmerksamkeit stellt ein Modell dar, woraus sich intuitiv eine Vielzahl von Prädiktionen über das Verhalten und die Eigenschaften des Aufmerksamkeitsfokus ergeben. Posner selbst nahm an, dass sich der attentionale Spotlight nach der Loslösung von einer attendierten Position analog durch das visuelle Feld bewegen kann, bis er an die Zielposition der Aufmerksamkeitsverschiebung gebunden wird (Posner and Cohen 1984, Posner, Petersen et al. 1988). In dieser Zeitspanne in der sich der Fokus von einer Position auf eine Weitere verlagert, werden demnach sukzessive auch allen intermittierenden Orten erhöhte Verarbeitungsressourcen zuteil. So reagieren Probanden auf Zielreize, welche sich räumlich zwischen Fixation und erwartetem Zielreiz befinden etwas schneller bei kürzeren Hinweisreiz-Zielreiz-Intervallen (Shulman, Remington et al. 1979). Ein weiterer Befund für eine analoge Verlagerung ergibt sich aus beobachteten Reaktionszeitgewinnen bei längeren Hinweisreiz-Zielreiz Intervallen bei größerem räumlichen Abstand zwischen Fixation und Zielstimulus (Tsal 1983, Shepherd and Müller 1989). Dennoch ist unklar, ob der Aufmerksamkeitsfokus auch ohne Zeitverlust zwischen Positionen im visuellen Feld springen kann (Sagi and Julesz 1985, Kwak, Dagenbach et al. 1991). Diskutiert wurde auch ein Fokus, welcher sich schneller in peripheren Bereichen bewegt, also in Abhängigkeit von Kortikaler Distanz (Remington and Pierce 1984). Zudem scheint sich der Spotlight präferentiell auf dem horizontalen Meridian zu bewegen (Krose and Julesz 1989).

Es wurde schon früh diskutiert, ob räumliche Aufmerksamkeit es ermöglicht mehrere Positionen simultan zu beachten ohne dem Raum zwischen diesen Positionen auch erhöhte Aufmerksamkeitsressourcen zukommen zu lassen. So variierten Shaw & Shaw (Shaw and Shaw 1977) die Wahrscheinlichkeit mit der ein Zielreiz an zwei unterschiedlichen Positionen auftauchen konnte und auf welchen der Proband reagieren musste. Hierbei hing die Reaktion auf den Zielreiz direkt mit dessen Darbietungswahrscheinlichkeit zusammen. Die Autoren schlossen daraus, dass beiden potentiellen Positionen eine bestimmte Menge an Aufmerksamkeitsressourcen parallel zugewiesen wurde. Diese Interpretation wurde infrage gestellt indem gezeigt wurde, dass auch Hinweisreize, welche die Position eines Zielreizes mit 50% Wahrscheinlichkeit angeben zu einem Reaktionszeitgewinn führen (Jonides 1983). Andere Autoren untersuchten die Reaktion auf Stimuli, welche zwischen zwei potentiell relevanten Positionen lagen, um dessen Ressourcenzuweisung zu testen (Kiefer and Siple 1987, McCormick and Klein 1990). Probanden zeigten nicht nur verbesserte

Reaktionen an diesen intermittierenden Positionen, sondern auch aufmerksamkeitsmodulierte ereigniskorrelierte Potentiale (Heinze, Mangun et al. 1994). Damit übereinstimmend führen Störreize zwischen zwei Zielreizen zu Antwortinterferenzen (Pan and Eriksen 1993).

Abhängig von der Aufgabe zeigt sich also ein Bereich präferierter Verarbeitung, welcher in seiner Größe variabel ist (LaBerge 1983). Einen, in der Größe variablen, Aufmerksamkeitsfokus hat Eriksen 1986 als „zoom-lense“ mit zusätzlichen Eigenschaften formuliert (Eriksen and James 1986). Es zeigte sich, dass die Reaktionszeiten auf einen Zielreiz umso länger wurden, je größer der Bereich war, der vorher durch Hinweisreize die mögliche Position des Ziels angab. Eriksen beschrieb also ein Modell des attentionalen Spotlights, dem limitierte Verarbeitungsressourcen zur Verfügung stehen. Je größer also der attendierte Bereich ist, desto weniger Ressourcen stehen für die Verarbeitung der einzelnen Positionen innerhalb dieses Bereichs zur Verfügung (Shulman, Wilson et al. 1985, LaBerge and Brown 1986, Castiello and Umiltà 1990). So wurde beispielsweise gezeigt, dass die Fähigkeit zwei Stimuli mit bestimmten Abstand zueinander zu separieren (räumliche Auflösung), mit größerem Aufmerksamkeitsfokus abnimmt (He, Cavanagh et al. 1996, Intriligator and Cavanagh 2001). Man geht davon aus, dass eine Vergrößerung der räumlichen Auflösung durch selektive Aufmerksamkeit durch eine Adaptation der funktionellen Größe von rezeptiven Feldern visueller Neurone vermittelt wird (Anton-Erxleben and Carrasco 2013).

Eine Erweiterung der „zoom-lense“ stellt ein weiteres Gradientenmodell dar, welches davon ausgeht, dass das Zentrum präferierter Verarbeitung von einem Ring umgeben ist, welcher die Verarbeitung von visuellen Stimuli unterdrückt (Downing and Pinker 1985, Tsotsos, Culhane et al. 1995). Diese „center-surround“-Anordnung wurde durch Hopf experimentell bestätigt, indem er zeigte, dass aufgabenirrelevante Reize mit zunehmenden Abstand vom Zentrum des Aufmerksamkeitsfokus elektrophysiologische Signale evozierten, welche in ihrer Stärke sukzessive, bis unter eine Grundaktivität, abnahmen und mit größerem Abstand wieder zunahmen (Hopf, Boehler et al. 2006). Somit entsteht eine Zentrum-Umfeld-Organisation des visuellen Aufmerksamkeitsfokus, welche als „Mexican Hat“ bezeichnet wird (Muller and Kleinschmidt 2004).

Es wurde schon früh in Verhaltensstudien gezeigt, dass Reaktionen auf irrelevante Störreize aktiv unterdrückt werden können (Zimba and Hughes 1987). Hierbei werden Störreize an Positionen sehr nah am Zielreiz stärker unterdrückt als weiter entfernte

Störreize (Krose and Julesz 1989, Knierim and Van Essen 1992, Bahcall and Kowler 1999). Man geht davon aus, dass Aufmerksamkeit den Kontrast zwischen relevanter und irrelevanter Information erhöht. Das Ausmaß der Störreizunterdrückung scheint hierbei von den allgemeinen Anforderungen der Aufmerksamkeitsaufgabe abzuhängen. Dabei erzeugen Störreize in Verhaltensstudien einen größeren Interferenzeffekt bei einfachen Aufgaben, werden jedoch stärker unterdrückt bei schwierigen Aufgaben (Palmer 1994, Eckstein, Thomas et al. 2000, Cameron, Tai et al. 2004). Man geht davon aus, dass relevante Informationen präferiert Verarbeitungsressourcen zugewiesen bekommen. Überschüssige Ressourcen werden aber automatisch auf irrelevante Reize verteilt (Lavie and Tsal 1994). Aktive Unterdrückung von Störreizen ist also erst notwendig, sobald diese mit dem Zielreiz interferieren. Auf Einzelzellebene konnte beobachtet werden, dass die neuronale Antwort auf einen Zielreiz davon abhängt, ob ein Störreiz innerhalb oder außerhalb des gleichen rezeptiven Feldes präsentiert wird. Dabei unterscheidet sich die Aktivität stark für beide Fälle in Abhängigkeit davon, inwieweit der Störreiz mit dem Zielreiz um Verarbeitungsressourcen konkurriert (Moran and Desimone 1985, Chelazzi, Miller et al. 1993, Reynolds, Chelazzi et al. 1999). Effekte höherer Störreizunterdrückung für Aufgaben mit höherer Anforderung wurden auch in elektrophysiologischen Studien identifiziert. So wurde ein erhöhtes evoziertes Potential (N2pc) beschrieben, dessen Amplitude mit der Anzahl von Störreizen welche zusammen mit einem Zielreiz präsentiert werden, einhergeht (Luck and Hillyard 1994, Hopf, Luck et al. 2000).

Es werden grundsätzlich zwei verschiedene Mechanismen der Aufmerksamkeitsverschiebung beschrieben, welche sich vor Allem aufgrund ihres Grad der Automatisierung unterscheiden: die ‚periphere‘ sowie die ‚zentrale‘ Verschiebung (Posner 1980, Jonides 1983). ‚Periphere‘ oder auch ‚exogene‘ Aufmerksamkeitsverschiebungen werden durch periphere Hinweisreize ausgelöst. Dies sind äußerst saliente, plötzlich auftretende (Jonides 1981, Jonides and Yantis 1988, Yantis and Jonides 1996) Änderungen im visuellen Feld, welche den Aufmerksamkeitsfokus automatisch, innerhalb kürzester Zeit (etwa 50-100ms: (Remington, Johnston et al. 1992)) auf sich ziehen. Folgende Präsentationen von Zielreizen an dieser Position sind mit Reaktionszeitgewinnen verknüpft, wenn zwischen beiden Präsentationszeitpunkten nicht mehr als 300ms liegen. Man geht davon aus, dass bei Ausbleiben eines Zielreizes an der Stelle des Hinweisreizes sich der Aufmerksamkeitsfokus reorientiert und ein später folgender Zielreiz an dieser Position

somit nicht mehr präferiert verarbeitet wird („Inhibition of Return“) (Posner and Cohen 1984). ‚Zentrale‘ oder ‚endogene‘ Verschiebungen hingegen werden größtenteils durch die Ziele der Person definiert und werden meistens durch semantisch bedeutsame Hinweise am Fixationspunkt ausgelöst. Die Initiierung einer endogenen Aufmerksamkeitsverschiebung dauert in der Regel länger und kann durch ein exogenes Ereignis automatisch unterbrochen werden (Jonides and Irwin 1981, Muller and Rabbitt 1989). Ebenso kann die Ausführung einer endogenen Verschiebung auf Grundlage des Informationsgehalts des Hinweisreizes moduliert werden (Mangun and Hillyard 1990). Für exogene Hinweisreize trifft dies nicht im selben Ausmaß zu (Yantis and Jonides 1996). Dies spiegelt der Unterschied im Grad der Automatisierung beider Mechanismen wider. Grundsätzlich gibt es aber keine klar definierte Grenze. So können kontrollierte Prozesse im Allgemeinen durch Training in automatische Prozesse übergehen (Laberge 1973, Shiffrin and Schneider 1977).

Man geht davon aus, dass die unterschiedlichen Mechanismen der Aufmerksamkeit von einem weitverzweigten kortikalen Netzwerk gesteuert werden (Mesulam 1981, Mesulam 1990). Dabei werden unterschiedliche Aspekte der Aufmerksamkeit in unterschiedlichen Schlüsselregionen verarbeitet. Erste Anhaltspunkte dafür waren sehr heterogene Läsionsmuster bei Patienten, welche zu unterschiedlichen Störungen von Aufmerksamkeitsfunktionen führten (Heilman and Valenstein 1972, Vallar and Perani 1986, Karnath, Ferber et al. 2001). Eine zentrale Rolle spielen hierbei Regionen des parietalen Kortex - der intraparietale Sulcus (IPS) sowie superior parietale Areale (SPL) (Mesulam 1990, Posner and Petersen 1990). Dieser Region wird eine besondere Bedeutung in der Reorientierung des Aufmerksamkeitsfokus (Petersen, Corbetta et al. 1994, Posner and Dehaene 1994) zugesprochen. Innerhalb des intraparietalen Sulcus sind räumlich attendierte Positionen topographisch repräsentiert (Silver, Ress et al. 2005). Diese Repräsentationen im IPS enthalten räumliche Informationen über aufgabenrelevante Reize – sogenannte ‚saliency maps‘ (Andersen and Buneo 2002, Bisley, Mirpour et al. 2011). So führen Reorientierungen des Aufmerksamkeitsfokus innerhalb eines visuellen Halbfeldes zu stärkeren Aktivierungen in kontralateralen parietalen Regionen (Corbetta, Miezin et al. 1993, Vandenberghe, Gitelman et al. 2001, Sylvester, Shulman et al. 2007). Aufmerksamkeitsverschiebungen führen aber auch zu Aktivitätsänderungen in frontalen Arealen, beispielsweise im frontalen Augenfeld (FEF). Diese sind vergleichbar mit den Aktivierungen von offenen Verschiebungen (Blickrichtungsänderungen) (Corbetta, Akbudak et al. 1998, Nobre, Gitelman et al.

2000), welche unter natürlichen Bedingungen die Folge von verdeckten Aufmerksamkeitsverschiebungen darstellen (Goldberg and Wurtz 1972). In Verbindung mit weiteren Arealen wie dem anterioren cingulären Kortex (ACC) werden diese frontalen Aktivierungen mit der Kontrolle von Aufmerksamkeitsverschiebungen (Shulman, Ollinger et al. 2001) und deren Verknüpfung mit momentanen Zielen und Erwartungen in Verbindung gebracht. Somit werden hier potentielle Reize mit verschiedenen Relevanzen und somit auch unterschiedliche Antwortalternativen verknüpft (Miller and Cohen 2001, Rushworth, Paus et al. 2001). Damit erhalten bestimmte Reize einen Verarbeitungsvorteil gegenüber anderen Reizen und werden in frühen sensorischen Arealen präferiert selektiert (Kastner, De Weerd et al. 1998, Hopfinger, Buonocore et al. 2000, Giesbrecht, Weissman et al. 2006). Durch dieses, sogenannte dorsale, Netzwerk von parietalen (IPS) und frontalen (FEF) Arealen werden vor allem zielgerichtete, endogene Aufmerksamkeitsverschiebungen gesteuert (Corbetta and Shulman 2002, Corbetta, Patel et al. 2008). Innerhalb dieses Netzwerkes bestimmen die Salienz der Reize im visuellen Feld zusammen mit deren Bedeutung für die eigenen Ziele und Handlungen nachfolgende Aktionen des Individuums. Ein weiteres Netzwerk mit dem tempero-parietalen Übergang (TPJ) als zentrale Schnittstelle interagiert mit dem dorsalen Netzwerk. Durch dieses ventrale Aufmerksamkeitsnetzwerk werden hauptsächlich exogene, stimulusinduzierte Verschiebungen ausgelöst, sobald saliente Stimuli an unerwarteten Positionen (Corbetta, Kincade et al. 2000, Vossel, Thiel et al. 2006) oder zu unerwarteten Zeitpunkten (Bledowski, Prvulovic et al. 2004, Stevens, Calhoun et al. 2005) auftreten. Diese plötzlichen Reorientierungen hin zu unerwarteter Stimulation sind notwendig, wenn diese für das eigene Verhalten derart relevant sind, dass die momentan ausgeführte Handlung unterbrochen werden muss (de Fockert, Rees et al. 2004, Macaluso and Patria 2007). Die ventralen und dorsalen Aufmerksamkeitsnetzwerke können durch funktionelle Konnektivitätsstudien gut dissoziiert werden, wobei sie im frontalen Bereich überlappen und teilweise interagieren (Fox, Corbetta et al. 2006). Dabei wird das ventrale Netzwerk während einer andauernden Aufgabe suprimiert und wird erst aktiv, sobald eine Unterbrechung stattfindet (Shulman, McAvoy et al. 2003, Todd, Fougny et al. 2005).

Mechanismen der exogenen und endogenen Aufmerksamkeitsverschiebung wurden exzessiv mithilfe zweier Verhaltensparadigmen untersucht: Dem visuellen Hinweisreizparadigma sowie der visuellen Suche. Durch Hinweisreizparadigmen lässt sich der Aufmerksamkeitsfokus systematisch durch exogene oder endogene

Hinweisreize steuern und deren Einfluss auf die Verarbeitung eines nachfolgenden Zielreizes untersuchen. Dabei geht man davon aus, dass räumliche Hinweisreize die Verarbeitung von Signalen an entsprechender Position verstärkt und irrelevante eingehende Informationen ignoriert (Pashler 1987). Dahingegen stellen Versuche welche auf der Visuellen Suche basieren eher die gegenteilige Frage: wodurch sich ein Zielstimulus von seinen umgebenden Störreizen unterscheiden muss, um dessen Detektion durch automatische oder kontrollierte Aufmerksamkeitsprozesse zu ermöglichen.

In der klassischen visuellen Suchaufgabe von Treisman & Gelade (Treisman and Gelade 1980) werden Versuchspersonen gebeten anzugeben, ob sich in einer Anordnung von Distraktorreizen ein Zielreiz befindet. Abhängig davon, inwieweit sich dieser Zielreiz von den ihn umgebenden Störreizen unterscheidet, kann der Prozess der Suche eine unterschiedliche Effizienz aufweisen. Ein sehr salienter Zielreiz scheint aus dem visuellen Feld hervorzustechen und wird mit einer konstanten Geschwindigkeit, unabhängig von der Menge der Störreize, entdeckt. Diese Form des Zielreizes scheint also eine unmittelbare, exogene Aufmerksamkeitsverschiebung auszulösen. Im Unterschied dazu führt eine größere Ähnlichkeit zwischen Ziel- und Distraktorreiz dazu, dass der Aufmerksamkeitsfokus endogen jeden wahrscheinlichen Stimulus abtasten muss, um den Zielreiz zu detektieren. In solchen Fällen steigt die Suchzeit oftmals linear mit der Anzahl der potentiellen Zielreize an. Wie bereits beschrieben, gehen einige Autoren davon aus, dass die Salienz der vorhandenen Reize im visuellen Feld in sogenannten ‚saliency maps‘ repräsentiert sind. Wenn sich einer dieser Reize sehr stark in seinem Salienz-Wert von seiner Umgebung unterscheidet ist die Wahrscheinlichkeit seiner Selektion sehr hoch. Sollten aber mehrere Positionen ähnliche Salienz-Werte aufweisen, werden diese seriell abgesucht (Koch and Ullman 1985, Wolfe, Cave et al. 1989), auch weil sie sich unter Umständen gegenseitig unterdrücken (Desimone, Schein et al. 1985, Desimone and Duncan 1995, Kastner and Ungerleider 2000). Die Salienz wird nicht nur allein durch die Ähnlichkeit zwischen Ziel- und Distraktorreiz bestimmt, sondern auch durch die Ähnlichkeit zwischen den Distraktorreizen untereinander (Duncan and Humphreys 1989). So können Ziele leichter erkannt werden, sobald ihr Signal (Ziel-Störreiz-Differenz) sehr viel größer ist als das allgemeine Rauschen im visuellen Feld (Distraktor-Distraktor-Differenz) (Palmer, Verghese et al. 2000, Verghese 2001). Ein Grundprinzip selektiver Aufmerksamkeit besteht darin, dass es nicht nur das Signal verstärkt, sondern einen Einfluss besonders auf das Verhältnis zwischen Signal

und Rauschen ausübt (Lu and Doshier 1998). Wie vorher schon beschrieben hat selektive Aufmerksamkeit daher ihren größten Effekt, in Fällen, in denen überhaupt Störreize (Rauschen) vorhanden sind (Lavie 1995, Reynolds, Chelazzi et al. 1999, Eckstein, Thomas et al. 2000).

2.2. Merkmalsbasierte Aufmerksamkeit

Visuelle Stimuli können vor allem auch als Kombinationen verschiedener visueller Merkmale angesehen werden (Shepard 1964, Garner 1974). Dadurch ist eine Operationalisierung des Ähnlichkeitsbegriffes gegeben. Darauf basiert auch die einflussreiche ‚Merkmals-Integrations-Theorie‘ von Treisman (Treisman and Gelade 1980) zur visuellen Suche. Diese legt einen Grundstein zum Konzept der ‚Merkmalsbasierten Aufmerksamkeit‘, um welches es in Folgenden gehen soll. Dabei stellen visuelle Merkmale die elementaren Einheiten dar, auf denen selektive Aufmerksamkeit operiert (im Gegensatz zu Positionen).

Das Prinzip der visuellen Verarbeitung, welche auf visuellen Merkmalen als Einheiten operiert, ergibt sich aus dem physiologischen Aufbau des visuellen Systems. Dieses System ist prinzipiell hierarchisch und modular aufgebaut. Im Primaten wurden mehr als 30 visuelle Areale identifiziert (Zeki 1976, Felleman and Van Essen 1991). Diese sind hierarchisch angeordnet in dem die rezeptiven Felder der Neurone über ‚höhere‘ Areale hinweg immer größere Bereiche des visuellen Feldes abdecken. So decken die einzelnen Neurone in frühen Arealen wie V1 (primärer visueller Kortex) etwa 1° des visuellen Feldes ab, wohingegen ganze Halbfelder in hierarchisch höheren Arealen durch einzelne Neurone repräsentiert sind (Gattass, Sousa et al. 1988, Boussaoud, Desimone et al. 1991, Dumoulin and Wandell 2008). Dabei sind die Neurone innerhalb dieser hierarchischen Ebenen größtenteils topographisch angeordnet, d.h. Neurone mit nebeneinanderliegenden rezeptiven Feldern befinden sich auch im Kortex nebeneinander (Serenio, Dale et al. 1995, Brewer, Liu et al. 2005, Wandell, Brewer et al. 2005). Man geht davon aus, dass durch diese Anordnung visuelle Informationen aus niedrigeren Arealen innerhalb höherer Areale räumlich integriert werden. Weiterhin können höhere Areale durch Feedback-Verbindungen Signale an darunterliegende Areale senden (Tsotsos 1990, Felleman and Van Essen 1991). Ein weiteres Organisationsprinzip betrifft den modularen Aufbau des visuellen Systems. Dabei werden spezifische Aspekte des visuellen Feldes innerhalb funktioneller Einheiten

verarbeitet. Diese Aspekte beschreiben Merkmalsdimensionen, wie Farbe, Form oder Bewegung. Bestimmte visuelle Objekte bestehen nun aus einer Kombination aus Einzelmerkmalen – bestimmte Werte innerhalb der verschiedenen Merkmalsdimensionen (Treisman and Gelade 1980). Die funktionellen Einheiten, welche selektiv verschiedene Merkmalsdimensionen verarbeiten, verteilen sich hauptsächlich auf zwei Verarbeitungspfade (Ungerleider and Mishkin 1982, Desimone and Ungerleider 1989, Haxby, Horwitz et al. 1994). Ein ventraler Pfad, welcher sich von frühen visuellen Arealen hin zu temporalen Arealen erstreckt, verarbeitet hierbei hauptsächlich Objektmerkmale, welche zu deren Identifikation notwendig sind (Farbe, Textur, Form usw.). Im Gegensatz dazu wird ein dorsaler Pfad abgegrenzt, welcher bis zum parietalen Kortex reicht. Hier werden visuelle Informationen verarbeitet, welche sich auf räumliche Informationen verschiedener Objekte zueinander und zum Individuum beziehen (Bewegungsrichtung, Geschwindigkeit usw.). Diese erleichtern die direkte motorische Interaktion mit der visuellen Umwelt (Goldberg and Colby 1989, Goodale and Milner 1992, Milner and Goodale 1995). Entlang dieser Pfade werden immer komplexere Merkmalskombinationen verarbeitet, bis hin zu einer komplexen Repräsentation ganzer Objekte (Haxby, Gobbini et al. 2001, Cox and Savoy 2003) oder gar der ganzen visuellen Umwelt in ventralen temporalen Arealen (Haxby, Guntupalli et al. 2011).

Eine visuelle Stimulation mit spezifischen Merkmalen führt nun zu einer Aktivierung der entsprechenden Merkmalsdetektoren innerhalb der für diese Merkmalsdimension spezialisierten visuellen Areale (Farbe (Zeki, Watson et al. 1991, Bartels and Zeki 2000), Bewegung (Newsome, Britten et al. 1990, Movshon and Newsome 1996), Form (Tanaka, Saito et al. 1991, Ito, Tamura et al. 1995), Gesichter (Puce, Allison et al. 1995, Kanwisher, McDermott et al. 1997) usw.). Diese Aktivierung kann durch merkmalsbasierte Aufmerksamkeit moduliert werden. So zeigen spezifische visuelle Areale höhere Aktivierungen in bildgebenden Studien, sobald auf die entsprechende Merkmalsdimension eines bestimmten Stimulus geachtet werden sollte (Corbetta, Miezin et al. 1991, O'Craven, Rosen et al. 1997, Schoenfeld, Tempelmann et al. 2003). Während beispielsweise eine Punktwolke mit einer bestimmten Farbe und Bewegungsrichtung präsentiert wird, ändern sich die Aktivierungen im medialen okzipito-temporalen Kortex und ventralen okzipitalen Kortex entsprechend der Merkmalsdimension auf die im Moment geachtet werden soll (Farbe vs. Bewegung) (Liu, Slotnick et al. 2003, Schoenfeld, Hopf et al. 2007). In elektrophysiologischen Studien

konnte gezeigt werden, dass ein Stimulus, welcher aus einer Kombination aus mehreren relevanten Merkmalen besteht, eine höhere Antwort hervorruft, als wenn jeweils nur eine relevante Merkmalsdimension zugewiesen wird (Andersen, Hillyard et al. 2008, Kiss, Grubert et al. 2013).

Aber auch innerhalb einer Merkmalsdimension können verschiedenen Merkmalen unterschiedliche Relevanz zugewiesen werden. Einzelzellstudien konnten zeigen, dass Zellen auf bestimmte Bewegungsrichtungen oder Orientierungen eines Stimulus stärker antworteten, wenn diesem Merkmal vorher Relevanz zugeordnet wurde. Dabei wurde die Zellantwort durch merkmalsbasierte Aufmerksamkeit umso stärker moduliert, desto stärker an sich diese Zelle auf den Reiz reagiert (Haenny, Maunsell et al. 1988, Maunsell, Sclar et al. 1991, Treue and Martinez-Trujillo 1999). Genauer zeigte sich, dass zudem Zellen, welche präferiert auf nicht-attendierte Merkmale dieser selben Merkmalsdimension reagierten, eine verringerte Feuerrate aufwiesen (Martinez-Trujillo and Treue 2004). Auch auf der Ebene von Zellpopulationen zeigte sich, dass Aufmerksamkeit auf ein bestimmtes Merkmal jenes funktionelle Muster, welches mit diesem Merkmal verknüpft war, verstärkte (Tong 2003, Kamitani and Tong 2006). Dabei muss der Stimulus, welcher dieses Merkmal beinhaltet nicht physikalisch vorhanden sein, um dessen assoziiertes Muster durch Aufmerksamkeit zu verstärken (McMains, Fehd et al. 2007, Serences and Boynton 2007). Merkmalsbasierte Aufmerksamkeit führt also dazu, dass selektiv für das relevante Merkmal sensitive Neurone stärker feuern während Zellen, welche abweichende Merkmale repräsentieren, unterdrückt werden. Dies führt beispielsweise dazu, dass Aufmerksamkeit auf ein bestimmtes Merkmal zu einer schnelleren Adaptierung der selektiven Zellen führt. So ändert sich beispielsweise der wahrgenommene Bewegungsnacheffekt in Abhängigkeit davon, welche von mehreren angezeigten Bewegungsrichtungen vom Beobachter attendiert wird (Lankheet and Verstraten 1995, Alais and Blake 1999). Ebenso können Nacheffekte für andere Merkmalsdimensionen durch aufmerksamkeitsinduzierte Adaption moduliert werden (Spivey and Spirn 2000, Liu, Larsson et al. 2007). Die Erhöhung der Selektivität von Neuronenpopulationen für ein bestimmtes Merkmal führt zudem zu einer erhöhten Erkennungs-Sensitivität. Die Beachtung einer bestimmten Bewegungsrichtung einer Punktwolke führt demnach zu einer besseren Detektion von Geschwindigkeitsänderungen innerhalb dieser Punktwolke (Ling, Liu et al. 2009, Liu, Hospadaruk et al. 2011). Ebenso werden bestimmte Orientierungsrichtungen besser

diskriminiert, sobald sie Relevanz zugewiesen bekommen (Baldassi and Verghese 2005, Bondarenko, Boehler et al. 2012).

Interessanterweise erhöht sich die Merkmalsselektivität nicht nur für Zellpopulationen, dessen rezeptive Felder das relevante Merkmal abdecken, sondern für sämtliche Merkmalsdetektoren im visuellen Feld. In einer wegweisenden Studie konnte gezeigt werden, dass sich die Zellantwort bewegungsselektiver Neurone für bestimmte Bewegungsrichtungen auch im nicht-attendierte visuellen Feld änderte, je nachdem auf welche Bewegungsrichtung zeitgleich im Fokus der Aufmerksamkeit geachtet wurde (Treue and Martinez-Trujillo 1999). Merkmalsbasierte Aufmerksamkeit agiert also global über das gesamte visuelle Feld hinweg. Die verstärkte Antwort von merkmalsselektiven Neuronen im nicht-attendierte Feld, sobald deren präferiertes Merkmal attendiert wird, konnte in bildgebenden Studien bestätigt werden (Saenz, Buracas et al. 2002, Serences and Boynton 2007, Stoppel, Boehler et al. 2011). Weiterhin konnte gezeigt werden, dass sich der globale merkmalsbasierte Aufmerksamkeitseffekt über einen Zeitraum von 200ms über das visuelle Feld außerhalb des Aufmerksamkeitsfokuses hinweg ausbreitet (Stoppel, Boehler et al. 2012). Dabei wird das elektrophysiologische ereigniskorrelierte Potential, welches durch das Merkmal im nicht-attendierte Bereich erzeugt wird, in Abhängigkeit von dessen Ähnlichkeit zum attendierten Merkmal, moduliert (Stoppel, Boehler et al. 2012). Zusätzlich zeigen aktuelle elektrophysiologische Befunde, dass der Effekt globaler merkmalsbasierter Aufmerksamkeit auf das Merkmal außerhalb des Aufmerksamkeitsfokus nicht nur durch dessen sensorische Ähnlichkeit zu den Merkmalen innerhalb des räumlichen Fokus der Aufmerksamkeit, sondern auch durch dessen Ähnlichkeit zu einem aufgabenrelevanten Merkmal determiniert ist (Bondarenko, Boehler et al. 2012, Bartsch, Boehler et al. 2014). Weiterhin wurde beschrieben, dass Aufmerksamkeit nicht nur die Verarbeitung von relevanten Merkmalen außerhalb des Aufmerksamkeitsfokus, sondern auch irrelevante Merkmale des selben attendierten Objektes innerhalb des Fokus verbessern kann (Schoenfeld, Woldorff et al. 2003, Sohn, Chong et al. 2005, Schoenfeld, Hopf et al. 2014).

Das Konzept global agierender Merkmalsdetektoren, welche unmittelbar Verarbeitungsressourcen für ein relevantes Merkmal im gesamten visuellen Feld zur Verfügung stellen, bietet eine Grundlage für die meisten Theorien zur, schon angesprochenen, visuellen Suche. Die Grundidee von Objekten als Verbund von Merkmalen ermöglicht es in diesem Zusammenhang verschiedenste Befunde zu

erklären. Anne Treismans einflussreiche ‚Merkmals-Integrations Theorie‘ beschreibt das Konzept von Merkmalskarten, welche topographische Informationen über einzelne Merkmale im visuellen Feld beinhaltet (Treisman and Gelade 1980, Treisman and Gormican 1988). Die im vorherigen Teil beschriebenen ‚salienten‘ Reize definieren sich in diesem Zusammenhang dadurch, dass sie einen einzelnen distinkten Wert auf einer dieser Merkmalskarte annehmen, sich also innerhalb eines Merkmals von allen anderen Reizen unterscheiden (bsplw. Rotes X unter grünen Xs). Auf die topographische Information dieser Merkmalskarte könnte dann über selektive Aufmerksamkeit sofort zugegriffen werden (der eine distinkte Wert innerhalb der Karte) (Barrow 1978). Unabhängig von der Anzahl der Störreize liegt die Information über das Vorhandensein sowie die Position des Zielreizes in diesem Fall also sofort vor (Treisman and Gelade 1980). Auch der umgekehrte Schluss wurde gezogen: Dass ein Reiz, welcher aus einem Suchfeld heraussticht ein Beleg für ein elementares Merkmal liefert, welches sich von denen der Störreize unterscheidet (Neisser and Lazar 1964, Egeth, Marcus et al. 1972, Treisman, Sykes et al. 1977). Das Modell der Merkmalskarten impliziert zudem, dass die Identifizierung von Objektmerkmalen ohne deren Lokalisierung möglich ist. Vorhandene Werte auf den verschiedenen Merkmalskarten liegen vor, ohne deren Position zu kennen. Frei flotierende Merkmale können in einer präattentiven Phase also beliebig miteinander verbunden werden. Dieses Konzept wird beispielsweise durch die Beobachtung von ‚illusory conjunctions‘ während einer Stroop-Aufgabe gestützt (Treisman and Schmidt 1982). Im Gegensatz dazu wird selektive Aufmerksamkeit benötigt, um Informationen mehrerer Merkmalskarten zu verbinden. Um ein Zielreiz zu detektieren, welcher sich in seiner Merkmalskonfiguration von verschiedenen umgebenden Störreizen unterscheidet, muss erst der Aufmerksamkeitsfokus alle Merkmale an diesem Ort binden, um das Objekt, welches aus diesen Merkmalen besteht zu identifizieren (Treisman 1996). Dies führt zu einer seriellen Suchzeit, die von der Anzahl der potentiellen Zielreize abhängt (Treisman and Gormican 1988).

Interessant ist auch hier die, schon relativ frühe, Idee, dass Merkmalsdetektoren weitgehend unabhängig von positionsbasierter Selektion agieren und sie mitunter zeitlich präzidieren (Hopf, Boelmans et al. 2004). Weiterhin scheint auch die Segmentierung von einheitlichen Flächen von Merkmalskonfigurationen die visuelle Suche zu beschleunigen (Egeth, Virzi et al. 1984). Dabei werden einzelne Elemente des visuellen Feldes aufgrund eines oder mehrerer gemeinsamer Merkmale gruppiert und parallel verarbeitet (Pashler 1987, Treisman and Sato 1990). Störreize, welche

irrelevante Merkmale beinhalten werden somit schneller, als Gruppe, inhibiert. Dies ist jedoch nur möglich sobald, wie vorher schon beschrieben, die Homogenität innerhalb dieser Gruppe sich vom Signalrauschen anderer Stimuli abhebt (Wolfe and Horowitz 2004). Konsistente Befunde beschreiben eine inhibitorische Markierung von Gruppen von Störreizen, wenn diese zeitlich vor dem Suchdisplay dargeboten werden. Während der eigentlichen Suchaufgabe scheinen Störreize auf diesen Positionen die Suche nicht negativ zu beeinflussen (Watson and Humphreys 1997).

Im Allgemeinen legen frühe Befunde nahe, dass neben einzelnen Merkmalen auch Informationen verschiedener Merkmalskombinationen, nicht unbedingt beschränkt auf eine Position, unter Umständen präattentiv vorliegen (Julesz 1971, Nothdurft 1985). Somit kann selektive Aufmerksamkeit auch auf Merkmalskonjunktionen, und somit Objekten, operieren. Diese Möglichkeit soll im Folgenden genauer beschrieben werden.

2.3. Objektbasierte Aufmerksamkeit und Objektsegmentierung

Einige interessante Befunde sprechen dafür, dass während einer visuellen Suchaufgabe eine schnelle Selektion des Zielreizes nicht nur stattfindet, wenn es sich durch ein distinktes Merkmal in der retinalen Projektion des visuellen Feldes unterscheidet, sondern auch, wenn sich ein Stimulus in einer abstrakteren Repräsentationsform eindeutig von den Störreizen unterscheidet (Palmer 1994, Rensink and Enns 1995). So führt beispielsweise eine Merkmalskonjunktion aus Farbe oder Bewegung in Kombination mit Disparität zu einer exogenen und damit sofortigen Aufmerksamkeitsverschiebung. Das retinale Bild an sich erlaubt hierbei keine Entdeckung des Zielstimulus. Das visuelle System benutzt also die räumliche Information verschiedener Ebenen, um das singulare Merkmal der Farbe oder der Bewegung innerhalb einer dieser Ebenen parallel zu selektieren (Downing and Pinker 1985, Nakayama and Silverman 1986). Weiterhin kann die Suche nach visuellen Zielreizen auch durch amodale Komplettierung - der Wahrnehmung einer teilweisen Überlappung eines Stimulus durch eine weitere Oberfläche - beeinflusst werden, ohne die zweidimensionale Repräsentation des Suchfeldes zu verändern (He and Nakayama 1992). Auch kann die Wahrnehmung von Stimuli als dreidimensionale Objekte die Detektion von Merkmalskombinationen verbessern (Enns and Rensink 1990, Aks and Enns 1992). Zudem zeigen sich in Hinweisreizparadigmen Reaktionszeitverluste auf Zielreize, welche auf rotierenden Objekten dargeboten werden, nach verlängerter SOA

zwischen Hinweisreiz und Zielreiz („Inhibition of Return“) nicht nur auf der gleichen retinalen Position sondern auch auf Positionen, welche sich relativ zum Objekt selbst nicht ändern (Gibson and Egeth 1994, Chou and Yeh 2008). Attentionale Selektion scheint also auf einer hierarchisch höheren visuellen Stufe zu operieren, in denen Stimuli nicht mehr unbedingt zweidimensional, topographisch repräsentiert sein müssen (Grossberg, Mingolla et al. 1994, Marrara and Moore 2000). Man geht davon aus, dass Aufmerksamkeit neben Positionen in frühen 2-D-Repräsentationen des visuellen Feldes auch komplexe visuelle Objekte selektieren kann (Duncan 1984, Kanwisher and Driver 1992).

Sobald Stimuli so angeordnet sind, dass sie eine Segmentierung als einheitliche Gruppe erlauben, können sie auch so verarbeitet und selektiert werden (Humphreys, Quinlan et al. 1989). Frühe präattentive visuelle Objektsegmentierung scheint also eine Voraussetzung für attentionale Objektselektion zu sein (Driver and Baylis 1989, Baylis and Driver 1992, Grossberg, Mingolla et al. 1994). So können objektbasierte Aufmerksamkeitseffekte nur für Segmentierungen gefunden werden, welche der Proband bewusst wahrnimmt (Ariga, Yokosawa et al. 2007). Für eine präattentive Segmentierung spricht unter anderem auch, dass ein Zielreiz besser diskriminiert werden kann, sobald er sich innerhalb einer perzeptuellen Gruppe befindet, auch wenn die Segmentierung der Gruppe an sich völlig aufgabenirrelevant ist (Kimchi, Yeshurun et al. 2007, Kimchi and Peterson 2008). Segmentierte Bereiche des visuellen Feldes können unter Umständen also direkt exogene Aufmerksamkeitsverschiebungen auslösen. Ebenso scheint aber auch die Segmentierung des visuellen Feldes zu verschiedenen Einheiten von der Aufgabe und damit der Relevanz verschiedener Stimulusaspekte abzuhängen (Scholl, Pylyshyn et al. 2001, Mitchell, Stoner et al. 2004). So ist die Fähigkeit eines Probanden eine visuelle Stimulusanordnung in verschiedene Oberflächen zu segmentieren mit der Leistung ein Zielstimulus innerhalb dieser Anordnung zu finden korreliert (Treisman and Sato 1990). Auch scheint es offensichtlich zu sein, dass eine korrekte Objekterkennung (perzeptueller Abgleich mit Langzeitgedächtnisinhalten) nur möglich ist, wenn zuvor potentielle Einheiten sensorischer Informationen sinnvoll segmentiert und gruppiert wurden (Scholl 2001).

Die frühe Segmentierung von Eigenschaften zu perzeptuellen Gruppen/Objekten folgt im Allgemeinen den ‚Gestalt‘-Prinzipien nach Wertheimer (Wertheimer 1923). Dies sind rein durch Introspektion determinierte Kriterien für den perzeptuellen Zusammenschluss von visuellen Informationen. Dabei werden visuelle Reize besonders

durch räumliche Nähe, perzeptuelle Ähnlichkeit (in Farbe, Form, Größe usw.) und gemeinsame raum- zeitliche Eigenschaften als einheitliche Gruppe wahrgenommen. Einzelne Elemente einer Gestalt können dabei schwer selektiert werden, ohne die gesamte Einheit an sich zu selektieren (Driver 1996). Dies spiegelt die enge Verflechtung zwischen früher Objektsegmentierung und attentionaler Selektion wider. Die Segmentierung und Gruppierung nach ‚Gestalt‘-Prinzipien basiert hierbei auf Konzepten, welche nahe am Perzept anzusiedeln sind und nicht am 2-dimensionalen retinalen Bild (Rock and Brosgole 1964, Palmer, Brooks et al. 2003). So richten sich Gruppierungen beispielsweise nach Ähnlichkeiten illusorischer Formen und nicht nach der Ähnlichkeit der retinalen Form der sie induzierenden Objekte (Palmer, Verghese et al. 2000). Wie schon vorher erwähnt, scheint attentionale Selektion auf Objekten zu operieren, welche die Verarbeitungsphase modaler und amodaler Komplettierung bereits durchlaufen haben (He and Nakayama 1992, Davis and Driver 1994, Rensink and Enns 1998). Aufmerksamkeitsressourcen scheinen sich hierbei über die so erzeugten illusorischen Objekte zu verteilen (Davis and Driver 1994, Davis and Driver 1997).

Die neuronalen Grundlagen für die Segmentierung verschiedener Aspekte und Merkmale im visuellen Feld zu perzeptuellen Einheiten stellt ein zentrales Problem visueller Verarbeitung dar (Treisman 1996). In Treismans Merkmals-Integrations-Theorie wurde dieses Problem durch den räumlichen Fokus der Aufmerksamkeit gelöst, der alle Merkmale an einer Position bindet (Treisman and Schmidt 1982). Wie jedoch soeben beschrieben sind perzeptuelle Gruppen nicht unbedingt durch gemeinsame räumliche Eigenschaften determiniert. Ein weiteres Konzept der Bindung von Objektmerkmalen beschreibt die zeitliche Synchronization von neuronalen Netzwerken, welche verschiedene Aspekte des relevanten Objektes verarbeiten (Engel, König et al. 1991, Tallon-Baudry 2003). Es wurde früh gezeigt, dass synchrone Oszillationen visueller Neurone die perzeptuelle Zusammengehörigkeit mehrerer Merkmale vermitteln können (Gray, König et al. 1989, Singer and Gray 1995). Ebenso wurde im Menschen eine Erhöhung der Gamma-Synchronisation im EEG in visuellen Arealen mit früher Objektsegmentierung in Zusammenhang gebracht. Dabei erhöht sich die Gamma-Aktivität für visuelle Stimulationen in denen Informationen gruppiert werden im Vergleich zu derselben Stimulation, welche keine weiteren Segmentierungsprozesse induziert (Rodriguez, George et al. 1999, Tallon-Baudry 2003). Allgemein scheint eine erhöhte Gamma-Aktivität mit der Repräsentation bedeutungsvoller Information einherzugehen, welche über die pure sensorische Information hinausgeht (Tallon-

Baudry, Bertrand et al. 1998). Dies entspricht dem Grundprinzip der Gestaltpsychologie: „Das Ganze ist mehr als die Summe seiner Teile“.

Um zu untersuchen, wie nun Aufmerksamkeit auf segmentierten Objekten operiert, wurden unterschiedliche Paradigmen angewandt. 1984 führte Duncan eine Serie von Experimenten durch in denen Probanden zwei überlappende Objekte präsentiert wurden. Jedes dieser Objekte definierte sich durch verschiedene Merkmale auf jeweils zwei Merkmalsdimensionen. Als nun die Probanden nach kurzer Präsentation der überlappenden Objekte nach zwei Merkmalen gefragt wurden, zeigten sie schlechtere Leistungen, wenn jeweils eines der beiden Merkmale zu unterschiedlichen Objekten gehörte. Sobald beide Merkmale zu einem Objekt gehörten, konnten diese mit hoher Genauigkeit wiedergegeben werden (Duncan 1984). In diesen Experimenten wurde also ein Verarbeitungsvorteil für die Eigenschaften eines Objektes beschrieben. Dieser besteht auch, unabhängig von der räumlichen Entfernung beider Objekte (Vecera and Farah 1994). Es wurde jedoch diskutiert, inwieweit objektbasierte Aufmerksamkeit losgelöst von räumlicher Repräsentation agiert (Kramer, Weber et al. 1997, Vecera 1997). Eines der bekanntesten Paradigmen, welches die Interaktion zwischen räumlich- und objektbasierter Aufmerksamkeit untersucht, wurde von Egly (Egly, Driver et al. 1994) entworfen. In diesem exogenen Hinweisreizparadigma werden invalide Zielreize entweder auf einem relevanten oder irrelevanten Objekt dargeboten, jeweils im gleichen räumlichen Abstand zum Hinweisreiz. Mithilfe dieses Designs konnte untersucht werden, auf welchen Stimuluskonfigurationen objektbasierte Aufmerksamkeit operiert und in welchem Verhältnis raumbasierte- und objektbasierte Stimuluseigenschaften den Aufmerksamkeitseffekt beeinflussen. Ein wichtiger Befund besteht darin, dass Aufmerksamkeitsverschiebungen innerhalb des attendierten Objektes effektiver sind als Aufmerksamkeitsverschiebungen zwischen verschiedenen Objekten (bei gleicher räumlicher Entfernung). Jedoch gibt es auch innerhalb des attendierten Objektes Unterschiede, in dem Probanden auf Zielreize näher zum Hinweisreiz schneller reagieren. Mithilfe von Bildgebungsstudien konnte dieser räumliche Verarbeitungsgradient, welcher sich über das attendierte Objekt verteilt, in frühen visuellen Arealen nachgewiesen werden (Muller and Kleinschmidt 2003). Zudem zeigen aufmerksamkeitsmodulierte elektrophysiologische Komponenten eine erhöhte Amplitude für Zielreize welche auf dem attendierten Objekt relativ zum unattendeden Objekt präsentiert wurden. Auch hier zeigt sich ein zusätzlicher Verarbeitungsgradient

innerhalb des attendierten Objektes (Martinez, Teder-Salejarvi et al. 2006, Martinez, Ramanathan et al. 2007). Raumbasierte- und objektbasierte Aufmerksamkeit scheinen also zu interagieren (Egly, Driver et al. 1994, Lavie and Driver 1996, Chen 1998, Pratt and Sekuler 2001). Interessanterweise konnte der objektbasierte Aufmerksamkeitseffekt in Experimenten, welche Egly'-Stimuli verwenden für, auf verschiedenste Weise segmentierte, Objekte gefunden werden. So zeigten Probanden einen objektbasierten Zielreizeffekt auf illusorischen oder teilweise überlappten Objekten (Driver 1996, Moore, Yantis et al. 1998). Das gleiche gilt für perzeptuelle Gruppen, welche durch Nähe oder Ähnlichkeit definiert sind (Avrahami 1999, Crundall, Cole et al. 2007) aber auch die subjektive Interpretation eines ambigen Objektes beeinflusst die attentionale Verarbeitung seiner Oberfläche. So zeigte sich ein unterschiedlicher Aufmerksamkeitseffekt sobald ein Kreuz von den Probanden als ein ‚X‘ (Verschiebung innerhalb eines Objektes) oder zwei verschränkte ‚V‘ (Verschiebung zwischen zwei Objekten) interpretiert werden sollte (Chen 1998). In weiteren Paradigmen, welche dem Flankierreizparadigma angelehnt sind (Eriksen 1995), wurde untersucht, ob Störreize, welche einen zentralen Zielreiz umgeben, mit dessen verknüpfter Antwort interferieren. Dabei konnten die Störreize mit dem Zielreiz eine perzeptuelle Einheit bilden oder nicht. Antwortinterferenzen zeigten sich, wenn Stör- und Zielreiz zusammen segmentiert wurden und mit unterschiedlichen Antworten verknüpft waren. Dabei führten nicht nur klar definierte Kanten zu Antwortinterferenzen (Chen and Cave 2006, Richard, Lee et al. 2008), sondern auch durch Gestaltprinzipien definierte Gruppen zwischen Ziel- und Störreiz (Harms and Bundesen 1983, Kramer and Jacobson 1991, Baylis and Driver 1992). Diese Befunde sprechen, wie schon vorher erwähnt, für einen objektbasierten Aufmerksamkeitseffekt welcher auf einer hohen Repräsentationsstufe agiert. Attentionale Selektion bezieht sich auf zusammen segmentierte Gruppen und kann schwer auf einzelne definierende Elemente fokussiert werden.

Der Verarbeitungsvorteil durch objektorientierte Aufmerksamkeit bezieht sich nicht nur auf den räumlichen Aspekt des attendierten Objektes. Es zeigt sich, dass auch die einzelnen Merkmale aus denen ein Objekt besteht vermehrt Verarbeitungsressourcen zur Verfügung gestellt bekommen (Luck, Chelazzi et al. 1997, Blaser, Pylyshyn et al. 2000). So können irrelevante Merkmale überlappender Oberflächen besser widergegeben werden, sobald diese Oberfläche attendiert wird (Valdes-Sosa, Cobo et al. 2000). Einzelzellableitungen zeigen, dass bewegungssensitive Neurone verstärkte

Aktivierungen zeigen, sobald ein bewegtes Objekt attendiert wird. Dabei ist die Bewegung an sich komplett irrelevant (Wannig, Rodriguez et al. 2007). In einer Serie von elektrophysiologischen Studien wurde bestätigt, dass objektbasierte Aufmerksamkeit die Verarbeitung aller Merkmale des attendierten Objekts verbessert. Eine von mehreren, sich überlappende Punktwolken kann auf Grundlage eines relevanten Merkmals selektiert werden. Dies führt automatisch zu einer erhöhten Ressourcenzuweisung auch für die irrelevanten Merkmale dieser Punktwolke. Diese sukzessive Erhöhung der Verarbeitungsressourcen konnte in den jeweiligen assoziierten visuellen Arealen beobachtet werden (Schoenfeld, Tempelmann et al. 2003, Schoenfeld, Hopf et al. 2007, Schoenfeld, Hopf et al. 2014).

3. Multiple Object Tracking

In den vorhergehenden Abschnitten sollten zwei grundlegende Eigenschaften von selektiver, visueller Aufmerksamkeit herausgestellt werden. Zum einen können Mechanismen der Aufmerksamkeit auf unterschiedlichen Dimensionen visueller Information operieren. Diese wurden als Positionen, Stimuluseigenschaften, sowie perzeptuelle Gruppierungen identifiziert. Ein weiterer zentraler Punkt beschreibt die mögliche Selektion einer Einheit innerhalb einer dieser Dimensionen. Obwohl dieser Punkt, besonders bezüglich ortsbasierter visueller Aufmerksamkeit weiterhin diskutiert wird (Cave and Bichot 1999, McMains and Somers 2004), vertritt doch ein Großteil der Autoren die Auffassung, dass der Aufmerksamkeitsfokus unteilbar ist und sich immer nur auf ein Merkmal innerhalb einer Dimension bezieht (eine Position, eine Eigenschaft, ein Objekt) (Posner 1980, Eriksen and James 1986, Heinze, Mangun et al. 1994, Treisman 1996, Vanrullen and Dubois 2011).

Ein Paradigma, welches die Debatte über eine mögliche disjunkte Verteilung des Aufmerksamkeitsfokus zusätzlich befeuert, stellt das ‚Multiple Object Tracking‘ (MOT) dar. Versuche mit dieser Versuchsanordnung wurden erstmals 1988 von Pylyshyn vorgestellt (Pylyshyn and Storm 1988) und sind wie folgt aufgebaut: Einem Probanden werden etwa 10 visuell identische Objekte (Kreise, Vierecke, ...), zufällig verteilt im visuellen Feld präsentiert. Eine unterschiedliche Anzahl dieser Objekte werden nun als Zielobjekte definiert. Im Anschluss bewegen sich alle diese visuell identischen Objekte zufällig durch den Raum und die Aufgabe des Probanden besteht darin die Zielobjekte zu verfolgen (ohne Augenbewegungen). Nachdem die Bewegung nach einigen Sekunden

stoppt wird nun ein Objekt markiert und der Proband soll angeben, ob dies ein verfolgtes Zielobjekt war oder nicht. Ein relativ überraschender Hauptbefund dieses Experimentes besteht darin, dass eine Mehrzahl der Probanden sehr leicht 4 oder 5 sich unabhängig voneinander bewegende Objekte mit einer Genauigkeit von über 85% verfolgen kann (Pylyshyn and Storm 1988). Weiterhin ist die Genauigkeit und Reaktionszeit der Entscheidung über den einen Teststimulus von der Anzahl zu verfolgender Objekte abhängig. Dabei nimmt die Leistung monoton ab, je mehr Objekte verfolgt werden sollen.

Im Folgenden werden verschiedene Erklärungsversuche dieses Phänomens diskutiert sowie Unzulänglichkeiten in den vorliegenden theoretischen Modellen aufgezeigt. Pylyshyn selbst hat in seinem seminalen Artikel berechnet, dass ein einzelner Aufmerksamkeitsfokus, welcher ständig über alle Zielpositionen rotiert, um diese Positionsinformationen zu aktualisieren, schneller sein muss, als in Experimenten zur Aufmerksamkeitsverschiebung beschrieben wurde (Eriksen and Murphy 1987, Posner, Walker et al. 1987), um die beobachteten Tracking-Leistungen erklären zu können (Pylyshyn and Storm 1988, Yantis 1992). Ein Vorschlag bestand darin, dass nur ein Teil der Zielreize auf diese Weise periodisch den räumlichen Aufmerksamkeitsfokus zugewiesen bekommt, was auch eine Abnahme der Verfolgungsleistung erklären könnte (Pylyshyn and Storm 1988). Später gab es weitere Vorschläge für einen einzelnen Fokus, welcher über die Zielpositionen rotiert (d'Avossa, Shulman et al. 2006, Oksama and Hyönä 2008). Jedoch bleibt ein limitierender Faktor dieser Idee die theoretische Grenze der Geschwindigkeit der Aufmerksamkeitsverschiebung. Weiterhin scheinen für beide visuelle Halbfelder unabhängige Ressourcen während des Tracking zur Verfügung zu stehen. Dabei stimmt die Trackingleistung für 4 Objekte im unteren visuellen Feld in etwa mit der Trackingleistung von nur 2 Objekten im linken bzw. rechten Halbfeld überein (Alvarez and Cavanagh 2005). Übertragen auf die Idee der Aufrechterhaltung der Zielobjektpositionen durch ortsbasierte Aufmerksamkeit muss also von mindestens zwei unabhängig voneinander operierenden Spotlights ausgegangen werden (Cavanagh and Alvarez 2005).

Eine zusätzliche Idee, wie ein einzelner ortsbasierter Aufmerksamkeitsfokus auf den bewegten Zielreizen operieren kann basiert auf dem „zoom-lense“-Modell, bei dem angenommen wird, dass sich die Größe und Form des Fokus je nach Anforderung ändern kann (Eriksen and James 1986). So könnte ein einzelner Spotlight die Region des visuellen Feldes einschließen, welche sämtliche Zielreize beinhaltet. Diese Theorie

wurde jedoch verworfen, indem man zeigen konnte, dass Probanden nicht in der Lage waren Formänderungen in Störreizen zu diskriminieren, welche sich innerhalb dieses hypothetisch, expandierten Aufmerksamkeitsfokus aufhielten (Sears and Pylyshyn 2000, Intriligator and Cavanagh 2001). Man ging also davon aus, dass Verarbeitungsressourcen exakt an die relevanten Objekte gebunden sind und sich nicht einheitlich über die Region im visuellen Feld verteilt.

In seinem ursprünglichen Artikel von 1988 präsentierte Pylyshyn eine Theorie, in der er parallele und serielle Mechanismen verbindet, um das voneinander unabhängige Verfolgen mehrerer Objekte mithilfe einer ortsbasierten Aufmerksamkeitsressource zu bewerkstelligen (Pylyshyn and Storm 1988, Pylyshyn 2001). Danach werden präattentiv sämtlichen relevanten Objekten im visuellen Feld parallel sogenannte FINSTs („fingers of instantiation“) zugewiesen. Diese FINSTs enthalten selbst keinerlei Informationen über das Objekt sondern stellen lediglich eine eindeutige Identifikation dar. In dieser Funktion sind sie mit Pointern in einem Speichersystem vergleichbar, welche nur die Adresse eines Speicherplatzes bereitstellen, jedoch keinerlei Informationen über dessen Inhalt. Im visuellen System sollen sie zur Konstanz unterschiedlicher Objekte beitragen indem sie, einmal zugewiesen, die jeweiligen Objekte ohne Aufmerksamkeitsressourcen eindeutig identifizieren. Ein Zugriff auf die Objektmerkmale erfolgt schließlich über diesen FINST mithilfe von Aufmerksamkeit. Während einer Trackingaufgabe werden also erst FINSTs den relevanten Objekten zugewiesen (Pylyshyn beschrieb eine maximale Anzahl von Pointern von 4 bis 5), welche während der Bewegungsphase an den Objekten „kleben“ bleiben. Nachdem ein Objekt als Teststimulus markiert wurde, werden nun seriell alle FINSTs abgetastet, um deren Status zu verifizieren. Durch dieses serielle Abtasten in Kombination mit einer maximalen Anzahl verfügbarer FINST wurden schließlich auch die monoton abnehmenden Verfolgungsleistungen mit steigender Objektanzahl erklärt (Pylyshyn 1989). Die Probleme des Tracking beginnen also erst mit dem Zugriff auf Informationen und nicht der Aufrechterhaltung ihrer Zuordnung. Ein ähnliches theoretisches Konzept beschrieb Kahneman mit der Idee der „object-files“. Obwohl, im Unterschied zu FINSTs, innerhalb von object-files unterschiedlichste Merkmale eines Objektes abgelegt werden können, geht es im Kern um eine eindeutige Zuordnung zwischen Objekt und Referenz (Kahneman and Treisman 1984, Kahneman, Treisman et al. 1992). Auch Kahneman beschrieb eine maximale Anzahl dieser Referenzen, welche Informationen über Objekte aufrechterhalten können. Dabei nehmen räumliche und zeitliche Informationen über ein

Objekt einen zentralen Aspekt in dessen Konstanzwahrnehmung (eineindeutige Referenz-Objekt Zuordnung) ein (Kahneman, Treisman et al. 1992, Scholl, Pylyshyn et al. 2001). So können während einer Trackingaufgabe weitere Merkmale der relevanten Objekte wie Form, Farbe (Saiki 2003, Oksama and Hyönä 2004, Pylyshyn 2004) und selbst Abweichungen von Bewegungsrichtungen (Tripathy and Barrett 2004) nur sehr schlecht wiedergegeben werden. Kahneman drückte diese Individualisierung von Objekten primär anhand räumlich-zeitlicher Merkmale in einer äußerst anschaulichen Analogie aus: Zwei visuell identische rote Rechtecke, welche nacheinander an weit entfernten Positionen im visuellen Feld auftauchen, können ohne Probleme als unterschiedliche Objekte wahrgenommen werden. Im Gegensatz dazu wird die Verwandlung eines Frosches zu einem Prinzen sofort einem einzelnen Objekt zugeschrieben werden (Kahneman, Treisman et al. 1992)(S.179). Diese Form der Objekt Konstanz räumlich- zeitlicher Objektmerkmale lässt sich auch während Phasen kurzzeitiger Überdeckung beobachten. Sobald relevante bewegte Objekte perzeptuell überdeckt werden, wird die Position, an der sich das jeweilige Objekt hypothetisch befindet (aber physikalisch nicht abgebildet ist) sogar verstärkt aufrechterhalten (Flombaum, Scholl et al. 2008). Während dieser Zeit der Überdeckung lassen sich verstärkte hämodynamische Antworten in bewegungssensitiven Arealen beobachten (Olson, Gatenby et al. 2004).

Die eben beschriebenen Theorien eineindeutiger Objektreferenzen sind mit einigen Befunden schwer vereinbar. Ein Hauptproblem besteht darin, dass gerade die Aufrechterhaltung von FINST als praktisch mühelos und bezogen auf ein einzelnes Objekt beschrieben wird. Im Gegensatz dazu zeigt sich beispielsweise, dass mit zunehmender Trackingdauer mehr relevante Objekte verloren gehen und mit Störobjekten vertauscht werden (Oksama and Hyönä 2004, Wolfe, Place et al. 2007). Dies geschieht vor allem, wenn eine hohe Anzahl Störobjekte vorhanden sind (Sears and Pylyshyn 1993, Sears and Pylyshyn 2000) und sich die einzelnen Objekte sehr nahe kommen (Alvarez and Franconeri 2007, Franconeri, Jonathan et al. 2010). Auch weitere Eigenschaften wie die Bewegungsgeschwindigkeit haben einen Einfluss auf die Trackingleistung (Liu, Austen et al. 2005, Alvarez and Franconeri 2007, Franconeri, Jonathan et al. 2010). Zusätzlich können parallele Aufgaben, welche Aufmerksamkeit erfordern, die Trackingleistung beträchtlich beeinflussen (Allen, McGeorge et al. 2004). Um diesen Befunden gerecht zu werden, wurde die FINST-Theorie insoweit angepasst, dass die Stärke der Indizierung in Abhängigkeit von den Anforderungen der

Verfolgungsaufgabe und von der Zunahme der Trackingzeit beschrieben wurde. Schwierigere Bedingungen machen also eine häufigere „Auffrischung“ der FINSTs durch ortsbasierte Aufmerksamkeit nötig (Pylyshyn, Burkell et al. 1994, Sears and Pylyshyn 2000, Oksama and Hyönä 2004).

Ein alternativer Erklärungsansatz geht von einem grundsätzlich ressourcenabhängigen Prozess aus. Dabei teilen sich eine bestimmte Anzahl attentionaler Spotlights, welche mit der Anzahl relevanter Objekte übereinstimmt, eine globale Aufmerksamkeitsressource. In diesem multifokalen Ansatz ist die Trackingleistung durch die Anforderungen der Aufgabe definiert (Alvarez and Cavanagh 2005, Cavanagh and Alvarez 2005, Alvarez and Franconeri 2007). Sobald die Allokation von Ressourcen pro Objekt steigt (durch höhere Geschwindigkeit, mehr Interferenz) verringert sich automatisch die Fähigkeit diese Objekte zu verfolgen. Anstelle von Indizes (FINSTs) werden also Anteile einer globalen Aufmerksamkeitsressource (FLEXs) auf die Objekte verteilt (Alvarez and Franconeri 2007). Dieser Gedanke wird durch bildgebende Studien gestützt, die zeigen, dass die neuronalen Netzwerke, welche während des Tracking aktiv sind, zu großen Teil mit attentionalen Kontrollstrukturen übereinstimmen (Culham, Brandt et al. 1998, Howe, Horowitz et al. 2009). Eine Hauptdeterminante des Tracking stellt hierbei die Auflösung des Spotlights pro Objekt dar, welche mit zunehmender Anzahl von relevanten Objekten abnimmt. Damit ist die Wahrscheinlichkeit größer, dass Zielobjekte über zeitliche Instanzen hinweg mit Störobjekten verwechselt werden (Franconeri, Jonathan et al. 2010, Franconeri, Alvarez et al. 2013). Das Verhältnis zugewiesener FLEX ist dabei über die Objekte hinweg nicht konstant sondern durchaus davon abhängig, inwieweit das jeweilige Objekt Interferenzen ausgesetzt ist (Iordanescu, Grabowecky et al. 2009, Chen, Howe et al. 2013). Die Aufrechterhaltung der Objektinformationen wird hierbei als Funktion des visuellen Kurzzeitgedächtnisses beschrieben. Dabei gibt es einen funktionellen Zusammenhang zwischen der Anzahl zu verfolgender Objekte und der Aktivierung in parietalen Arealen (Culham, Cavanagh et al. 2001, Jovicich, Peters et al. 2001), sowie erhöhter elektrophysiologischer Potentiale, welche mit Arbeitsgedächtnisfunktionen im Zusammenhang stehen (Drew and Vogel 2008, Drew, Horowitz et al. 2012).

Jedoch wurden auch für den multifokalen Ansatz Befunde beschrieben, die mit dieser Theorie schwer in Einklang zu bringen sind. So führt räumliche Objektinterferenz nicht automatisch zu schlechteren Trackingleistungen. Unter Umständen können Zielobjekte sogar besser verfolgt werden (Objekte mit hoher Geschwindigkeit), je näher sich diese

an Störobjekten befinden (Holcombe, Chen et al. 2014). Weiterhin sollte die flexible Ressourcenzuweisung dazu führen, dass in Situationen, in denen sich nur ein Teil der Zielobjekte bewegt, diesen vermehrt Verarbeitungsressourcen zur Verfügung stehen, da die Aufrechterhaltung stationärer Zielobjekte weniger Ressourcen benötigen sollte. In der Tat ist es aber so, dass die Trackingleistung in diesem Fall schlechter ist im Vergleich zu Situationen, in denen sich alle Zielobjekte bewegen (Howe, Cohen et al. 2010). In diesem Zusammenhang ist es interessant Studien zu betrachten, welche nicht nur den Einfluss von Merkmalen einzelner Zielobjekte auf die Trackingleistung, sondern Eigenschaften, welche von einer Gruppe von Objekten geteilt wird, untersuchen. Sobald Hinweisreize einzelne Objekte während der Trackingaufgabe derart kombinieren, dass sich objektbasierte Aufmerksamkeit auf diese Objektkombination bezieht, können die Einzelobjekte nicht mehr individualisiert werden. Eine visuelle Paarung von jeweils einem Stör- und einem Zielreiz unterbindet somit eine korrekte Verfolgung der Zielreize (Scholl, Pylyshyn et al. 2001). Diese Gruppierung von Einzelobjekten wird nicht nur durch konkrete Hinweisreize wie Verbindungslinien ermöglicht sondern auch durch ähnliche Bewegungstrajektorien (Suganuma and Yokosawa 2006). Die von Howe (Howe, Cohen et al. 2010) beobachtete schlechtere Trackingleistung für Aufgaben, in denen die Hälfte der Zielobjekte stationär bleiben, könnte also auf eine Unterbindung der Gruppierung gemeinsamer Bewegungstrajektorien zurückzuführen sein.

Verschiedene Experimente, welche entworfen wurden, um Prädiktionen des FINST-Modell zu überprüfen, stützen die Annahme, dass das Tracking mehrerer Zielobjekte nicht ausschließlich auf Informationen der Einzelobjekte beruht. Die zentrale Prädiktion des ‚discrete reference principle‘, welche die eineindeutige Zuordnung zwischen FINST und Objekt beschreibt, konnte nicht bestätigt werden (Pylyshyn 2004). Dabei können Probanden sehr genau beschreiben, welche Testobjekte jeweils zu der Gruppe der Zielobjekte bzw. Störobjekte gehören. Die genaue Identität eines Zielobjektes („Dieses Testobjekt ist jenes Zielobjekt“) konnte jedoch nicht wiedergegeben werden (Pylyshyn 2004). Weiterhin gibt es Anzeichen dafür, dass nicht nur Zielobjekte verarbeitet werden, sondern auch die Störobjekte zum Teil aktiv unterdrückt werden (Pylyshyn 2006, Drew, McCollough et al. 2009). An Prozesse, welche die Verteilung von Indizierungen oder Aufmerksamkeitsressourcen beschreiben, wird in diesem Fall also plötzlich eine doppelte Anforderung gestellt, da praktisch alle Objekte verarbeitet werden.

Diese Inkonsistenzen zwischen Referenztheorien, rotierendem Spotlight, multifokaler Aufmerksamkeit und den jeweiligen experimentellen Befunden legen den Schluss nahe, dass für die Erklärung der Fähigkeit mehrere Objekte simultan zu verfolgen eine isolierte Betrachtung der Prozesse, welche die Verarbeitung und Ressourcenzuteilung auf Einzelobjektebene vermitteln, unzureichend ist. Jedes dieser Modelle stößt an seine explanatorischen Grenzen, sobald Interaktionen mit weiteren Ziel- oder Störobjekte erklärt werden müssen. Einen anderen Weg schlägt die theoretische Betrachtung der Zielobjekte als einheitliche Gruppe ein. Diese Sichtweise wurde schon sehr früh durch Yantis (Yantis 1992) vorgenommen, jedoch bis vor Kurzem nur ansatzweise weiter verfolgt (bspw. (Liu, Austen et al. 2005)). Von Yantis wurde beschrieben, dass sich die Verfolgungsleistungen erheblich verbessern ließen, sobald eine perzeptuelle Zusammenfassung der Zielobjekte ermöglicht wurde. Entweder durch spezifische Bewegungstrajektorien oder dem speziellen Hinweis an die Probanden, die Zielobjekte als Gruppe zu verfolgen (Yantis 1992).

4. Fragestellung und Hypothesen

Während der Diskussion zur objektorientierten Aufmerksamkeit wurde bereits herausgestellt, dass einzelne Elemente des visuellen Feldes zusammen als komplexe abstrakte Repräsentation verarbeitet werden können. Für den Fall des „Object Tracking“, legen besonders die Befunde einer fehlenden Individualisierung der Einzelobjekte, sowie der Interaktion zwischen deren räumlich- zeitlichen Informationen den Schluss nahe, dass sich die Verfolgung mehrerer bewegter Objekte teilweise auf die Verarbeitung von Informationen stützt, welche von allen Einzelobjekten geteilt wird. Diese Information, welche sich auf die Menge der Zielobjekte als Ganzes bezieht, sollte unabhängig von den ressourcenlimitierten Prozessen der Einzelobjektverarbeitung operieren. Auf diese Weise können Beschränkungen in der Verfolgungsleistung, welche durch eine Zunahme relevanter Objekte oder Änderungen in den physikalischen Eigenschaften der Bewegungssituation (Geschwindigkeit, Nähe usw.) entstehen, teilweise überwunden werden (Yantis 1992). Die Unabhängigkeit zwischen solch eines globalen Trackingprozesses, welcher sich auf die abstrakte Repräsentation des relevanten Zielobjektsets bezieht und eines lokalen Prozesses, welcher von den Merkmalen der einzelnen relevanten Objekte abhängt, wird teilweise in den Versuchen von Liu deutlich (Liu, Austen et al. 2005). Dabei sollten Probanden mehrere Objekte in

einer dreidimensionalen geschlossenen Umgebung, ähnlich einer Fluglotsensituation, verfolgen. Der gesamte Raum, in denen sich die Objekte bewegten, konnte nun als Ganzes beliebig gedreht werden. Dabei änderten sich natürlich die lokalen Bewegungseigenschaften verschiedener Objekte. Dies hatte jedoch keinen Einfluss auf die Trackingleistung der Probanden. Prozesse des Tracking schienen also auf einer höheren Repräsentationsebene des gesamten relevanten Raumes zuzugreifen und wurden durch lokale Merkmalsänderungen nicht beeinflusst (Liu, Austen et al. 2005). Dennoch verschlechtert sich die Trackingleistung durch eine Erhöhung der relevanten Objekte. Im vorangestellten Abschnitt wurden zusätzlich Studien erwähnt, welche diese Menge der zu verfolgenden Objekte neurophysiologisch direkt mit dem visuellen Kurzzeitgedächtnis in Zusammenhang bringen.

Innerhalb des Trackingparadigmas ist also unbedingt zwischen seriellen und parallelen Selektionsprozessen zu unterscheiden. Der Begriff „seriell“ bezieht sich in diesem Zusammenhang auf die Verarbeitung der Einzelobjekte und damit nicht nur auf zeitlich aufeinanderfolgende Selektionsprozesse (rotierender Spotlight), sondern auch auf die Verteilung limitierter Verarbeitungskapazitäten auf die relevanten Objekte (Multifokale Theorien). Der zentrale Punkt ist, dass jede dieser seriellen Theorien zu einer schlechteren Trackingleistung führt, sobald die Anforderungen der Aufgabe steigen. Dem gegenüber steht der parallele Ansatz, welcher eine Segmentierung aller relevanten Einzelobjekte zu einer übergeordneten Objektrepräsentation beschreibt (Yantis 1992).

In den bisherigen Experimente zum „Multiple Object Tracking“ wird der parallele Ansatz, welcher Selektionsprozesse, die sich auf die Gesamtheit der Zielobjekte beziehen, praktisch nicht (oder nur sehr indirekt) untersucht. Ein Problem hierbei ist die Operationalisierung der Trackingleistung. In faktisch allen Experimenten zum MOT wird die abhängige Variable der Reaktionszeit bzw. Fehlerrate auf ein einzelnes Testobjekt zu reagieren als Maß der Trackingleistung verwendet (Pylyshyn and Storm 1988, Yantis 1992, Oksama and Hyönä 2004, Alvarez and Franconeri 2007, Franconeri, Jonathan et al. 2010) (Abbildung 1a). Vereinzelt wurden Probanden auch dazu angehalten eigenständig mit einem Cursor alle verfolgten Objekte nach der Bewegungsphase auszuwählen (Scholl, Pylyshyn et al. 2001, Flombaum, Scholl et al. 2008). Ein Prozess, welcher sich ausschließlich auf die Gesamtheit der abstrakten Repräsentation aller Zielobjekte bezieht, kann jedoch durch Reaktionen auf einzelne Zielobjekte nicht abgebildet werden. Vielmehr muss die Reaktion auf die gesamte

Repräsentation an sich getestet werden. Dies ist die zentrale Prämisse dieser Arbeit, welche im Folgenden noch näher beleuchtet werden soll.

Es werden in den folgenden Experimenten Reaktionen auf eine Testkonfiguration untersucht, welche sämtliche zu verfolgenden Objekte während einer Tracking-Aufgabe beinhaltet. Als Kontrollbedingungen dienen Testkonfigurationen, welche nur einen Teil des Zielobjektsets abbilden. Um jedoch den rein sensorischen Effekt der Testkonfiguration zu kontrollieren, muss sichergestellt sein, dass dieser in allen Bedingungen aus der gleichen Anzahl von Objekten besteht. Als unabhängige Variable wird also nicht, wie in den meisten Tracking-Aufgaben, die absolute Anzahl zu verfolgender Objekte verändert, sondern der relative Anteil aus Ziel- und Störobjekten aus denen die Testkonfiguration besteht (Abbildung 1b).

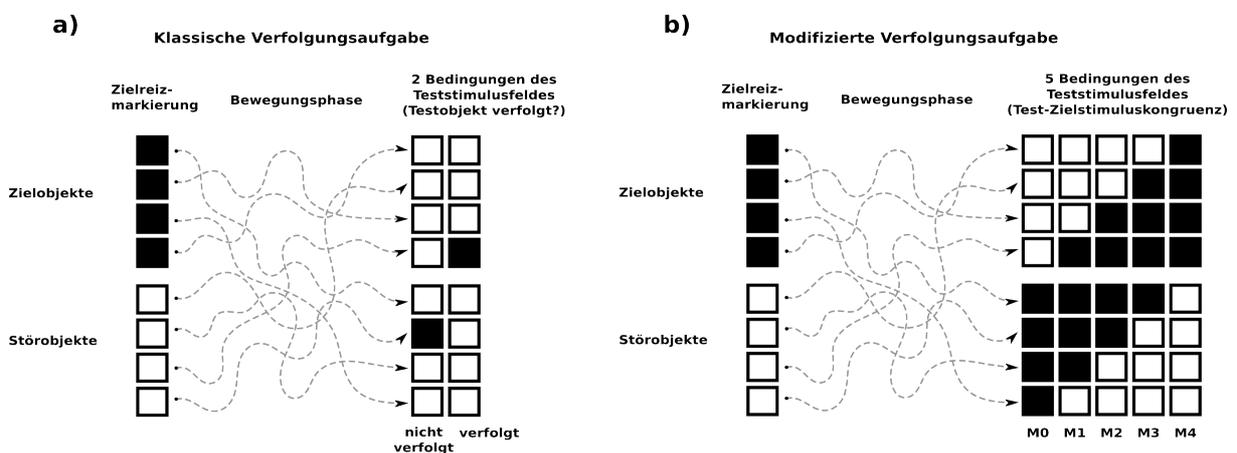


Abbildung 1 Konzepte der Verfolgungsaufgabe **a)** Klassische Aufgabe - Abfrage eines Einzelobjektes als Teil der Zielobjektmenge wobei die Gesamtanzahl relevanter Objekte variiert wird **b)** Modifizierte Aufgabe - Konstante Anzahl von Zielobjekten und Testobjekten, Kongruenz zwischen Beiden Mengen wird variiert, Abfrage der kompletten Kongruenz (M4).

Praktisch verläuft ein Durchgang dieses Paradigmas also wie folgt. Den Probanden werden acht identische Quadrate, zufällig verteilt im visuellen Feld, präsentiert. Es werden zu Beginn des Durchgangs immer genau vier dieser Quadrate als Zielobjekte markiert. Danach bewegen sich alle acht, visuell identischen, Objekte zufällig für einige Sekunden durch das visuelle Feld. Nach der Bewegungsphase werden immer genau vier Objekte als Testobjekte markiert. Als unabhängige Variable wird der Grad der Übereinstimmung zwischen den vier Testobjekten und den vier Zielobjekten variiert. Durch dieses experimentelle Design entstehen fünf verschiedene Bedingungen, welche den Grad der Kongruenz zwischen Ziel- und Teststimulus abbilden (Abbildung 2). Die grundlegende Idee dieses Designs besteht nun darin, Prozesse, welche sich nur auf die

Gesamtheit der Zielobjektconfiguration beziehen mit der Bedingung abzubilden, in der diese Configuration komplett durch die Testconfiguration abgebildet wird. Die Aufgabe des Probanden besteht darin eine spezifische Taste in Fällen kompletter Kongruenz zu drücken und eine andere Taste, sobald nur teilweise oder keine Kongruenz zwischen Ziel- und Teststimulusset besteht.

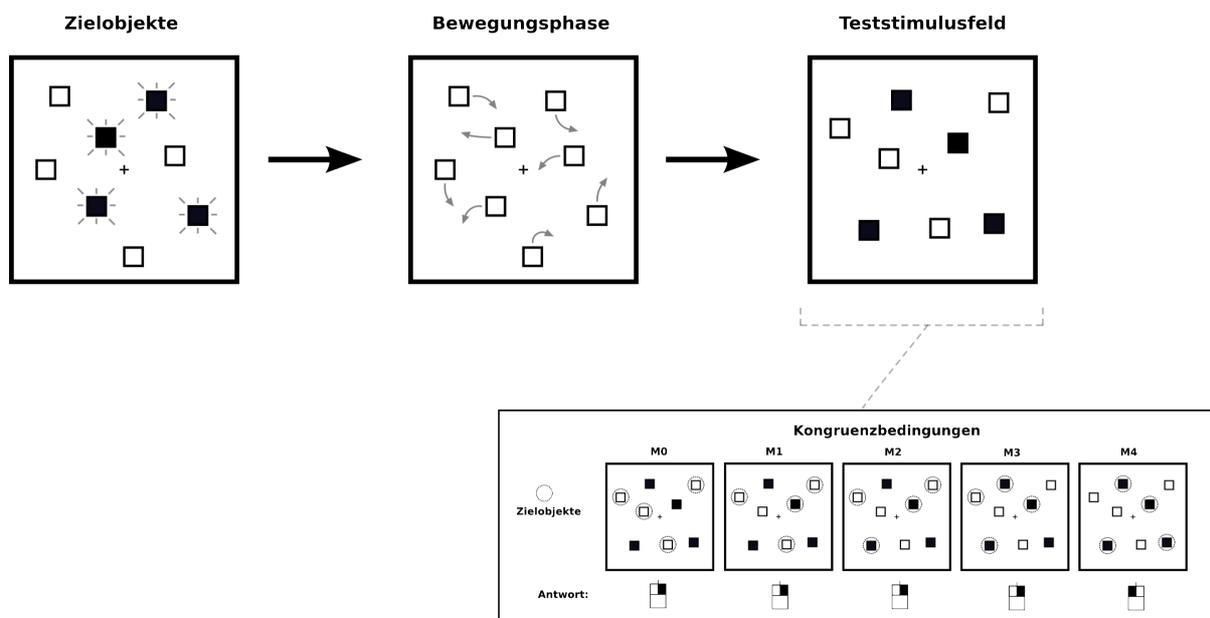


Abbildung 2 Paradigma der modifizierten Verfolgungsaufgabe – Vier aus acht Objekten werden als relevante Ziele markiert. Alle Objekte bewegen sich für mehrere Sekunden pseudorandomisiert durch das visuelle Feld. Die Bewegung endet in jedem Durchgang in exakt derselben räumlichen Konfiguration, wobei immer vier Objekte an derselben Position ans Testobjekte angezeigt werden. Probanden müssen angeben, ob eine komplette Kongruenz der Testobjekte mit den Zielobjekten besteht oder nicht.

Dieses Vorgehen wurde eben damit begründet, dass diese parallelen Prozesse durch einen Teststimulus, der nur ein Einzelobjekt abbildet nicht abgefragt werden können. Nun muss aber im gleichen Schritt gezeigt werden, dass mit dem vorliegenden Design durchaus auch dieselben seriellen Prozesse (monotoner funktioneller Zusammenhang zwischen Einzelobjektverarbeitung und Antwortverhalten) abgebildet werden können, die durch eine Variation der Anforderungen während des Tracking (absoluten Anzahl relevanter Objekte, Verschiedene Geschwindigkeiten, Nähe der Objekte usw.) in Kombination mit einem einzelnen Teststimulus evident werden. Die vorliegende Variation des Trackingparadigmas, in dem die Ziel- Testobjektset-kongruenz variiert wird muss also parallele wie auch serielle Prozesse abbilden können, um eine Verbesserung früherer Experimente darzustellen.

Im Folgenden wird nun dargestellt, dass eine Variation der Ziel- Testobjektkongruenz durchaus unterschiedliche Antwortverhalten auslösen sollte, sobald Einzelobjekte

sequentiell verarbeitet werden oder nur ein Teil der Informationen über einzelne Zielobjekte bis zum Ende der Trackingphase aufrechterhalten werden können. Wir betrachten zuerst den zweiten Punkt, in dem wir zeigen, dass eine schlechtere Trackingleistung (weniger Einzelobjekte können aufrechterhalten werden) zu mehr Fehlern in der Bewertung der Ziel- Testobjektkongruenz führt. In früheren Experimenten wurde bereits der umgekehrte Weg beschritten, in dem aus der Fehlerrate einzelne Objekte als Zielstimuli zu erkennen auf die „effektive Anzahl verfolgter Objekte“ geschlossen wurde (Scholl, Pylyshyn et al. 2001). Im vorliegenden Fall soll der Proband, wie schon erwähnt, angeben, ob eine komplette Kongruenz zwischen Ziel- und Testkonfiguration besteht oder nicht. Fehler in den Antworten sollten auftreten, sobald Inkongruenzen (ein Zielobjekt gehört nicht zur Menge der Teststimuli) nicht korrekt erkannt werden. Dies sollte geschehen, sobald die effektive Anzahl verfolgter Objekte m die Anzahl zu verfolgender Objekte $n = 4$ unterschreitet und gleichzeitig alle effektiv verfolgten Objekte m auch Teilmenge der Zielobjekte k sind. In diesen Fällen können inkongruente Durchgänge nicht eindeutig als solche erkannt werden und eine Entscheidung ob eine komplette Kongruenz vorliegt ist nicht möglich. Nehmen wir beispielsweise an, dass zwei Einzelobjekte ($m = 2$) von den vier Zielobjekten ($n = 4$) korrekt über die Bewegungsphase hinweg verfolgt werden können und am Ende drei Teststimuli ($k = 3$) mit den Zielobjekten übereinstimmen. Es gibt nun insgesamt $\binom{4}{2} = 6$ Möglichkeiten, wie die verfolgten Objekte über die vier Zielobjekte verteilt sein können. Innerhalb einer Kongruenzbedingung, in der nun drei Testobjekte mit den Zielobjekten übereinstimmen, sind nun in $\binom{3}{2} = 3$ der 6 beschriebenen Verteilungen alle verfolgten Objekte auch Teil der Teststimulumsmenge. Daraus lässt sich nun die Wahrscheinlichkeit bestimmen, dass mindestens ein erfolgreich verfolgtes Objekt nicht Teil der Testkonfiguration ist. Dies sind die Fälle, in denen immer eine richtige Entscheidung bezüglich der Inkongruenz des Durchgangs erfolgen sollte. Unsichere Entscheidungen sollten daher in Abhängigkeit der Kongruenzbedingung k und der effektiven Anzahl verfolgter Objekte m mit einer Wahrscheinlichkeit von

$$P(k, m) = \left(1 - \frac{k! \cdot (n - m)!}{(k - m)! \cdot n!}\right)$$

erfolgen.

Für eine bestimmte Anzahl effektiv verfolgter Objekte sollten also die Fehler im Antwortverhalten mit steigender Kongruenz zwischen Ziel- und Testkonfiguration zunehmen, da Inkongruenzen mit geringerer Wahrscheinlichkeit erkannt werden können (Abbildung 3a). Eine Variation der Kongruenz ist also durchaus sensitiv gegenüber der Anzahl tatsächlich verfolgter Einzelobjekte.

Als nächstes wird angenommen, dass alle Objekte korrekt verfolgt werden können, jedoch ein Merkmalsabruf (Teststimulus oder nicht) nur durch ein sequentielles Abtasten der Positionen am Ende des Tracking möglich ist (Referenzmodelle). Eindeutige Entscheidungen, ob eine komplette Kongruenz vorliegt oder nicht, können auch in diesem Fall nur erfolgen, sobald alle Objekte verarbeitet wurden, oder mindestens eine Inkongruenz detektiert wurde. Wir gehen also von einer sequentiellen Abfolge von Suchinstanzen aus, während der jeweils der Status eines verfolgten Objektes überprüft wird (Testobjekt oder nicht). Für den Fall, dass eine Kongruenz für die Hälfte der Zielobjekte vorliegt $k = 2$, besteht also die Wahrscheinlichkeit von $P(k, 1) = \binom{n-k}{n} = \frac{2}{4}$, dass innerhalb der ersten Instanz eine Inkongruenz entdeckt wird. Im zweiten Iterationsschritt beträgt die Wahrscheinlichkeit ein Objekt aus den verbliebenen drei Objekten zu verarbeiten, welches eine Inkongruenz darstellt $P(k, 2) = \left(1 - \frac{n-k}{n}\right) \cdot \binom{n-k}{n-1} = \frac{1}{3}$. Allgemein ergibt sich daraus

$$P(k, i) = \begin{cases} \left(\frac{n-k}{n-i+1}\right) \cdot \prod_{j=0}^{i-2} \left(1 - \frac{n-k}{n-j}\right), & i > 1 \\ \binom{n-k}{n}, & i = 1 \end{cases}$$

als Wahrscheinlichkeit, dass vom Probanden für eine bestimmte Kongruenzbedingung k innerhalb der Suchinstanz i eine Inkongruenz entdeckt, und damit eine korrekte Antwort gegeben, wird. Weiterhin lässt sich für jede Kongruenzbedingung eine mittlere Suchzeit berechnen, nach der die sequentiellen Zugriffe abbrechen (da eine Inkongruenz gefunden wurde und eine eindeutige Zuordnung des Durchgangs als „nicht komplett Kongruent“ möglich ist). Wie aus Abbildung 3b zu entnehmen ist, kann für die unabhängige Variable der Ziel- Testkonfiguration-Kongruenz angenommen werden, dass sie gegenüber einer sequentiellen Selektion der Zielreize sensitiv ist und in diesen Fällen zu monoton steigenden Reaktionszeiten für höhere Kongruenzen führen sollte.

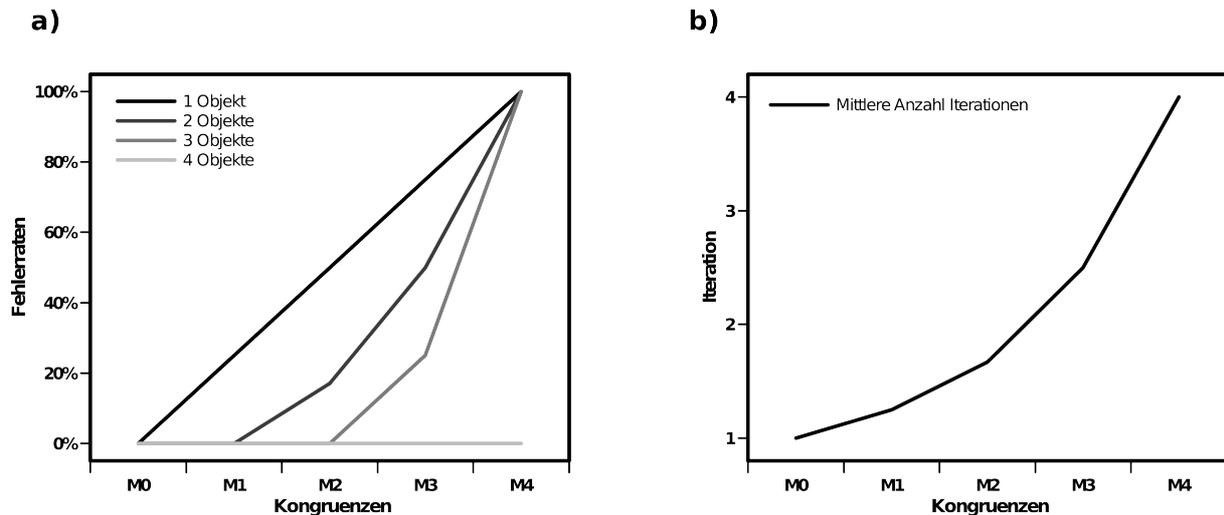


Abbildung 3 a) Hypothetische Funktion der Fehlerraten über die unabhängige Variable der Kongruenz unter Annahme eines seriellen Prozesses. Unabhängig von der effektiven Anzahl tatsächlich verfolgter Objekte besteht ein monotoner Zusammenhang zwischen der Test- Zielobjektkongruenz und der Genauigkeit dessen Abgleichs. Je mehr Testobjekte mit den relevanten Zielobjekten übereinstimmen, desto schwerer wird es, mindestens eine Inkongruenz zu identifizieren. **b)** Ein serieller Abgleich zwischen Testobjekten und Zielobjekten um eine Inkongruenz zu identifizieren dauert länger, desto weniger Inkongruenzen im Teststimulusfeld vorhanden sind.

Es ist also davon auszugehen, dass eine Variation der Ziel- Testkonfiguration-Kongruenz in einer Trackingaufgabe zu unterschiedlichen Reaktionen führen werden auch wenn sich die Anforderungen an das Tracking an sich über die Bedingungen hinweg nicht ändern. Diese Reaktionen für die unterschiedlichen Kongruenzbedingungen sollten serielle Prozesse sequentieller Zielobjektverarbeitung bzw. limitierter Ressourcenzuweisungen monoton abbilden können. Der Vorteil dieses Designs besteht aber darin, dass sich jegliche Prozesse, welche ausschließlich auf der Gesamtkonfiguration der Gruppe der Zielobjekte operieren, in den Reaktionen auf die komplette Kongruenz widerspiegeln sollten.

5. Experiment 1 – Serielle und Parallele Verfolgungsmechanismen

Mithilfe des beschriebenen Paradigmas soll nun in einem ersten Experiment überprüft werden, inwieweit serielle Selektionsprozesse und Prozesse der Ressourcenlimitierung sowie parallele Selektionsprozesse, welche ausschließlich auf der Gruppe der Zielobjekte operieren, während des „Multiple Object Tracking“ interagieren. Neben den Verhaltensdaten werden auch elektrophysiologische Daten während der Aufgabe aufgezeichnet, um neuronale Korrelate verschiedener Verhaltensprozesse zu bestimmen. Die hier verwendete Methode der Elektrophysiologie wird später noch genauer beleuchtet. Sollten in der folgenden Aufgabe vor allem serielle Prozesse an der

Aufrechterhaltung der relevanten Objekte beteiligt sein, erwarten wir einen monoton steigenden Zusammenhang zwischen Ziel-Testkonfiguration-Kongruenz und den abhängigen Variablen. Sollte hingegen die abstrakte Repräsentation aller relevanten Objekte als ein übergeordnetes Objekt die Verfolgung der Ziele vereinfachen, müssten komplett kongruente Testkonfigurationen sehr schnell und akkurat als solche erkannt werden.

5.1. Methoden

An diesem Experiment nahmen 38 Personen teil. Keiner der Probanden hatte je zuvor eine Objektverfolgungsaufgabe unter Laborbedingungen durchgeführt. Die 18 weiblichen sowie 20 männlichen Probanden waren im Mittel 25 Jahre alt mit einer Standardabweichung von 2.9 Jahren. Jede der Person hat eine schriftliche Einverständniserklärung zur Teilnahme am Experiment abgegeben.

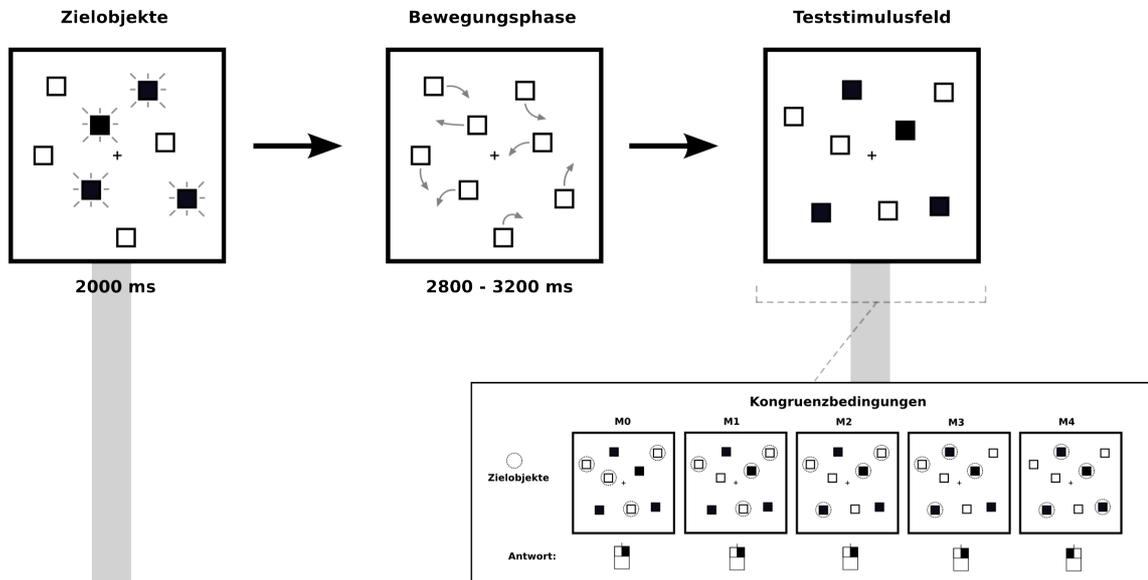
5.1.1. Aufgabe und visuelle Stimulation

Im Folgenden wird das grundsätzliche Design der hier verwendeten Verfolgungsaufgabe ausführlich erklärt. Dieses ändert sich über die verschiedenen Experimente hinweg im Grundsatz nicht. Wann immer in nachfolgenden Versuchen Parameter verändert oder Elemente hinzugefügt wurden, wird dies an der entsprechenden Stelle vermerkt.

Die visuellen Stimuli wurden dem Probanden auf einem Projektionsschirm in einem Meter Entfernung präsentiert. Der relevante Teil des Schirms nahm somit $21^\circ \times 21^\circ$ des Sichtfeldes der Probanden ein. In der Mitte des Schirms wurde über die gesamte Zeit des Experimentes hinweg ein Fixationskreuz mit der Größe von 0.5° Sehwinkel präsentiert und die Probanden waren angehalten ihren Blick zu jeder Zeit auf dieses Kreuz zu richten und jegliche Augenbewegungen bestmöglich zu unterdrücken. Am Anfang jedes Durchgangs wurden den Probanden acht identische Quadrate ($1^\circ \times 1^\circ$) mit einer weißen Umrandung präsentiert, welche zufällig auf dem Schirm verteilt waren. Alle visuellen Stimuli wurden in weiß auf schwarzem Grund präsentiert. Vier der acht Quadrate blinkten nun drei mal innerhalb von 2 Sekunden auf, indem ihre Farbe zwischen schwarz und weiß wechselte. Diese vier Objekte wurden somit dem Probanden als relevante Zielreize angezeigt und die Aufgabe bestand nun darin, diese vier markierten Quadrate zu verfolgen. Nachdem die vier Zielreize markiert wurden und in ihrer Farbe

wieder identisch mit den Störreizen waren, fingen alle acht Objekte an, sich zufällig über das visuelle Feld auf vorher berechneten Pfaden zu bewegen.

a)



b)

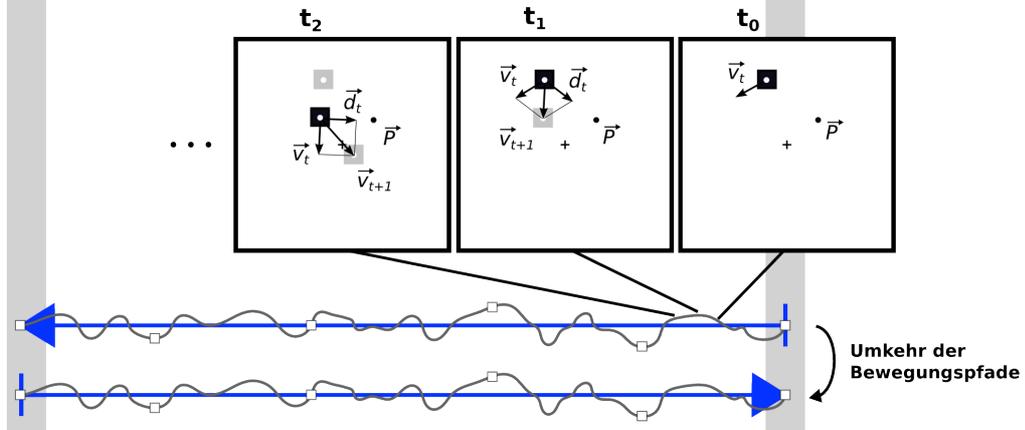


Abbildung 4 a) Ablauf des Paradigmas, wie bereits in der Fragestellung der Arbeit erläutert. In diesem ersten Experiment wurden die Zielobjekte durch dreimaliges Aufleuchten für 2000 ms markiert. Die Bewegungsphase dauerte 2800 ms – 3200 ms. Ein Durchgang begann mit der Antwort auf das vorherige Teststimulusfeld als komplett Kongruent oder nicht komplett Kongruent. **b)** Bewegungspfade wurden für jedes Objekt einzeln berechnet. Der Richtungsvektor eines Objekts zum Zeitpunkt eines Frames ergibt sich aus einer gewichteten Summe aus vorherigem Richtungsvektor und dem Differenzvektor zwischen aktueller Position des Objekts und einer konstanten Position im visuellen Feld. Diese Position änderte sich alle 32 ms – 1000 ms. Bewegungspfade starteten mit einer vorher definierten konstanten Position. Diese Pfade wurden Invertiert, um die Bewegungspfade aller Durchgänge in exakt derselben räumlichen Konfiguration enden zu lassen.

Die Bewegungspfade wurden so berechnet, dass sie verschiedene Anforderungen erfüllten. Sie sollten zum Einen relativ natürliche Bewegungsformen erzeugen, die dennoch so schwer wie möglich zu antizipieren sind. Weiterhin sollten die Objekte sich

gegenseitig sowie das Fixationskreuz zu keinem Zeitpunkt überdecken. Der exakte Algorithmus dieser Pfadberechnung wird später erläutert. Die Bewegungsphase endete nach 2800 bis 3200 ms. Mit dem Ende der Bewegung der acht Objekte wurden sofort vier Objekte als Teststimuli markiert, indem ihre Farbe von schwarz zu weiß wechselten. Diese Menge an Testobjekten konnte nun eine unterschiedliche Anzahl von Zielstimuli enthalten (Kongruenz). Eine volle Kongruenz (M4 – „full match“) bestand, wenn alle Zielstimuli auch als Teststimuli nach der Bewegungsphase markiert wurden. Eine teilweise Kongruenz beschreibt Bedingungen, in denen nur ein Teil der Zielstimuli auch Teststimuli darstellen (M3, M2, M1). Eine komplette Inkongruenz tritt schließlich auf, sobald nur Störreize als Teststimuli markiert wurden (M0). Die Aufgabe der Probanden bestand nun darin zu entscheiden, ob der Teststimulus eine komplette Kongruenz (M4) darstellt oder nicht (M3, M2, M1, M0) (Abbildung 4a). Jedem der beiden Fälle wurde eine bestimmte Taste zugewiesen und die Probanden waren angehalten so schnell und so genau wie möglich zu entscheiden, nachdem der Teststimulus angezeigt wurde. Nachdem die Antwort des Probanden erfolgte, startete automatisch der nächste Durchgang.

Ein wichtiger Aspekt in diesem Design betrifft die räumliche Konfiguration des Teststimulus. Es wird in diesem Experiment die Reaktion des Probanden auf das Erscheinen des Teststimulussets untersucht (Verhalten sowie Elektrophysiologie). Um Störeinflüsse, besonders visueller Natur, auf die Ergebnisse so gut wie möglich zu kontrollieren wurden die Bewegungstrajektorien in Kombination mit der Ziel-Teststimulus-Zuweisung so berechnet, dass das Teststimulusset in jedem Durchgang immer visuell exakt identisch ist. Das heißt, dass Objekte, welche als Testobjekte markiert werden, sowie die vier Objekte, welche keine Testobjekte darstellen immer an den gleichen räumlichen Positionen während des letzten Bildes angezeigt werden. Die Objekte bewegen sich quasi-zufällig, enden aber in jedem Durchgang in der selben räumlichen Konfiguration der Testobjekte. Welche Kongruenz der Ziel- und Testobjekte in einem Durchgang vorliegt hängt also von der initialen räumlichen Verteilung von Ziel- und Störobjekten, sowie deren nachfolgenden Bewegungspfaden ab.

5.1.2. Durchführung

Jedem Probanden wurden vor dem eigentlichen Experiment 10-20 Testdurchgänge präsentiert, um ihn mit der Aufgabe vertraut zu machen und dessen Verständnis der

Aufgabe zu überprüfen. Danach wurden die Probanden in einer elektromagnetisch abgeschirmten, abgedunkelten Kammer sitzend positioniert. Während des Experimentes wurden elektroenzephalographische sowie magnetenzephalographische Signale über der Kopfhautoberfläche abgeleitet. Dafür notwendige Aufnahmevorbereitungen wurden innerhalb der Kammer getroffen (siehe Elektrophysiologische Methoden).

Während der Messung wurden dem Probanden insgesamt 300 Durchgänge präsentiert (60 pro Bedingung). Diese wurden über 10 Blöcke hinweg präsentiert, welche durch kurze Pausen unterbrochen waren. Während der Pausen wurden die Probanden darauf hingewiesen Augenbewegungen weiterhin zu unterdrücken. Jegliche Kopfbewegungen der Probanden konnten über einen Monitor verfolgt und anschließend über eine Gegensprechanlage korrigiert werden. Ein Experiment dauerte etwa eine Stunde.

5.1.3. Berechnung der Bewegungspfade

Der grundlegende Gedanke bei der Konstruktion der Bewegungspfade war es, deren Unabhängigkeit voneinander zu gewährleisten. Während des Verfolgens sollte es für die Probanden so schwer wie möglich gemacht werden bestimmte Bewegungsmuster zu kreieren und folgende Positionen einzelner Objekte zu antizipieren. Viele der vorher erwähnten Studien zum Object Tracking erzeugen, zum Teil ungewollt, Bewegungspfade auf eine Weise, welche Abhängigkeiten zwischen den Objekten schafft. Wie in den Studien von Scholl beschrieben, können dadurch Interaktionseffekte zwischen Zielreizen oder Ziel- und Störreizen geschaffen werden, die kaum zu kontrollieren sind (Scholl, Pylyshyn et al. 2001, Suganuma and Yokosawa 2006). So werden Überdeckungen während der Bewegung in vielen Studien „aktiv“ durch Reflexion (Scholl and Pylyshyn 1999, Jovicich, Peters et al. 2001, Makovski and Jiang 2009) oder Gravitationsfelder (Alvarez and Franconeri 2007, Flombaum, Scholl et al. 2008) verhindert. Dies stellt aber physikalische Prozesse dar, deren Folgen allein anhand der allgemeinen visuellen Erfahrung des Probanden leicht antizipiert werden können.

In den folgenden Experimenten werden sämtliche Bewegungspfade „offline“ und unabhängig voneinander berechnet. Dafür werden eine Vielzahl an potentiellen Pfaden für jedes einzelne der acht Objekte für jeden Durchgang berechnet. Später wird dann eine Kombination aus acht möglichen Pfaden für jeden Durchgang ausgewählt, in denen

keine Objektüberschneidungen (Mindestentfernung der Objektmittelpunkte $> 1.8^\circ$) auftreten und kein Objekt den äußeren Rahmen ($21^\circ \times 21^\circ$) des Trackingfeldes schneidet. Im Gegensatz zu vorherigen Studien ist somit eine Vorhersage darüber, wie eine immanente Kollision verhindert wird (in welche Richtung werden Objekte ausweichen) in diesen Experimenten unmöglich.

Jeder einzelne Bewegungspfad wurde wie folgt berechnet: Die Bewegungen wurden mit einer Bildwiederholfrequenz von 60Hz angezeigt. Ein Bewegungspfad eines Objektes bestand somit aus 168-192 Einzelpositionen. Ein Objekt änderte seine Position um 3 Pixel pro Bild und bewegte sich somit mit einer Geschwindigkeit von $11.5^\circ/\text{s}$. Der Richtungsvektor (\vec{v}_{t+1}) des Objektes ergab sich aus einer gewichteten Summe aus aktuellem Richtungsvektor (\vec{v}_t) und dem Vektor (\vec{d}_t) zwischen aktueller Position und einer Hilfsposition (\vec{P}), welche sich an jedem beliebigen Punkt im Feld befinden konnte. Diese Hilfsposition änderte sich alle 2 bis 60 Bilder hin zu einer neuen zufälligen Position. Somit entstand die Perzeption einer nicht-geradlinigen, natürlichen Bewegung, welche einem imaginären springenden Punkt „hinterherzujagen“ scheint.

Jeder Pfad startet somit an einer vorher festgelegten Position und stoppt nach 168-192 Bildern an einer zufälligen Position, determiniert durch die durchgeführte Bewegung. Für jeden Durchgang starteten die Bewegungsberechnungen für alle acht Objekte mit einer vorher festgelegten, konstanten, räumlichen Konfiguration von Positionen. Nachdem ein Durchgang durch Kombination passender Bewegungspfade konstruiert wurde, wurden diese Bewegungen komplett invertiert. Dadurch entsteht ein Durchgang mit Bewegungspfaden, welcher immer in einer konstanten Konfiguration des vorher bestimmten Teststimulusfeldes endet. Auf diese Weise wurden Bewegungspfade für jeden der 300 Durchgänge berechnet. Keiner der Pfade wiederholt sich auf diese Weise. Jede Kombination aus acht Pfaden pro Durchgang endet aber in exakt derselben Testfeldkonfiguration (Abbildung 4b).

Dieser Algorithmus führt also dazu, dass (1) die Berechnungen der Einzelpfade komplett unabhängig (bis auf das letzte Bild) sind. (2) Der Bewegungsablauf konstant in der Geschwindigkeit, nicht-geradlinig und zum großen Teil nicht vorhersehbar ist. (3) Jeder Durchgang in exakt derselben räumlichen Konfiguration der acht Objekte endet (vier Testobjekte und vier nicht-Testobjekte sind immer an der gleichen Position), obwohl die Ziel- Testobjektkongruenz variiert.

5.1.4. Auswertung der Verhaltensdaten

Unterschiede in den Reaktionen bezüglich der verschiedenen Kongruenzen der Testobjektconfiguration sollten Unterschiede in der attentionalen Selektion der einzelnen Testobjekte widerspiegeln. Eine monoton schlechtere Leistung mit zunehmender Ziel- Testobjektkongruenz spricht für einen seriellen Selektionsprozess bzw. einen Prozess limitierter Verarbeitungsressourcen der Einzelobjekte. Eine schnelle und akkurate Diskrimination einer kompletten Kongruenz (M4) sollte hingegen auf einem parallelen Selektionsprozess basieren, welcher auf der Zielobjektconfiguration selbst operiert.

Unterschiede in den Reaktionszeiten sowie Fehlerraten zwischen den Kongruenzbedingungen wurden mithilfe von ANOVAe für Messwiederholungen mit der fünf-stufigen Ziel- Teststimuluskongruenz als Innersubjektfaktor untersucht. Im Zuge der Auswertung der Verhaltensdaten ist eine erhöhte interindividuelle Varianz bezüglich des Antwortverhaltens der Probanden auf den komplett kongruenten Teststimulus offensichtlich geworden. Aufgrund dessen wurden die Probanden in zwei Verhaltensgruppen eingeteilt, basierend auf ihrer Differenz der Fehlerraten zwischen kompletter Kongruenz und kompletter Inkongruenz (M4-M0: ausführliche Beschreibung in den Ergebnissen der Verhaltensdaten). In folgenden varianzanalytischen Auswertungen wird also der Zwischensubjektfaktor ‚Gruppe‘ mit den Stufen HP (‚high performance‘) und LP (‚low performance‘) mit eingeschlossen.

5.1.5. Elektrophysiologische Methoden

Ende der Zwanziger Jahre des letzten Jahrhunderts wurde erstmals nachgewiesen, dass elektrische Aktivität aus dem Gehirn über Elektroden, welche auf der Kopfhaut platziert wurden, abgeleitet werden kann (Berger 1929). Grundsätzlich werden zwei unterschiedliche elektrische Signale im Gehirn erzeugt. Zum einen wird am Axonhügel eines Neurons das Aktionspotential generiert, welches mit konstanter Amplitude und zeitlich stark begrenzt über das Axon weitergeleitet wird. Am Ende des Axons führt dieses digitale Signal zu einer Ausschüttung von Neurotransmittern von der Präsynapse in den synaptischen Spalt. Diese Neurotransmitter binden an der Postsynapse, und damit an den proximalen Dendriten eines weiteren Neurons, an Rezeptoren und führen zur Öffnung und Schließung verschiedener Ionenkanäle. Dies führt zum relativ

langsamen Aufbau eines zweiten, analogen elektrischen Signals, dem Postsynaptischen Potential. Durch den Aufbau einer Ladung am proximalen Anteil des Dendritenbaums, entsteht näher zum Zellkörper hin ein gegenteiliges Potential. Das Neuron bildet in diesem Fall eine Art elektrischen Dipol. Die Entstehung dieses Dipols an einer Zelle durch das postsynaptische Potential in Kombination mit den neurophysiologischen Eigenschaften des Gehirns führen zur Entstehung von Summenpotentialen und damit zum Elektroenzephalogramm. Das elektrische Potential, welches ein einziges Neuron erzeugt, wäre an der Kopfhaut praktisch nicht zu messen. Jedoch sind gerade die für die EEG-Messung relevanten Pyramidenzellen parallel zueinander sowie orthogonal zur Kortexoberfläche angeordnet. Somit summieren sich Potentiale einzelner Zellen auf und funktionelle Kolumnen von Pyramidenzellen bilden lokale Summendipole. Darüber hinaus breitet sich das elektrische Signal durch die Leitfähigkeit der verschiedenen Gewebe praktisch über den gesamten Kopf hinweg aus. Das gemessene Potential an einer Position auf der Kopfhaut besteht also aus einer Kombination aus elektrischen Signalen welche überall im Gehirn entstehen. Dabei wird der Großteil dieses Signales durch lokale Feldpotentiale generiert, welche in der Kortexoberfläche direkt unter der Elektrode entstehen.

Jeder gerichtete Stromfluss führt zu einer Generierung eines magnetischen Feldes. Der elektrische Dipol, welcher im Kortex entsteht erzeugt gleichzeitig ein ihn umgebendes magnetisches Feld. Die magnetischen Feldlinien umschließen den elektromagnetischen Dipol und haben somit eine orthogonale Ausrichtung bezüglich des elektrischen Feldes. Eine Messung der magnetischen Feldstärke an der Kopfoberfläche (Magnetenzephalographie - MEG) in Verbindung mit einer EEG-Messung kann ergänzende Informationen über die zugrundeliegenden elektromagnetischen Quellen liefern, obwohl beide Signale vom selben Dipol erzeugt wurden. Dies liegt an der nicht vorhandenen Eineindeutigkeit zwischen dem generierendem Dipol und dem dadurch erzeugten elektrischen oder magnetischen Feld. Eine Kombination beider Feldinformationen kann Rückschlüsse auf Stärke und Position der sie generierenden Quelle verbessern. Dieses Prinzip der Mehrdeutigkeit von elektromagnetischem Signal und dem zugrundeliegenden Dipol wird als „inverses Problem“ bezeichnet.

Die gemessenen elektromagnetischen Signale, welche an der Kopfoberfläche aufgenommen werden spiegeln ein Konglomerat aus sensorischen, kognitiven und motorischen neuronalen Prozessen sowie elektromagnetischem Rauschen wider. Ziel der Anwendung von EEG und MEG-Messungen in den kognitiven Neurowissenschaften

ist es Zusammenhänge zwischen Signaländerungen und den zugrundeliegenden neuronalen Prozessen herauszustellen. Die grundlegende Prämisse hierbei lautet, dass ein bestimmtes neuronales Ereignis nach einer relativ konstanten zeitlichen Latenz immer wieder zu der gleichen elektromagnetischen Signaländerung führt. Elektrophysiologische Korrelate spezifischer neuronaler Prozesse können also gemessen werden, in dem diese Prozesse immer wieder erzeugt und das dadurch evoziertes bzw. induziertes EEG/MEG abgeleitet wird. Diese in zeitlicher Abhängigkeit mit einem neuronalen Ereignis stehenden elektromagnetischen Felder werden auch ereigniskorrelierte Potentiale (ERP) für das elektrische Potential (EEG) und ereigniskorrelierte Felder (ERF) für das magnetische Feld (MEG) genannt. Diese bestehen aus Signalen, welche von dem Ereignis erzeugt wurden, welches man untersuchen will und als konstant in seiner Form und zeitlichen Latenz angenommen wird und einem Signal des fortlaufenden EEG/MEG, welches aus einer beliebigen zufälligen Kombination weiterer Signale aus dem Kortex sowie Rauschen besteht. Eine einfache Mittelung dieser Signale über eine beliebige Anzahl von Wiederholungen eines Ereignisses hinweg sollte nun das Signal, welches durch dieses Ereignis ausgelöst wurde aus dem Rauschen hervorheben.

Im vorliegenden Fall wird also versucht die spezifischen elektromagnetischen Signale zu messen, welche durch das sensorische Ereignis des Aufleuchten der Testobjektkonfiguration entstehen. Da die Testobjektkonfiguration visuell in allen Bedingungen identisch ist, sollten Variationen in den elektromagnetischen Signalen zwischen den Bedingungen auf die unterschiedlichen Kongruenzen der Testobjektkonfiguration mit den Zielobjekten zurückzuführen sein. Änderungen in den Signalen zwischen den Bedingungen spiegeln also unterschiedliche neuronale Verarbeitungsprozesse des Stimulus in Abhängigkeit der Ziel- Testobjektkongruenz wider. Dies lässt wiederum Schlussfolgerungen über die Art der neuronalen Objektverarbeitung während des Object Tracking zu.

In den folgenden Experimenten wurde das Elektroenzephalogramm der Probanden mithilfe von 32 Silberchlorid-Elektroden (NeroScan Inc., El Paso, TX), welche nach einem erweiterten internationalen 10/20-System platziert wurden, abgeleitet. Diese Daten wurden mit einer Rate von 509 Hz und einem Bandpass-Filter von DC-200Hz aufgezeichnet. Um zusätzlich das Elektrookulogramm abzuleiten und damit die Augenbewegungen während des Experimentes zu überwachen, wurden zwei Elektroden

an den linken und rechten Canthi sowie eine Elektrode unter dem rechten Auge platziert. Das Signal aller Elektroden wurde gegen das Signal am rechten Mastoid referenziert. Die Impedanzen aller Elektroden betrug weniger als 5kOhm. Um für nachfolgenden Analysen die relative Positionen der Elektroden zu den Magnetometern des MEG bestimmen zu können wurden die Elektroden zusätzlich mithilfe eines Positionierungssystems (Polhemus) digitalisiert. Zur zeitgleichen Aufzeichnung des MEG wurden die Probanden in sitzender Position unter einem Ganzkopf-Kryostaten (BTI Magnes 2500 WH, 4D Neuroimaging) positioniert, welcher mit 248 Magnetometern ausgestattet ist. Die Aufnahmeparameter stimmten mit denen für das EEG überein.

Nach dem Experiment und der Beendigung der Aufzeichnung der elektrophysiologischen Daten wurden diese für die nachfolgenden Analysen vorverarbeitet. Im Zuge dieser Vorverarbeitung wurden defekte MEG-Sensoren (kein Signal, übermäßiges Rauschen, usw.) durch das Signal ihrer sie umgebenden Sensoren interpoliert. In der Regel wurden so die Rohsignale der Sensoren A7 sowie A47 für alle Probanden interpoliert. Die aufgezeichneten Signale wurden relativ zum Erscheinen der Testobjektkonfiguration in einem Zeitfenster von -200ms bis 800ms als Einzelepochen aus dem Rohsignal extrahiert. Signalepochen, welche exzessive Artefakte (etwa durch Augenbewegungen) aufwiesen wurden für weitere Auswertungsprozesse ausgeschlossen. Artefakte wurden als maximale Amplitudendeflektionen definiert, welche für das EEG Werte von über 80uV – 130uV und bezüglich des MEG Werte von über 2pT – 3pT überschritten. Durch diese Kriterien wurden im Mittel 13.69% und 15.82% der insgesamt 60 EEG- sowie MEG-Epochen pro Proband entfernt. Anschließend wurden die Signalepochen anhand ihrer Zugehörigkeit zu den fünf verschiedenen Testobjektkongruenzen gemittelt. Die so generierten ERPs wurden zusätzlich gegen die gemittelten Signale aus linken und rechten Mastoid rereferenziert.

Die Amplituden der durch die fünf verschiedenen Testobjektkongruenzen evozierte ERPs wurden in zwei verschiedenen Zeitfenstern (170-210ms und 270-310ms) nach Erscheinen des Stimulus gemessen und statistisch ausgewertet. Diese Amplituden wurden in den okzipitalen Elektroden O9, IZ, sowie O10 gemessen, an denen die Deflektionen in diesen Zeitbereichen am größten waren. Inwieweit sich diese Amplituden in den ERPs innerhalb dieser Zeitfenster zwischen den fünf Kongruenzbedingungen unterscheiden, wurde mithilfe von dreifaktoriellen ANOVAe für Messungen mit Messwiederholung berechnet. Der fünfstufige Faktor ‚Kongruenz‘ sowie der dreistufige Faktor ‚Elektrode‘ stellten hierbei Innersubjektfaktoren und der

zweistufige Faktor ‚Gruppe‘ einen Zwischensubjektfaktor dar. Ebenso wurden Amplitudenunterschiede der ERFs zwischen den Kongruenzbedingungen in den Zeitbereichen (170-190ms und 270-310ms) für die Sensoren A199, A215, A216, A234, A235 und A236 untersucht. Die durchgeführten Varianzanalysen für Messwiederholungen schlossen für die Untersuchung der ERF-Amplituden den sechsstufigen Innersubjektfaktor ‚Sensor‘ mit ein.

5.1.6. Quellenlokalisierung

Es wurde bereits angedeutet, dass die Verteilung des elektromagnetischen Signals über der Kopfoberfläche hinweg Rückschlüsse auf die es erzeugende Quelle im Gehirn liefert. Dazu muss man als erstes beachten, dass eine elektromagnetische Quelle (Dipol) mit definierter Position, Orientierung und Stärke im Raum ein elektrisches, sowie magnetisches Feld erzeugt, deren Stärken an jeder Position des Raumes eindeutig definiert ist. Sobald man also die Quelle kennt, kann man eindeutig berechnen, wie sich deren Signal im Raum durch verschiedene Gewebe ausbreitet. Wie vorher beschrieben gilt der Umkehrschluss nicht: Für das Problem aus dem aufgenommenen elektromagnetischen Signal auf die zugrundeliegende Quelle zu schließen gibt es keine eindeutige Lösung. In der Tat gibt es unendlich viele Lösungen.

In der Praxis wird dieses beschriebene „inverse Problem“ durch Näherungsverfahren gelöst. Hierbei wird die tatsächlich gemessene Verteilung des elektromagnetischen Signals an den Sensoren mit einer Verteilung verglichen, welches eine spezifische theoretische Konfiguration aus Dipolen an den Sensoren erzeugen sollte. Die Parameter, welche die Dipolkonfiguration beschreiben werden nun solange angepasst, bis das so erzeugte Feld die maximale Varianz des tatsächlichen Feldes erklärt. Die angewandten Methoden unterscheiden sich hauptsächlich in der Anzahl der Freiheitsgrade welche die Dipolkonfigurationen definieren sowie sonstige Limitierungen der möglichen Lösungen durch physikalische Einschränkungen.

Eine Klasse von Methoden basieren auf der Annahme einiger weniger ‚equivalent current dipoles‘. Es wird also postuliert, dass das gemessene Feld mithilfe weniger Summendipole beschrieben werden können. Diese Dipole definieren sich durch jeweils 6 Freiheitsgrade (Position, Orientierung, Stärke), welche beliebige Werte annehmen können.

Ein alternativer Ansatz orientiert sich näher an den tatsächlichen physiologischen Gegebenheiten. So wird ein Modell des Quellenraumes erstellt, welcher aus einer Vielzahl an Dipolen besteht, welche aber in ihrer Position und Orientierung fest definiert sind (durch Annahmen über die Position sowie Gyriifizierung des Kortex). Einzige freie Parameter, welche angepasst werden müssen sind also die Stärke der (in der Regel) mehreren tausend Dipole, verteilt über den theoretischen Kortex („distributed sources“).

Im ersten elektrophysiologischen Experiment verwenden wir solch ein Modell der „distributed sources“, um eine Aussage über mögliche Quellen der im Weiteren beschriebenen elektrophysiologischen Effekte zu treffen. Hierfür verwenden wir eine L2-minimum-norm-Lösung zur Abschätzung der Quellenstärke sowie ein boundary element model (BEM), welches aus einem standard MNI-Gehirn berechnet wurde, um die Signalausbreitung im Raum zu berechnen. ERP- sowie ERF-Signale wurden gemeinsam genutzt um eine optimale Quellenlokalisierung zu erreichen (Fuchs, Wagner et al. 1998, Schoenfeld, Woldorff et al. 2003).

5.2. Ergebnisse

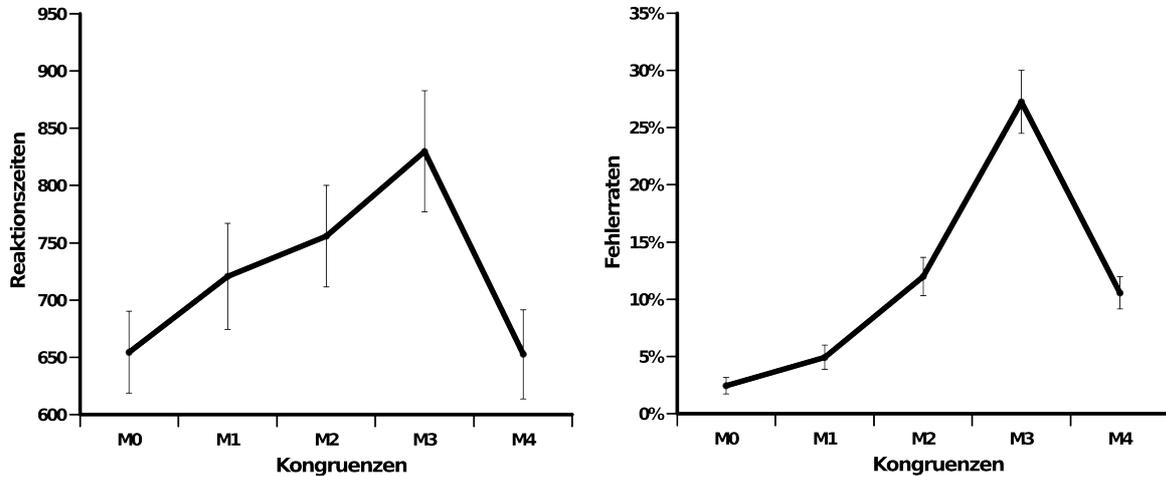
5.2.1. Verhaltensdaten

Im Folgenden werden die Ergebnisse der Reaktionszeiten und Fehlerraten in Abhängigkeit der Kongruenzbedingungen besprochen. Durchgänge in denen die Reaktionszeiten um mehr als zwei Standardabweichungen vom Mittel der jeweiligen Bedingung abweichen wurden als Ausreißer gewertet und nicht in die Analyse mit einbezogen. Dies betraf 6.5% aller Durchgänge.

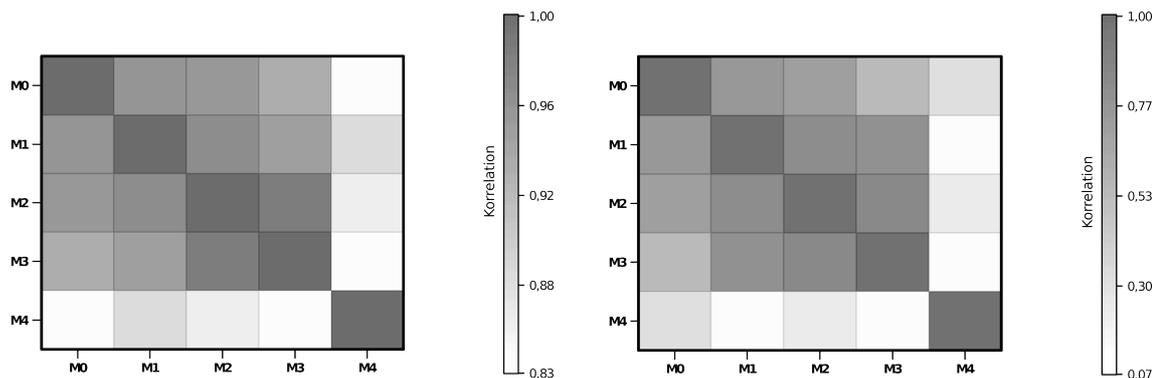
Um etwaige Unterschiede in den Reaktionszeiten zwischen den Kongruenzbedingungen zu erfassen wurde eine ANOVA für Messwiederholungen berechnet, mit den Bedingungen als fünfstufigen Faktor. Es zeigte sich ein signifikanter Unterschied in den Reaktionszeiten in Abhängigkeit der Kongruenz zwischen Ziel- und Testobjektkonfiguration ($F(4,148)=27.91$, $p<0.001$). Dabei nahmen die Reaktionszeiten mit steigender Ziel- Testobjektkongruenz stetig zu. Eine Ausnahme von diesem Muster stellte schließlich die komplette Kongruenzbedingung (M4) dar, auf die Probanden schneller antworteten, als auf die M3-Bedingung ($t(37)=6.07$, $p<0.001$). Der gleiche Effekt ließ sich bei den Fehlerraten beobachten, in dem diese mit steigender Ziel- Testobjektkongruenz zunahm ($F(4,148)=56.31$; $p<0.001$) (Abbildung 5a). Auch hier

wich die M4-Bedingung von diesem Muster ab und zeigte eine geringere Fehlerrate als für die M3-Bedingung ($t(37)=-5.54, p<0.001$).

a)



b)



c)

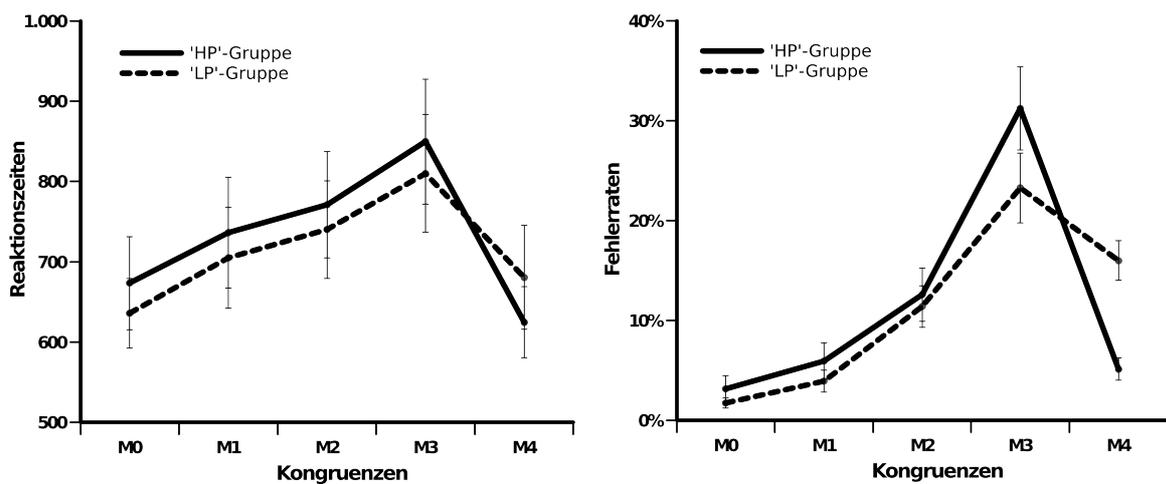


Abbildung 5 a) Die Verhaltensdaten zeigen einen monotonen Zusammenhang zwischen Test- Zielobjektkongruenz und den Verhaltensmaßen. Ausnahme Stellt die komplette Kongruenz dar, auf welche die Probanden schnell und akkurat reagierten. **b)** Die Antworten auf die Komplette Kongruenz sind unabhängig von dem Verhalten auf alle anderen inkongruenten Bedingungen. **c)** Aufteilung der Probanden in ‚low‘- und ‚high‘-performer in Abhängigkeit ihrer individuellen Fehlerraten für M4 relativ zu M0.

Es scheint also, dass das exklusive Antwortverhalten auf die komplette Kongruenz einen separaten Verarbeitungsprozess widerspiegelt. Die Abhängigkeiten der Antworten auf die unterschiedlichen Bedingungen untereinander wurden daher etwas genauer untersucht. Dabei zeigte sich, dass die Fehlerraten sowie Reaktionszeiten der Probanden zwischen den teilweise kongruenten Bedingungen (M0, M1, M2, M3) stark korreliert waren und damit eine hohe Abhängigkeit voneinander aufwiesen (Abbildung 5b). Die Korrelationen der Reaktionen der teilweise kongruenten Displays mit den Reaktionen auf den komplett kongruenten Teststimulus (M4) waren hingegen sehr viel kleiner. Die Reaktionen auf die komplette Kongruenz waren also unabhängig von den sonstigen Leistungen der Probanden und wiesen zudem eine hohe interindividuelle Varianz relativ zu den sonstigen Bedingungen auf.

Aufgrund der individuellen Unterschiede in den Fehlerraten bezüglich der kompletten Kongruenz relativ zur kompletten Inkongruenz (M4-M0) wurden die Probanden nun in zwei Leistungsgruppen, mit gleicher Probandenanzahl („median split“), aufgeteilt. Dies führte zu einer Gruppe HP in denen Probanden in der M4-Bedingung fast so gute Leistungen zeigten, wie in der M1-Bedingung, in der alle Probanden schnell und korrekt reagierten. Die andere Hälfte von Probanden (LP) zeigten für die M4-Bedingung hingegen schlechte Leistungen, welche eher im Bereich der Leistung für die M3-Kongruenz für alle Probanden lag.

Eine zweifaktorielle Varianzanalyse der Fehlerraten mit dem Innersubjektfaktor ‚Kongruenz‘ (M0, M1, M2, M3, M4) und dem Zwischensubjektfaktor ‚Gruppe‘ (HP, LP) bestätigte den Effekt der Gruppierung in eine Aufteilung der Leistungen anhand der kompletten Kongruenz. Es zeigte sich eine signifikante Interaktion zwischen Kongruenzbedingung und Gruppe ($F(4,144)=8.50$, $p<0.001$) (Abbildung 5c). Diese Interaktion wurde hauptsächlich durch den Unterschied in den Fehlerraten der kompletten Kongruenz (M4) zwischen beiden Gruppen hervorgerufen ($t(36)=4.79$, $p<0.001$). Dabei waren die Fehlerraten in der HP-Gruppe für die komplette Kongruenz vergleichbar mit denen der M1-Bedingung ($t(18)=0.58$, $p>0.2$). Im Gegensatz dazu lagen die Fehlerraten der kompletten Kongruenz der LP-Gruppe sehr viel höher auf dem Level der M3-Bedingung ($t(18)=-1.97$, $p>0.05$).

5.2.2. Analyse der elektrophysiologischen Daten

Die Amplituden der ereigniskorrelierten elektrischen Potentiale sowie der magnetischen Felder wurden in den Zeitbereichen von 170-210ms und 270-310ms in Abhängigkeit der fünf verschiedenen Teststimulusdisplays gemessen. Mithilfe von dreifaktoriellen ANOVAe wurde der Einfluss der Faktoren ‚Kongruenz‘ (M0, M1, M2, M3, M4), ‚Elektrode/Sensor‘ (O9, IZ, O10/ A199, A215, A216, A234, A235, A236) sowie der Gruppenzugehörigkeit (HP, LP) auf die Höhe der ERP/ERF-Amplituden ermittelt. Im Zeitbereich von 170-210ms (N180-Komponente) ergab sich dabei kein signifikanter Haupteffekt der Kongruenz ($F(4,144)=0.85$, $p>0.4$) oder Gruppenzugehörigkeit ($F(1,36)=0.16$, $p>0.2$) auf die ERP-Amplituden. Interessanterweise ergab sich jedoch ein Interaktionseffekt zwischen den Faktoren der Kongruenz und der Gruppe ($F(4,144)=3.00$, $p<0.02$) (Abbildung 6a). Als Quelle dieser Interaktion ließ sich eine erhöhte N180-Amplitude evoziert durch die komplette Kongruenzbedingung (M4) für die HP-Gruppe im Vergleich zur LP-Gruppe ausmachen ($t(36)=2.45$, $p<0.02$). Diese N180-Amplitude zeigte ausschließlich für die komplette Kongruenz (M4) eine größere Negativität als für die M3-Bedingung innerhalb der HP-Gruppe ($t(18)=2.29$, $p<0.035$), jedoch nicht innerhalb der LP-Gruppe ($t(18)=-1.29$, $p>0.2$). Zweifaktorielle Varianzanalysen, welche den Einfluss der Kongruenz, sowie Elektroden auf die N180-Amplituden separat für die Gruppen betrachten bestätigen diese Ergebnisse. Dabei zeigte die HP-Gruppe einen signifikanten Effekt der Kongruenz auf die N180-Amplitude ($F(4,72)=3.80$, $p<0.007$). Die N180-Amplituden der LP-Gruppe zeigten dahingegen keine Änderung in Abhängigkeit der Kongruenzbedingungen ($F(4,72)=0.68$, $p>0.6$) (Abbildung 6a).

Basierend auf den individuellen Fehlerraten in den Reaktionen auf die komplette Kongruenz relativ zu M0 wurden die Probanden, wie vorher beschrieben, in die zwei Leistungsgruppen eingeteilt. Die soeben genannten Effekte dieser Gruppierung auf die N180-Amplituden für die komplette Kongruenz (M4) legen einen Zusammenhang zwischen distinkten frühen visuellen Prozessen bezüglich dieser M4-Bedingung und der individuellen Reaktion darauf nahe. Signifikante Korrelationen der individuellen Reaktionen auf die komplette Kongruenz (M4-M0) mit den Differenzen der evozierten N180-Amplituden für M4-M0 bestätigen diese Vermutung. Die N180-Amplitudendifferenz für M4-M0 zeigt signifikante Zusammenhänge mit der Differenz der Fehlerraten (M4-M0) ($r(36)=-0.386$, $p<0.018$) sowie der Differenz der

Reaktionszeiten ($r(36)=0.412, p<0.01$). Probanden, welche eine höhere N180-Amplitude für die komplette Kongruenz zeigten, reagierten in dieser Bedingung auch schneller und genauer.

a) Ereigniskorrelierte Potentiale

b) Ereigniskorrelierte Felder

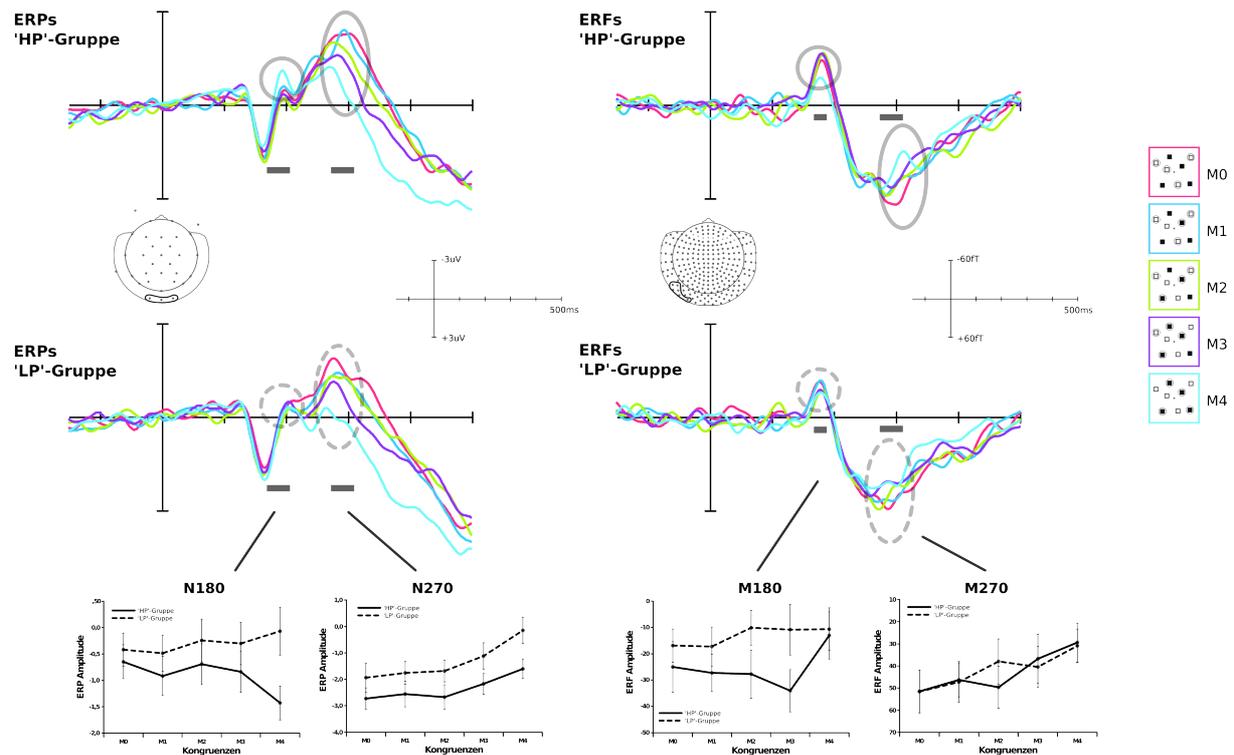


Abbildung 6 Elektrophysiologische Antworten auf die 5 verschiedenen Testfeldstimuli **a)** Ereigniskorrelierte Potentiale zeigen eine exklusive Negativierung für die M4- Bedingung in der ,HP'-Gruppe. Beide Gruppen zeigen zusätzlich einen monotonen Zusammenhang zwischen Test- Zielobjektkongruenz und Potentialnegativierung nach 270 ms. **b)** Ereigniskorrelierte magnetische Felder zeigen das Selbe Muster, wie die elektrischen Potentiale.

Die ERFs zeigen ein ähnliches Ergebnismuster innerhalb des Zeitbereichs von 170-190ms (M180-Komponente). Für beide Leistungsgruppen wurde der Einfluss der Kongruenzbedingungen (M0, M1, M2, M3, M4) sowie der Sensoren (A199, A215, A216, A234, A235, A236) auf die M180-Amplituden mithilfe zweifaktorieller Varianzanalysen ermittelt. Dabei zeigte sich ein signifikanter Effekt der Kongruenz auf die M180-Amplitude in der HP-Gruppe ($F(4,72)=2.82, p<0.03$), jedoch nicht in der LP-Gruppe ($F(4,72)=0.54, p>0.7$) (Abbildung 6b). Wie schon in der N180-Komponente entstand der Kongruenzeffekt innerhalb der M180 durch einen Amplitudenunterschied ausschließlich zwischen der kompletten Kongruenz und der M3-Bedingung in der HP-

Gruppe ($t(18)=2.9, p<0.009$). In der LP-Gruppe gab es diesen Unterschied (M4-M3) nicht ($t(18)=-0.22, p>0.8$) (Abbildung 6b).

Innerhalb des Zeitbereichs von 170-210ms nach Erscheinen des Teststimulusdisplays zeigt sich also ein exklusiver Amplitudenunterschied in den elektrophysiologischen Signalen ausschließlich für die M4-Bedingung. Die Höhe dieser N180-Deflektion für M4 korreliert dabei mit der schnelleren und genaueren Reaktion der Probanden auf diese komplette Kongruenz.

Die ERP-Amplituden innerhalb des zweiten Zeitbereichs von 270-310ms (N270-Komponente) zeigten einen Kongruenzeffekt innerhalb beider Leistungsgruppen. Die Probanden der HP-Gruppe sowie der LP-Gruppe zeigten dabei einen stetigen Zusammenhang zwischen N270-Amplitude und Kongruenzbedingung, in dem Sinne, dass höhere Kongruenzen zu kleineren N270-Amplituden führten (HP: $F(4,72)=4.84, p<0.002$; LP: $F(4,72)=10.61, p<0.001$). Dabei gab es keinen Unterschied dieses Effektes zwischen den beiden Gruppen. Der Interaktionseffekt zwischen Gruppe und Kongruenz für die N270-Amplitude war nicht signifikant ($F(4,144)=0.78, p>0.5$). Auch für den Zeitbereich zwischen 270-310ms spiegeln die ERF-Amplituden die Ergebnisse der ERP-Effekte wider. Eine dreifaktorielle Varianzanalyse mit den Faktoren ‚Kongruenz‘, ‚Sensor‘ und Gruppenzugehörigkeit ergab ausschließlich einen Haupteffekt der Kongruenz auf die ERF-Amplituden, in dem sich auch hier die magnetischen Felder stetig mit zunehmender Ziel- Testobjektkongruenz änderten ($F(4,144)=3.76, p<0.007$). Ein fehlender Interaktionseffekt zwischen ‚Gruppe‘ und ‚Kongruenz‘ zeigt, dass sich dieser Effekt des Zusammenhangs zwischen M270-Amplitude und Kongruenz nicht zwischen den Leistungsgruppen unterscheidet ($F(4,144)=0.22, p>0.9$).

5.2.3. Quellenlokalisierung

Für die unterschiedlichen Zeitbereiche von 170-210ms und 270-310ms wurden unterschiedliche Muster der elektrophysiologischen Antworten identifiziert. Zum einen eine exklusive frühe Antwort ausschließlich für die M4-Bedingung in der HP-Gruppe. Zum Anderen einen graduellen Amplitudenunterschied in Abhängigkeit der Kongruenz für den späteren Zeitbereich.

Um die jeweiligen zugrundeliegenden Prozesse genauer beleuchten zu können, wurden die elektrophysiologischen Quellen des Differenzsignals zwischen der kompletten Kongruenz (M4) und der kompletten Inkongruenz (M0) separat für beide

Leistungsgruppen innerhalb beider Zeitbereiche lokalisiert (Abbildung 7a/b). Im Zeitbereich der N180/M180-Komponente konnten Quellen folglich nur für die HP-Gruppe erfolgreich modelliert werden, da sich in diesem Zeitbereich die ERP/ERF-Amplituden in der LP-Gruppe für die verschiedenen Bedingungen nicht unterschieden.

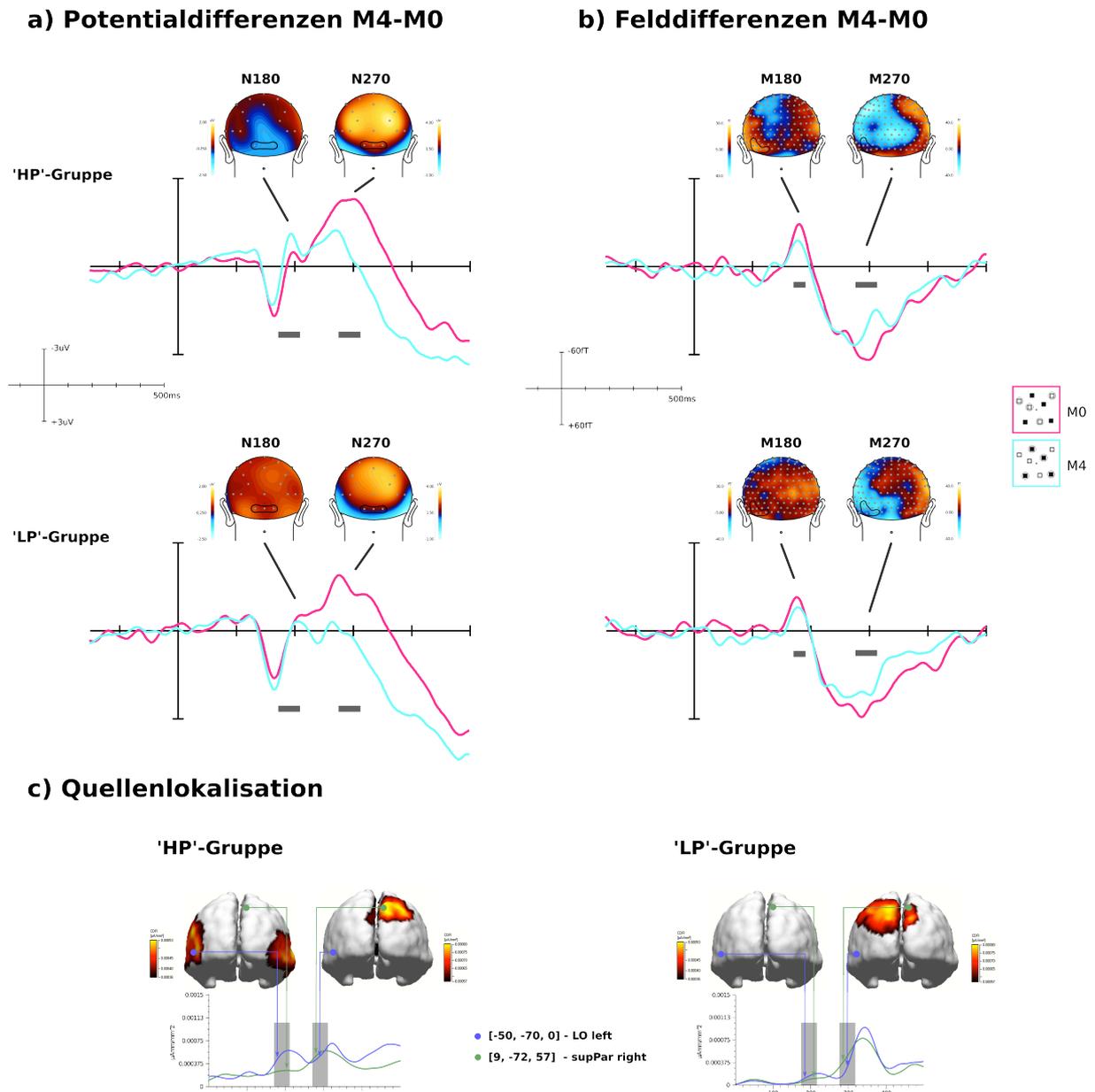


Abbildung 7 a/b) Topographische Feldverteilungen der Potential- sowie Felddifferenzen zwischen M4 und M0. Der Effekt der exklusiven Negativierung für die M4-Bedingung nach 180 ms zeigt sich innerhalb der okzipitalen Elektroden für die ‚HP‘-Gruppe, jedoch nicht für die ‚LP‘-Gruppe. Ebenso zeigen die MEG-Feldverteilungen für diesen Effekt eine Feld-Gegenfeld-Kombination in lateral-okzipitalen Bereichen ausschließlich für die ‚HP‘-Gruppe. Die Feldverteilungen für den Effekt nach 270 ms unterscheiden sich hingegen nicht zwischen den beiden Gruppen. **c)** Minimum-Norm-Lösung der kombinierten ERP- und ERF-Differenzsignale für beide Gruppen. Der Differenzeffekt nach 180 ms lokalisiert für die ‚HP‘-Gruppe innerhalb lateral-okzipitaler Regionen. Nach 270 ms zeigt sich für beide Gruppen eine maximale Flussdichte innerhalb parietaler Areale.

Unterschiede in den N180/M180-Feldverteilungen in der HP-Gruppe konnten auf beidseitige lateral okzipitale Quellen zurückgeführt werden. Deren maximale Flussdichte konzentrierte sich für die linke Hemisphäre auf die MNI-Koordinaten [-50, -70, 0] und für die rechte Hemisphäre auf [48, -77, 3] (Abbildung 7c).

Im Zeitbereich der N270/M270-Komponente zeigen beide Leistungsgruppen eine maximale Amplitudendifferenz für M4-M0. Deren Quelle wurde in beiden Gruppen beidseitig in medialen superior parietalen Arealen lokalisiert. Dabei lag das Maximum der Flussdichte für die HP-Gruppe eher etwas rechtsseitig [9, -72, 57] und das Maximum der Flussdichte der LP-Gruppe etwas mehr linksseitig [-17, -86, 40](Abbildung 7c).

5.3. Diskussion

In dem vorliegenden Multiple Object Tracking Experiment sollten vier von acht sich zufällig bewegenden, visuell identischen Objekten verfolgt werden. Am Ende der Bewegungsphase wurden immer die selben vier Objekte als Testobjekte markiert und die Probanden sollten angeben, ob die vier relevanten Zielobjekte komplett mit den vier Testobjekten übereinstimmten oder nicht. Es wurden also die verhaltens- sowie elektrophysiologischen Antworten auf ein sensorisch identisches Teststimulusdisplay untersucht, welches in seiner Ziel- Testobjektkongruenz variierte. Hierbei nahmen die Reaktionsleistungen, auf ein solches Teststimulusdisplay zu reagieren mit zunehmender Ziel- Testobjektkongruenz monoton ab. Das elektrophysiologische Korrelat dieses Verhaltensmusters stellte die N270/M270-Komponente dar, dessen Amplitude im Zeitbereich von 270-310ms eine monotone Abhängigkeit von den Kongruenzbedingungen aufwies.

Für etwa die Hälfte der Probanden zeigte sich eine fundamentale Abweichung dieser monotonen Funktion für die Bedingung der kompletten Kongruenz, in der einige Probanden sehr schnell und akkurat antworteten. Die elektrophysiologischen Daten zeigten nur in diesen Probanden eine exklusive Amplitudenmodulation in der Bedingung der kompletten Kongruenz in einem Zeitbereich zwischen 170-210ms. Die zweite Gruppe der Probanden zeigte hingegen keine signifikant schnellere oder akkuratere Reaktion auf die komplette Kongruenz im Vergleich zu der M3-Bedingung. Hier wurden auch keine Modulationen der N180/M180-Komponenten beobachtet.

Diese Ergebnisse sind besonders bezüglich der Antworten auf die komplette Kongruenz nicht ausschließlich durch Theorien der seriellen Einzelobjektverarbeitung erklärbar. Es

wurde gezeigt, dass ein ausschließlich zeitlich sukzessiver Prozess der Objektselektion genauso wie ein ressourcenlimitierter Prozess geteilter Aufmerksamkeit in jedem Fall zu einem komplett monotonen Zusammenhang zwischen Antwortverhalten und Ziel-Testobjektkongruenz führen sollte. Die Tatsache, dass einige Probanden sehr schnell und korrekt die komplette Gruppe der Zielobjekte als solche erkennen können spricht dafür, dass Informationen über die räumliche Konfiguration der Zielobjekte zusätzlich zu Informationen über die Einzelobjekte verarbeitet werden. Die elektrophysiologischen Daten legen nahe, dass diese Information über die räumliche Konfiguration der relevanten Objekte hierbei dem Probanden relativ schnell zur Verfügung zu stehen scheint.

Die Einteilung der Probanden in Leistungsgruppen (HP, LP) anhand der individuellen Fehlerratendifferenz (M4-M0) versucht einem möglichen Prozess des Verfolgens räumlicher Konfigurationen in nur einigen Probanden Rechnung zu tragen. Die Aufspaltung (Dichotomisierung) einer kontinuierlichen Variablen, wie in diesem Fall die Transformation von „Fehlerratendifferenz“ zu „Gruppe (HP, LP)“, ist im Allgemeinen mit dem Ausschluss von relevanter Varianz verbunden (Cohen 1983, MacCallum, Zhang et al. 2002). Die erklärende Varianz einer dichotomisierten Variable verringert sich in einer Normalverteilung um etwa 40% im Vergleich zur originalen kontinuierlichen Variablen (Cohen 1983). Es müssen also gute Gründe für eine Dichotomisierung vorliegen, um potentielle Varianz zu vernachlässigen. Sie ist praktisch nur angezeigt, wenn durch sie die zugrundeliegende Struktur der Verteilung der Daten hervorgehoben wird – sie also auf einer natürlichen Kategorisierung beruht (Meehl 1992, MacCallum, Zhang et al. 2002). Im vorliegenden Fall wird versucht die Amplitudendifferenz (M4-M0) der elektrophysiologischen N180/M180-Komponente durch die unabhängige Variable „Fehlerratendifferenz“ zu erklären. In den Ergebnissen wurde diese Produkt-Moment-Korrelation mit $r(36)=-0.39$ angegeben. Interessanterweise weist die Punktbiseriale Korrelation zwischen der Gruppenzugehörigkeit (also der Dichotomisierung von „Fehlerratendifferenz“) und der selben Amplitudendifferenz einen vergleichbaren Wert auf ($r(36)=-0.46$). Die Fehlerratendifferenzen und Amplitudendifferenzen innerhalb der einzelnen Gruppen korrelieren hingegen nicht miteinander (HP: $r(17)=-0.09$; LP: $r(17)=-0.05$). Es ist also festzustellen, dass die kontinuierliche Variable der Fehlerratendifferenz genauso viel Varianz an der N180/M180-Amplitudendifferenz aufklärt, wie deren Dichotomisierung. Gleichzeitig erklärt die Innergruppenvarianz der Fehlerratendifferenzen praktisch keine Varianz der

Amplituden. Die Gruppierung der Probanden, welche dazu führt, dass sich die N180/M180-Amplitude der kompletten Kongruenz für die HP-Gruppe von den anderen Bedingungen unterscheidet, jedoch nicht für die LP-Gruppe, spiegelt also eine, den Daten inhärente Kategorisierung in Probanden, welche nur die Einzelobjekte und denen, die zusätzlich die räumliche Konfiguration der Zielobjekte verfolgen, wider.

Innerhalb der HP-Gruppe führt die komplette Kongruenz dieser Objektkonfiguration zu einer exklusiven elektrophysiologischen Antwort, dessen Quellen im lateralen okzipitalen Kortex LO identifiziert wurden. Diese Region wird konsistent als relevant für die visuelle Objekt- und Formverarbeitung beschrieben (Malach, Reppas et al. 1995, Grill-Spector, Kushnir et al. 1998, Kourtzi and Kanwisher 2000). Die vorliegenden Daten sprechen also für die von Yantis aufgestellte These, dass die Trackingleistung durch die Bildung einer Figur, welche die relevanten Einzelobjekte umschließt, verbessert werden kann (Yantis 1992). Dabei unterliegt die Trackingleistung einem hohen Grad an Trainingseffekten (Yantis 1992, Oksama and Hyönä 2004). Die Tatsache, dass in den vorliegenden Daten also nur etwa die Hälfte der Probanden eine verbesserte Diskriminationsleistung der kompletten Kongruenz zeigten, kann also auf einen zugrundeliegenden Trainingseffekt dieser Fähigkeit, eine übergeordnete Zielgruppenrepräsentation zu verfolgen, zurückzuführen sein.

Die räumliche Konfiguration der relevanten Zielobjekte stellt eine relativ abstrakte Objektkonstruktion dar. Dennoch scheint diese während des Tracking in LO repräsentiert zu sein. Studien konnten zeigen, dass visuelle Formen, welche zu einer erhöhten Aktivierung in LO führen, nicht unbedingt durch Luminanz-definierte Kanten beschrieben sein müssen. Ebenso führen Formsegmentierungen durch Merkmale wie Farbe oder Bewegung (Grill-Spector, Kushnir et al. 1998, Schoenfeld, Woldorff et al. 2003, Jiang, Boehler et al. 2008) zu LO-Aktivierungen. Selbst Formen, welche durch Scheinkanten definiert werden, zeigen diesen Effekt (Mendola, Dale et al. 1999). In Studien, in denen ereigniskorrelierte Potentiale abgeleitet wurden, führten die Präsentationen von Stimuli, welche Scheinkanten induzierten konsistent zu einer erhöhten Negativierung zwischen 150-200ms im Vergleich zu Bedingungen, in denen keine Scheinkanten wahrgenommen wurden (Doniger, Foxe et al. 2001, Herrmann and Bosch 2001). Dieser N1-Effekt für Scheinkanten wurde durch neuronale Netzwerke in LO erzeugt (Murray, Wylie et al. 2002, Shpaner, Murray et al. 2009).

Diese früheren Befunde in Kombination mit der vorliegenden Studie lassen den Schluss zu, dass sich die Trackingleistung einiger Probanden dadurch verbessert, dass die räumliche Information der Zielobjektconfiguration als Ganzes durch Bildung einer Scheinfigur, welche die relevanten Einzelobjekte umschließt, über die Zeit aufrechterhalten wird. Interessant hierbei ist, dass dies nicht dazu führt, dass auch Einzelobjektinformationen besser verarbeitet werden, sondern nur die Konfiguration als Ganzes. Teilweise kongruente Teststimuli zeigen den, für einen seriellen Verarbeitungsprozess erwarteten, monotonen Zusammenhang zwischen Kongruenz und Trackingleistung. Rezeptive Felder in LO decken fast das gesamte Halbfeld ab und deren Aktivierungsmuster sind äußerst Formspezifisch (Grill-Spector, Kushnir et al. 1998, Murray and Wojciulik 2004). Dies führt wahrscheinlich zu dem, in dieser Arbeit berichteten, binären Aktivierungsmuster von LO, welches ausschließlich eine komplette perzeptuelle Kongruenz von Ziel- und Testkonfiguration anzeigt. Die spezifische Formrepräsentation der Zielkonfiguration scheint in LO nicht aktiviert zu werden, sobald auch nur ein inkongruentes Testobjekt diese Form moduliert.

Die exklusive Amplitudenmodulation für die komplette Kongruenz im frühen Zeitbereich zwischen 170-210 ms weist einen interessanten Unterschied zwischen ERP und ERF auf. Dabei zeigt sich eine erhöhte Amplitude in der N180, jedoch eine verringerte Amplitude der M180. Im Allgemeinen lassen sich Polaritäten im MEG nicht so einfach interpretieren wie im EEG. Dies liegt vor allem daran, dass die Stärke des Signals, welches an der Kopfoberfläche abgeleitet wird im MEG sehr viel stärker von der Orientierung des zugrundeliegenden Dipols abhängt als im EEG. In diesem speziellen Fall lässt sich aufzeigen, dass die unterschiedlichen physikalischen Eigenschaften des EEG- und MEG Signals gar zu einer Polaritätsinversion des Effektes zwischen beiden Signalen führen kann. Die Orientierung eines Dipols zur Kopfoberfläche besteht aus einer radialen (orthogonal zur Oberfläche) sowie einer tangentialen (parallel zur Oberfläche) Komponente. Für das MEG erzeugt im Extremfall eine komplett radiale Quelle keinen Eflux und Influx an der Kopfoberfläche. Dabei verlaufen die Feldlinien exakt parallel zur Sensorspule, in der folglich kein Strom induziert wird und somit kein MEG-Signal registriert werden kann. Eine Dipol gleicher Stärke erzeugt das stärkste MEG-Signal wenn es perfekt tangential zur Kopfoberfläche und damit orthogonal zum Sensor orientiert ist. Das EEG hingegen wird von tangentialen sowie radialen Quellen erzeugt (Cuffin 1990, Hämäläinen, Hari et al. 1993). Die Gyrfizierung des Kortex führt nun dazu, dass die tangentialen Anteile der Quellen einer Aktivierung, welche sich über

beide Seiten eines Gyrius erstreckt größtenteils aufheben, da sie gegeneinander gerichtet sind. Die radialen Quellen im Tal und an der Spitze der Gyri sind jedoch gleichgerichtet. In einem Fall, in dem sich eine höhere Aktivierung durch eine Ausbreitung der involvierten Kortexoberfläche auszeichnet, kann es dazu kommen, dass das EEG-Signal sehr viel stärker steigt als das MEG-Signal. Wenn sich die Aktivierung von einer Seite des Gyrius nur hin zu der gegenüberliegenden Seite des selben Gyrius ausbreitet, kann es im Extremfall sogar dazu führen, dass sich das MEG-Signal verringert, während das EEG-Signal steigt. In einer Simulationsstudie wurden solche Zusammenhänge der Signalaufhebung für das MEG und EEG beschrieben (Ahlfors, Han et al. 2010). In einer älteren visuellen elektrophysiologischen Studie, in der verschiedene visuelle Objekte klassifiziert werden sollten, wurde eine ähnliche Invertierung von MEG- relativ zu EEG-Amplituden beobachtet (Eulitz, Eulitz et al. 1997).

Im vorliegenden Fall wurden zusätzlich Dipol-Lösungen für die fünf verschiedenen Kongruenzbedingungen geschätzt. Im Fall der kompletten Kongruenz für die ‚HP‘-Gruppe zeigt sich, dass, obwohl die Dipolstärke zunimmt, deren tangentialer Anteil in diesem Fall verschwindend gering ist. Eine verringerte M180-Amplitude für diesen Fall ist also zu erwarten.

Das Muster der N270/M270-Amplituden zeigte im Gegensatz zur N180/M180-Komponente keinerlei Unterschiede zwischen den Verhaltensgruppen. Alle Probanden wiesen einen monotonen Zusammenhang zwischen der Inkongruenz zwischen Ziel- und Teststimulus sowie der jeweiligen evozierten N270/M270-Amplitude auf.

Für die auditorische Modalität wurde schon früh beschrieben, dass ein seltener, abweichender Stimulus in einer Reihe von „Standard“-Stimuli eine höhere N2-Amplitude hervorruft (Sams, Alho et al. 1983, Breton, Ritter et al. 1988). Diese sogenannte ‚mismatch negativity‘ (MMN) scheint dabei eher von dem physikalischen Unterschied des Abweichers von den Standard-Stimuli getrieben zu sein als von dessen Auftretenswahrscheinlichkeit (Breton, Ritter et al. 1988). Diese Komponente indiziert also sensorische Änderungen von Reizen (Schroger 1997, Winkler, Schroger et al. 2001). Die MMN kann auch in visuellen Aufgaben beobachtet werden (Pazo-Alvarez, Cadaveira et al. 2003). Dabei zeigt die Amplitude dieser Komponente eine parametrische Abhängigkeit vom Ausmaß der sensorischen Abweichung zwischen dem aktuellen Stimulus und einem vorher präsentierten Stimulus (Woods, Knight et al. 1993, Czigler, Balazs et al. 2002, Stefanics, Kimura et al. 2011). Man geht davon aus, dass die N270 den

Unterschied zwischen einem aktuell präsentierten Stimulus und einem kurzzeitig in visuellen Arbeitsgedächtnis (VSTM) gehaltenen Muster indiziert. Somit zeigen sich N270-Modulationen auch nur bei sequentieller Stimuluspräsentation (Cui, Wang et al. 2000, Zhang, Wang et al. 2001, Zhang, Wang et al. 2005). Hierbei wird die N270-Amplitude nicht ausschließlich durch rein physikalische Stimulusänderung moduliert sondern durch Unterschiede zwischen Stimulus und dem im VSTM aufrechterhaltenen abstrakten Konzept (Kong, Wang et al. 2000).

Im vorliegenden Experiment gehen wir davon aus, dass neben der Zielobjektconfiguration Repräsentationen der Positionen der Zielobjekte im visuellen Arbeitsgedächtnis während des Trackings aufrechterhalten und aktualisiert werden. Das Erscheinen der Testobjektconfigurationen deckt nun im unterschiedlichem Maße die Positionen der Zielobjekte ab, abhängig von der Kongruenzbedingung. Die Höhe der N270/M270-Komponente spiegelt nun direkt den Grad der Inkongruenz (Abweichung) zwischen Ziel- und Testobjektconfiguration wider. Die Quellen der N270 wurden im parietalen Kortex lokalisiert. Dies bestätigt zusätzlich die Annahme des Zusammenhanges mit visuellen Arbeitsgedächtnisfunktionen. Diese Region ist retinotop organisiert und kann räumliche Stimulusrepräsentationen aufrechterhalten (Silver, Ress et al. 2005, Walther and Koch 2006). Weitere Object-Tracking Experimente, in denen die Anforderungen der Trackingaufgabe an sich variiert wurden (Anzahl relevanter Objekte, Geschwindigkeiten, usw...) konnten ebenfalls einen parametrischen Zusammenhang zwischen parietaler Aktivierung und Schwierigkeit der Aufgabe aufzeigen (Culham, Cavanagh et al. 2001, Jovicich, Peters et al. 2001, Xu and Chun 2006, Howe, Horowitz et al. 2009).

Interessant ist, dass die Probanden beider Gruppen, unabhängig davon ob sie einen N180-Effekt aufweisen oder nicht, die selbe parametrische N270-Modulation zeigen. Damit scheinen auch Probanden, welche anhand der Repräsentation der Zielobjektconfiguration eine komplette Kongruenz schnell und akkurat erkennen können, trotzdem die Informationen der Einzelpositionen zu verarbeiten. Dies bestätigt die Annahme, dass Ortsinformationen über attendierte visuelle Stimuli automatisch im VSTM kodiert werden (Tsal and Lavie 1993, Sereno and Amador 2006), unabhängig von deren Bedeutung für die aktuelle Aufgabe (Sereno and Amador 2006).

Die vorliegenden Daten zeigen, dass einige Probanden sehr genau angeben können, ob eine Konfiguration von Testobjekten exakt die zu verfolgenden Zielobjekte während

einer Trackingaufgabe abbildet. Diese Leistung ist mit einer elektrophysiologischen Amplitudenmodulation nach etwa 180ms nach Testfeldpräsentation korreliert. Diese Modulation wird in lateral okzipitalen Arealen generiert.

Diese Befunde sprechen dafür, dass die konfigurationale Information der Zielobjekte parallel als abstrakte Objektrepräsentation innerhalb von LO aufrechterhalten wird. In einem nachfolgenden Experiment soll nun geklärt werden, durch welche Information genau die einzelnen Zielobjekte als abstrakte Gruppe segmentiert werden. Ein verbindendes Merkmal der Zielobjekte sollte es auch sein, worauf Prozesse der Aufmerksamkeit schließlich parallel operieren und somit die abstrakte Zielobjektkonfiguration über die Zeitspanne des Tracking hinweg aufrechterhalten.

6. Experiment 2 – Repräsentation der Zielobjektkonfiguration

Probanden können also Informationen der Objektsegmentierung nutzen, um Zielobjektkonfigurationen schnell und korrekt als solche zu erkennen. Diese Informationen werden in LO aufrechterhalten.

Innerhalb des lateralen okzipitalen Kortex wurden Regionen identifiziert, welche sich funktionell bezüglich ihrer abstrakten Objektrepräsentationen unterscheiden (Kourtzi, Tolias et al. 2003, Larsson and Heeger 2006). Diese Regionen verarbeiten Informationen verschiedener Stufen der Abstrahierung von Objektrepräsentationen. Danach unterscheiden sich die funktionellen Muster für verschiedene Positionen oder Ausrichtungen eines visuellen Objektes innerhalb posteriorer Anteile von LO. Dasselbe Objekt erzeugt jedoch gegenüber einfachen räumlichen Transformationen invariante funktionelle Muster innerhalb anteriorer lateral okzipitaler Regionen. Hier werden visuelle Objekte also anhand hierarchisch höherer Informationen repräsentiert (Kourtzi, Tolias et al. 2003, Hayworth and Biederman 2006, Larsson and Heeger 2006, Haushofer, Livingstone et al. 2008). Innerhalb dieser verschiedenen Regionen kann ein visuelles Objekt zusätzlich entweder durch seine umgebende Form oder durch die eingenommene räumliche Region repräsentiert sein (Larsson and Heeger 2006, Yoshino, Kawamoto et al. 2006, Cant and Goodale 2007).

Im folgenden Experiment soll also die Frage geklärt werden, welche dieser Informationen die Segmentierung der Zielobjektkonfiguration als einzelnes Objekt während des Tracking ermöglicht.

Um diese Frage zu beantworten führen wir ein weiteres Trackingexperiment durch, welches sich in der Aufgabenstellung für den Probanden nicht ändert. Die Kongruenz zwischen Zielobjekten und Testobjekten wird variiert und die Probanden sollen auf eine komplette Kongruenz (M4) mit einem Tastendruck reagieren und auf jede andere Bedingung (M0, M1, M2, M3) mit einem anderen Tastendruck.

Wir nehmen nun an, dass visuelle Aufmerksamkeitsprozesse während des Tracking auf jener visuellen Information operieren, welche die Konfiguration der Zielobjekte als eine abstrakte Objektrepräsentation definiert. Um diese Aufmerksamkeitsprozesse zu untersuchen, werden nun während der Bewegungsphase verschiedene Teststimuli an Positionen relativ zur Zielobjektkonfiguration dargeboten, welche unterschiedliche Aspekte der abstrakten Objektkonfiguration abbilden. Wie in den frühen Befunden zur Aufmerksamkeit beschrieben, werden Positionen, welche attendiert werden, vermehrt Verarbeitungsressourcen zuteil. Dies spiegelt sich in modulierten elektrophysiologischen Antworten auf einen passiven visuellen Teststimulus wider, wenn die Position dieses Teststimulus attendiert wird im Vergleich zu einer Bedingung, in der diese Position nicht attendiert wird (Heinze, Mangun et al. 1994, Mangun 1995, Woldorff, Liotti et al. 2002).

Wenn also die Zielobjektkonfiguration während der Bewegung durch Aufmerksamkeitsprozesse, welche auf der die Konfiguration einschließenden Region operieren, aufrechterhalten wird, so sollte einem Teststimulus innerhalb dieser Region eine aufmerksamkeitsmodulierte elektrophysiologische Antwort folgen. Im Gegensatz dazu sollte eine stärkere Antwort auf einen Teststimulus folgen, welcher sich auf einer Scheinkante zwischen zwei relevanten Objekten der Zielkonfiguration befindet, wenn Aufmerksamkeit auf das abstrakte Zielobjekt durch eine verbesserte Verarbeitung der Form, welche das Zielobjekt umgibt, erfolgt.

Modulationen der elektrophysiologischen Antworten auf aufgabenirrelevante Teststimuli, welche während des Tracking an unterschiedlichen Positionen relativ zur Zielobjektkonfiguration erscheinen, sollten also direkt Aufmerksamkeitsprozesse auf unterschiedliche Aspekte der abstrakten Zielobjektrepräsentation abbilden.

6.1. Methoden

An folgendem Experiment haben 31 Probanden nach schriftlicher Zustimmung freiwillig teilgenommen. Die Probanden waren im Mittel 30.9 Jahre alt mit einer

Standardabweichung von 3.3 Jahren. Diese Studie wurde zeitlich nach den anderen in dieser Arbeit vorgestellten Experimenten durchgeführt. Alle Teilnehmer hatten zu diesem Zeitpunkt bereits an mindestens einer Trackingaufgabe teilgenommen und waren somit vertraut mit der Aufgabe.

6.1.1. Aufgabe und visuelle Stimulation

Die allgemeinen Stimulusparameter sowie die Aufgabe für die Probanden waren identisch mit denen des vorhergehenden Experimentes: Vier von acht, zufällig im visuellen Feld angeordnete, Quadrate blinkten vor jedem Durchgang auf, um sie dem Probanden als Zielobjekte anzuzeigen. Nach der Bewegungsphase wurden wieder vier Objekte als Testobjekte markiert und die Probanden waren angehalten anzugeben, ob alle vier Testobjekte die vier relevanten Zielobjekte darstellten (M4) oder nicht (M0, M1, M2, M3). Beide Fälle sollten durch Tastendruck so schnell und korrekt wie möglich angegeben werden. Die Bewegungsphase hatte in diesem Experiment eine konstante Dauer von 3000 ms und die Bewegungstrajektorien aller acht Quadrate endeten in jedem Durchgang in einer zufälligen räumlichen Verteilung.

Als kritische Komponente wurde für dieses Experiment ein weiterer Teststimulus eingeführt, dessen elektrophysiologische Antwort eine Modulation aufweisen sollte in Abhängigkeit der Aufmerksamkeitsressourcen, welche seiner Position zum Zeitpunkt seines Erscheinens zugewiesen wurden. Dieser Teststimulus stellte ein kleiner, für den Probanden komplett irrelevanter, kleiner Punkt dar ($0.15^\circ \times 0.15^\circ$), welcher zwischen 1000ms bis 2000ms nach Bewegungsbeginn für nur drei aufeinanderfolgende Frames (48ms) im visuellen Feld auftauchte (Abbildung 8a). Dieser Punkt wurde in jedem Durchgang an exakt derselben Position im rechten oberen Quadranten dargeboten (5° oberhalb der Mittellinie, 3.4° rechts des Median). In Abhängigkeit der offline berechneten Bewegungspfade für die einzelnen Durchgänge konnte sich der Punkt, zum Zeitpunkt des zweiten Frames seiner Präsentation, relativ zur Zielobjektkonfiguration

- a) auf einer Scheinkante befinden, welche durch die Verbindungslinie zwischen zwei Zielobjekten definiert ist (ON)
- b) innerhalb der Fläche, welche von den vier Zielobjekten aufgespannt wird, befinden (mit einem Abstand von 1.5° Sehwinkel zur nächsten Scheinkante) (IN)

c) mit einem Abstand von 1.5° Sehwinkel außerhalb der Zielobjektkonfiguration befinden (OUT).

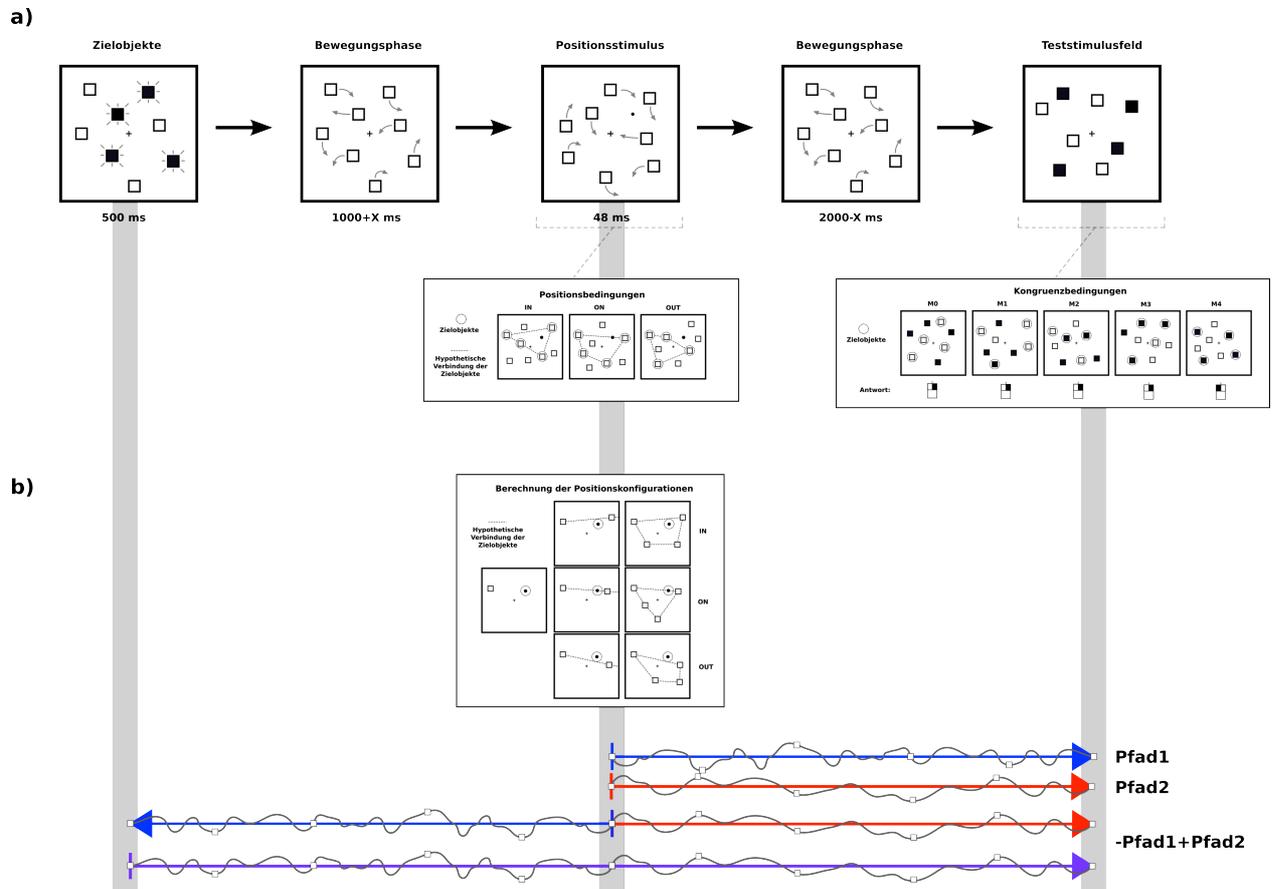


Abbildung 8 Paradigma des zweiten Experimentes **a)** Die Zielobjekte werden durch zweimaliges Aufleuchten innerhalb von 500 ms markiert. Die Bewegungsphase dauert exakt 3000 ms und endet in einer zufälligen räumlichen Teststimuluskonfiguration, in der die Kongruenz von vier markierten Teststimuli, wie im ersten Experiment, angegeben werden muss (komplett kongruent oder nicht komplett kongruent). Innerhalb der Bewegungsphase taucht zwischen 1000 ms und 2000 ms nach Bewegungsstart ein Positionsstimulus für 3 Frames (48 ms) an immer exakt der Selben Position auf. Diese Stimulus befindet sich relativ zur Zielobjektkonfiguration auf (ON) einer Verbindungslinie zweier Zielobjekte, innerhalb (IN) der Zielobjektkonfiguration oder außerhalb (OUT) der Zielobjektkonfiguration. **b)** Bewegungspfade werden ausgehend von einer räumlichen Stimuluskonfiguration berechnet, welche die Anordnung der Objekte zum Zeitpunkt des Positionsstimulus beschreibt. Die drei Positionsbedingungen (IN, ON, OUT) werden durch unterschiedliche pseudorandomisierte Anordnung der Zielobjekte relativ zum Positionsstimulus definiert. Pro Durchgang werden jeweils zwei Bewegungspfade mit einer Gesamtdauer von 3000 ms von dieser Stimuluskonfiguration aus berechnet, wobei einer der Beiden Bewegungspfade invertiert wird. In Kombination ergibt sich ein kontinuierlicher Pfad, welcher mit einer zufälligen räumlichen Konfiguration startet und endet, jedoch zu einem definierten Zeitpunkt X (Zeitpunkt des Positionsstimulus) eine exakt definierte räumliche Konfiguration annimmt.

Somit unterschieden sich die Durchgänge neben den fünf Kongruenzbedingungen am Ende der Bewegungsphase (M0, M1, M2, M3, M4) zusätzlich in drei Positionsbedingungen während des Tracking (IN, ON, OUT). Während der drei Frames der Testreizpräsentation befanden sich innerhalb eines Radius von 1.5° Sehwinkel um diesen Positionsstimulus keinerlei weitere visuelle Stimuli („neutral zone“).

6.1.2. Durchführung

Alle Probanden hatten bereits an Versuchen zum Multiple Object Tracking teilgenommen, in denen die Kongruenz zwischen dem Teststimulus am Ende des Tracking und den relevanten Zielobjekten variiert wurde. Die Teilnehmer wurden instruiert auch in diesem Versuch vier der acht Objekte, welche am Anfang jedes Durchganges als Zielobjekte markiert wurden während der Bewegungsphase zu verfolgen. Wie im ersten Experiment sollten die Probanden nach der Bewegungsphase angeben, ob vier markierte Testobjekte mit den vier Zielobjekten komplett übereinstimmen (M4) oder nicht. Weiterhin wurden die Probanden angewiesen ihren Blick während der Aufgabe so gut wie möglich auf die Mitte des Displays zu fixieren. Die Probanden wurden nicht über den zusätzlichen Teststimulus und die damit verknüpften unterschiedlichen Positionsbedingungen während der Bewegungsphase informiert. Wann immer einzelne Probanden zwischen den Blöcken den Versuchsleiter auf mögliche zusätzliche visuelle Ereignisse ansprachen, wurden sie angewiesen sich nur auf die Aufgabe der Verfolgung der Zielobjekte zu konzentrieren.

Jeder Proband führte 450 Versuchsdurchgänge, aufgeteilt auf 9 Blöcke, durch. Diese beinhalteten 90 Durchgänge pro Kongruenzbedingung sowie 150 Durchgänge pro Positionsbedingung. Jede Kombination aus den zwei Teststimuli (Positionsstimulus, Kongruenzstimulus) trat somit exakt 30 mal auf.

6.1.3. Berechnung der Bewegungspfade

Zur Berechnung der Bewegungstrajektorien wurden dieselben Algorithmen verwendet wie im ersten Experiment beschrieben. In der aktuellen Studie musste jedoch vorher die Verteilung der acht bewegten Objekte zum kritischen Zeitpunkt des zweiten Frames der Teststimuluspräsentation berechnet werden, um die drei Positionsbedingungen (IN, ON, OUT) zu kreieren. Ausgehend von diesen erzeugten räumlichen Konfigurationen während der Bewegungsphase wurden die verschiedenen Trajektorien berechnet.

Die Stimuluskonfiguration zum Zeitpunkt des Erscheinens des Testpunktes wurde berechnet, indem sukzessive Positionen der vier Zielobjekte und der vier Störobjekte dem visuellen Display hinzugefügt wurden. Dem ersten Zielobjekt wurde eine zufällige Position zugewiesen. Das zweite Zielobjekt determinierte die Positionsbedingung (IN, ON, OUT), in dem dieses entweder auf der Verlängerung der Verbindung zwischen

erstem Zielobjekt und Testpunktposition platziert wurde (ON), oder auf der Verlängerung der Verbindung zwischen erstem Zielobjekt und der Tangente der ‚neutral zone‘ der Testpunktposition (OUT, IN) (Abbildung 8b). Nach der Zuweisung zwei weiterer zufälliger Zielobjektpositionen im visuellen Feld konnten die so berechneten Stimuluskonfigurationen eindeutig den Positionsbedingungen (IN, ON, OUT) zugeordnet werden. Dabei hatten alle Zielobjektpositionen, sowie die hypothetischen Verbindungen zwischen diesen für die Bedingungen IN und OUT, einen Mindestabstand von 1.5° Sehwinkel zur Testpunktposition. Zusätzlich wurden vier zufällige Störobjektpositionen zugewiesen.

Die so berechnete räumliche Konfiguration der acht Objekte zum Zeitpunkt des Positionsstimulus wurde nun als Startkonfiguration für die Trajektorienberechnung verwendet. Dabei wurden pro Durchgang jeweils zwei Bewegungspfade für alle acht Objekte berechnet, welche sich in ihrer zeitlichen Länge jeweils zu 3000ms addierten (Pfad1: $60+X$ Frames, Pfad2: $120-X$ Frames; $0 < X < 60$; Pfad1+Pfad2 = 180 Frames). Nun wurden die Bewegungen für Pfad1 invertiert und mit den Bewegungen für Pfad2 kombiniert. Somit wurden Trajektorien geschaffen, welche in einer zufälligen räumlichen Konfiguration der acht Objekte startet und nach $60+X$ Frames zu der vordefinierten Konfiguration zum Positionsstimuluszeitpunkt konvergiert. Schließlich endet die Bewegung nach insgesamt 180 Frames wieder in einer zufälligen Konfiguration. Die Bewegungen für die beiden Pfade (Pfad1, Pfad2) begannen hierbei mit gegenläufigen Richtungsvektoren. Somit war es unmöglich den Übergang zwischen Pfad1 zu Pfad2 wahrzunehmen (Abbildung 8b).

Durch diese Vorgehensweise entstand eine kontinuierliche, zufällige Bewegung der acht Objekte über 3000ms hinweg. Dabei gab es zu einem zufälligen Zeitpunkt zwischen 1000ms und 2000ms eine räumliche Anordnung der Zielobjekte, in der die räumliche Position (-5° , $+3.4^\circ$) entweder genau auf einer Scheinkante zwischen zwei Zielobjekten lag (ON) oder im Abstand von 1.5° innerhalb (IN) oder außerhalb (OUT) der Zielobjektkonfiguration. Zu diesem Zeitpunkt wurde an dieser Position der Punkt als Positionsstimulus dargeboten.

6.1.4. Elektrophysiologische Methoden

Die Probanden führten das Experiment in einem elektromagnetisch abgeschirmten Raum durch. Elektroenzephalogramm sowie Magnetenzephalogramm wurden während

des Versuchs parallel mit einer Rate von 509 Hz und einem Bandpass Filter von DC200 Hz aufgezeichnet. Die 32 EEG-Elektroden (NeroScan Inc., El Paso, TX) wurden wie zuvor nach dem internationalen 10/20 System angebracht mit Elektroden an den rechten und linken Canthi sowie unter dem rechten Auge. Die Signale der EEG-Elektroden wurden gegen das Signal am rechten Mastoid referenziert und später gegen das gemittelte Signal von linken und rechten Mastoid rereferenziert. Auch in diesem Versuch wurden die Positionen der Elektroden im Raum erfasst, um sie später mit den Sensorpositionen des MEG (BTI Magnes 2500 WH, 4D Neuroimaging) zu Koregistrieren und die zugrundeliegenden Quellen der ermittelten elektrophysiologischen Effekte zu schätzen. Der benötigte Quellenraum sowie das verwendete ‚boundary element model‘ wurden auch hier aus einem standard MNI-Gehirn berechnet. Um die verteilten Quellen zu schätzen verwendeten wir in diesem Fall eine sLORETTA-Lösung.

Zur Berechnung der ereigniskorrelierten Potentiale und Felder wurden Epochen von -200ms bis 800ms relativ zum zweiten Frame des Positionsstimulus aus den fortlaufenden elektrophysiologischen Signalen extrahiert. Epochen mit Amplitudenunterschieden von 80-130uV für das EEG-Signal bzw. 2-3.5pT für das MEG wurden als Artefakte klassifiziert und nicht in die weiteren Berechnungen mit einbezogen.

6.1.5. Auswertung

Unterschiede in den Reaktionszeiten und Fehlerraten in den Kongruenzbedingungen geben an, ob Probanden wie im ersten Experiment reagieren und konfigurale Information der Zielobjekte zusätzlich zu Einzelobjektinformation benutzen um die Zielkonfiguration zu verfolgen. Diese Unterschiede wurden mithilfe einer einfaktoriellen, fünfstufigen Varianzanalyse für Messwiederholungen untersucht.

Weiterhin wurde überprüft, ob der verhaltensirrelevante Positionsstimulus einen Einfluss auf die folgende Entscheidung über die Ziel-Testobjektkongruenz hatte. Dazu wurden die Reaktionszeit- und Fehlerraten-Unterschiede für die komplette Kongruenzbedingung im Vergleich zur kompletten Inkongruenzbedingung (M4-M0) sowie die teilweise kongruenten Bedingungen im Vergleich zur kompletten Inkongruenzbedingung (Mx-M0) jeweils für die unterschiedlichen Positionsbedingungen (IN, ON, OUT) betrachtet. Potentielle Unterschiede in den Verhaltensmaßen der Kongruenzbedingungen zwischen den Positionsbedingungen

wurden mithilfe von einfaktoriellen, dreistufigen Varianzanalysen für Messwiederholungen untersucht.

Weiterhin wurden Amplitudenunterschiede in den ereigniskorrelierten Potentialen, welche den unterschiedlichen Positionsstimuli folgten, untersucht. Hierbei ist zu beachten, dass sich zum Zeitpunkt des Erscheinens des Positionsstimulus die acht bewegten Objekte in jedem Durchgang an unterschiedlichen Positionen im visuellen Feld befinden. Diese Stimuli evozieren somit sensorische Potentiale, welche über alle Durchgänge hinweg eine äußerst variable Topographie aufweisen. Gemittelt über die drei Positionsbedingungen werden sich die Potentiale, welche ausschließlich von den acht Objekten evoziert werden, also nicht voneinander unterscheiden. Einzig der Positionsstimulus selbst, konstant in seiner räumlichen Position, ist also in der Lage ein über die Versuchsdurchgänge relativ invariantes sensorisch evoziertes Potential hervorzurufen. Jegliche Unterschiede der ereigniskorrelierten Potentiale, welche dem visuellen Feld des Positionsstimulus folgen, sollten also auf Unterschiede in der Verarbeitung einzig des Positionsstimulus zurückzuführen sein. Diese Unterschiede in der Verarbeitung sollten durch Modulationen in den Aufmerksamkeitsressourcen, welche dieser Position zu diesem Zeitpunkt zugeteilt wurden, entstehen.

Die Verarbeitung des Positionsstimulus wurde als Amplitudenmodulation in den ereigniskorrelierten Potentialen innerhalb zwei verschiedener Zeitfenster quantifiziert. Diese wurden an posterioren Elektroden gemessen, an denen das evozierte Potential maximal war. An den Elektroden P7, PO7, P8 sowie PO8 wurden die Potentialamplituden für die drei verschiedenen Positionsbedingungen in den Zeitbereichen von 100-130ms sowie 180-210ms ermittelt. Mithilfe von dreifaktoriellen Varianzanalysen für Messwiederholungen wurden Unterschiede zwischen den Amplituden untersucht. Dabei wurde der dreistufige Faktor ‚Positionsbedingung‘ (IN, ON, OUT), der zweistufige Faktor ‚Hemisphäre‘ (links(7), rechts(8)) sowie der zweistufige Faktor ‚Elektrode‘ (P, PO) mit einbezogen. Effekte wurden zusätzlich für die Hemisphären separat mithilfe zweifaktorieller rANOVAS untersucht.

6.2. Ergebnisse

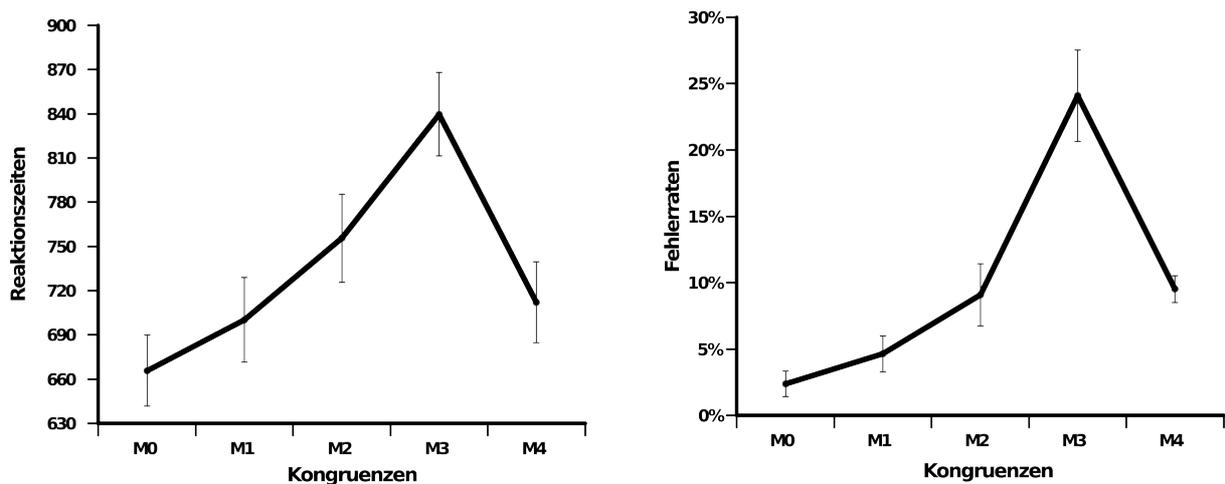
6.2.1. Verhaltensdaten

Sobald Probanden auf einen Kongruenzstimulus langsamer als zwei Standardabweichungen im Vergleich zur mittleren Reaktionszeit für diese

Kongruenzbedingung reagierte, wurde dieser Durchgang als Ausreißer angesehen und nicht weiter ausgewertet. Insgesamt wurden somit 4.34% aller Durchgänge ausgeschossen. Wie schon im ersten Experiment unterschieden sich die Reaktionszeiten für die verschiedenen Kongruenzbedingungen signifikant voneinander ($F(4, 154) = 41.91, p < 0.0001$). Dabei gab es einen monotonen Zusammenhang zwischen Ziel-Testobjektkongruenz und Reaktionszeit auf den Kongruenzstimulus. Mit zunehmender Kongruenz stiegen auch die Reaktionszeiten. Eine Ausnahme stellt auch hier die komplette Kongruenz (M4) dar, auf welche die Probanden so schnell wie auf die M1-Bedingung reagierten ($t(30) = 0.75, p > 0.2$). Ebenso unterschieden sich die Fehlerraten der verschiedenen Ziel-Testobjektkongruenzen signifikant voneinander ($F(4, 154) = 33.22, p < 0.0001$). Dabei zeigte sich dasselbe Muster von schwächerer Leistung für zunehmende Kongruenzen sowie einer akkuraten Reaktion auf den kompletten Kongruenzstimulus (M4), welche sich nicht von den Fehlerraten für den M2-Stimulus unterschied ($t(30) = 0.17, p > 0.5$) (Abbildung 9a).

Der Positionsstimulus enthielt keinerlei relevante Information für den Probanden bezüglich der Trackingaufgabe und der Bestimmung der Ziel-Testobjektkongruenz nach Beendigung der Bewegung. Die Teilnehmer wurden vor dem Versuch nicht über den zusätzlichen Positionsstimulus informiert. Dem Großteil der Probanden wurde dabei das Auftreten des Positionsstimulus über das gesamte Experiment hinweg nicht bewusst. Nachdem diese Probanden nach dem Versuch danach befragt wurden, äußerten Viele Erstaunen darüber, den Stimulus nicht bemerkt zu haben. Nachdem sie über den zusätzlichen Stimulus informiert wurden, gab keiner der 31 Probanden an, durch diesen Positionsstimulus in der Durchführung der Trackingaufgabe in irgendeiner Weise gestört worden zu sein. Probanden, welche angaben, den Stimulus während des Experimentes bemerkt zu haben, berichteten, dass sie keinerlei Bezug zwischen dem Stimulus und ihrer Aufgabe herstellen konnten und ihm daher sehr schnell von sich aus keinerlei Beachtung geschenkt haben. Neben der soeben beschriebenen Introspektion der Teilnehmer sollte eine Untersuchung des Antwortverhaltens auf den Kongruenzstimulus in Abhängigkeit der Positionsbedingung einen möglichen Einfluss des Positionsstimulus auf die Reaktion des Probanden bestimmen. Hierbei wurden insbesondere Unterschiede in den Reaktionen auf die komplette Kongruenz relativ zur kompletten Inkongruenz (M4-M0) für die drei Positionsbedingungen untersucht.

a)



b)

Reaktionszeitdifferenzen (M4-M0 und Mx-M0) in Abhängigkeit der Positionsbedingung

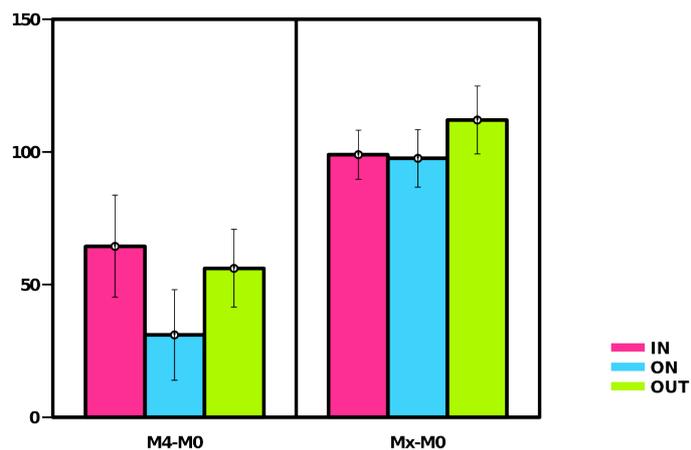


Abbildung 9 a) Verhaltensdaten. Probanden zeigen einen monotonen Zusammenhang zwischen den Verhaltensmaßen und den Kongruenzbedingungen. Die Ausnahme stellt auch hier die Reaktion auf die komplette Kongruenz dar. **b)** Obwohl keiner der Probanden den Positionsstimulus bewusst wahrgenommen hat, zeigt sich eine verbesserte relative Reaktion auf die komplette Kongruenz in Durchgängen, in denen innerhalb der Bewegungsphase der Positionsstimulus auf einer Verbindungslinie von Zielobjekten auftauchte.

Wie im ersten Experiment beschrieben, bilden gerade Reaktionen auf die komplette Kongruenz Prozesse ab, welche auf Informationen der Zielobjektconfiguration operieren. Diese werden wohlmöglich in unterschiedlichem Maße gestört bzw. unterstützt, sobald ein zusätzlicher Stimulus an verschiedenen Positionen relativ zu dieser Konfiguration kurzzeitig auftaucht.

Diese Annahme wird durch einen signifikanten Unterschied in den Reaktionszeiten auf M4-M0, für die verschiedenen Positionsbedingungen (IN, ON, OUT) bestätigt ($F(2, 92) = 4.69, p < 0.02$). Dabei reagierten Probanden schneller auf eine komplette Kongruenz,

wenn während der vorangegangenen Bewegungsphase der Positionsstimulus auf einer Scheinkante zwischen zwei Zielobjekten auftauchte (ON) im Vergleich zu Durchgängen in denen auf eine komplette Kongruenz reagiert werden musste, der Positionsstimulus vorher jedoch innerhalb (IN) ($t(30) = 3.81, p < 0.001$) beziehungsweise außerhalb (OUT) der Zielobjektconfiguration erschien ($t(30) = 2.17, p < 0.05$) (Abbildung 9b). Für teilweise kongruente Bedingungen hingegen konnte jedoch kein Unterschied für die Reaktionszeiten in Abhängigkeit der Positionsbedingungen festgestellt werden ($F(2, 92) = 1.27, p > 0.2$).

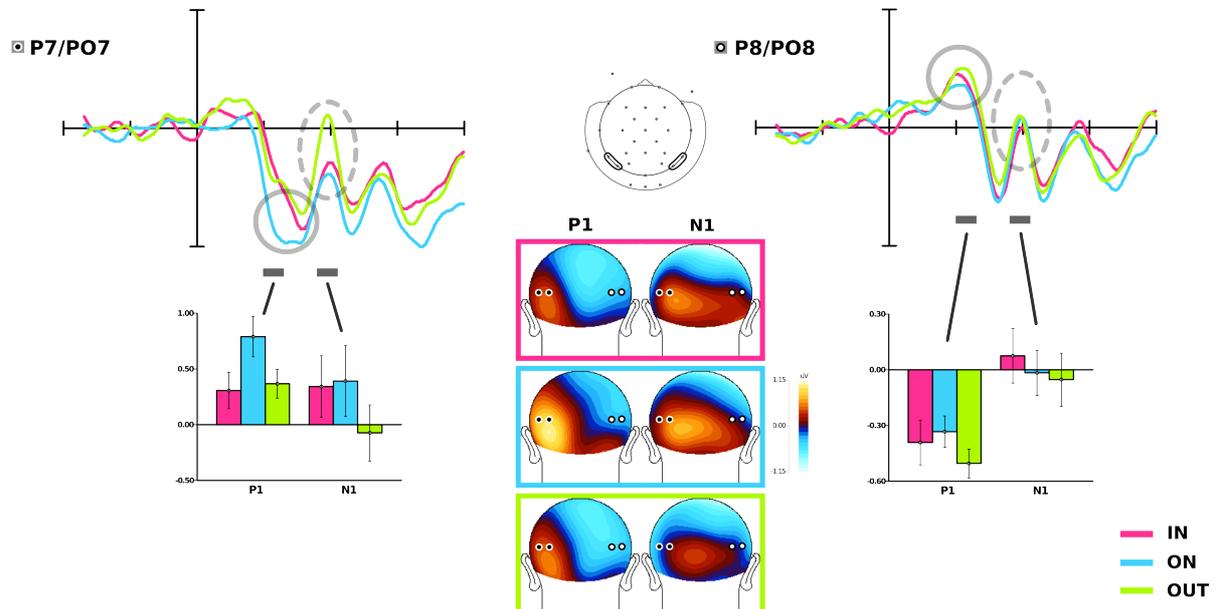
6.2.2. Analyse der elektrophysiologischen Daten

Eine drei-faktorielle Varianzanalyse der ereigniskorrelierten Potentialamplituden im Zeitbereich zwischen 100-130 ms nach Positionsstimuluspräsentation mit den Faktoren Positionsbedingung, Hemisphäre und Elektrode ergab signifikante Haupteffekte für die drei unterschiedlichen Positionsbedingungen ($F(2, 60) = 4.53, p < 0.015$) sowie für die beiden Hemisphären ($F(1, 30) = 55.11, p < 0.001$). Dabei zeigte sich ein Interaktionseffekt zwischen Positionsbedingung und Hemisphäre ($F(2, 60) = 5.97, p < 0.0043$). Dieser resultiert aus einem signifikanten Effekt der Positionsbedingungen auf die Potentialamplituden für die beiden linken Elektroden (P7/P07) ($F(2, 60) = 7.40, p < 0.0015$), sowie keinerlei Unterschiede der Amplituden für die verschiedenen Positionsbedingungen an den rechten Elektroden (P8/P08) ($F(2, 60) = 1.20, p > 0.3$) (Abbildung 10a). Dies bestätigt die Annahme, dass ereigniskorrelierte Effekte zum Zeitpunkt des Positionsstimulus hauptsächlich Verarbeitungsprozesse dieses invarianten Positionsstimulus im rechten visuellen Feld abbilden. Die unterschiedlichen Elektroden, innerhalb der Hemisphären, hatten hingegen keinerlei Einfluss auf Amplitudenunterschiede ($F(1, 30) = 0.15, p > 0.7$). Ebenso zeigte keine der Interaktionen mit dem Faktor Elektrode einen Einfluss auf die ereigniskorrelierten Potentialamplituden (Elektrode x Hemisphäre: $F(1, 30) = 1.72, p > 0.2$; Elektrode x Bedingung: $F(2, 60) = 1.13, p > 0.3$; Elektrode x Hemisphäre x Bedingung: $F(2, 60) = 0.23, p > 0.7$).

Die Unterschiede in den ereigniskorrelierten Potentialen für die verschiedenen Positionsstimuli innerhalb der linken Hemisphäre wurden mithilfe von T-Tests für gepaarte Stichproben genauer untersucht. Dabei zeigte sich, dass vor allem den ON-Positionsstimuli ein positiveres Potential nach 100-130ms (P1) folgte als den IN- ($t(30)$

= 3.75, $p < 0.001$) bzw. OUT-Stimuli ($t(30) = 2.61$, $p < 0.014$). Die Potentiale für die beiden letzteren IN- und OUT-Stimuli unterschieden sich hingegen nicht ($t(30) = 0.53$, $p > 0.4$).

a) Ereigniskorrelierte Potentiale



b) Potentialdifferenzen

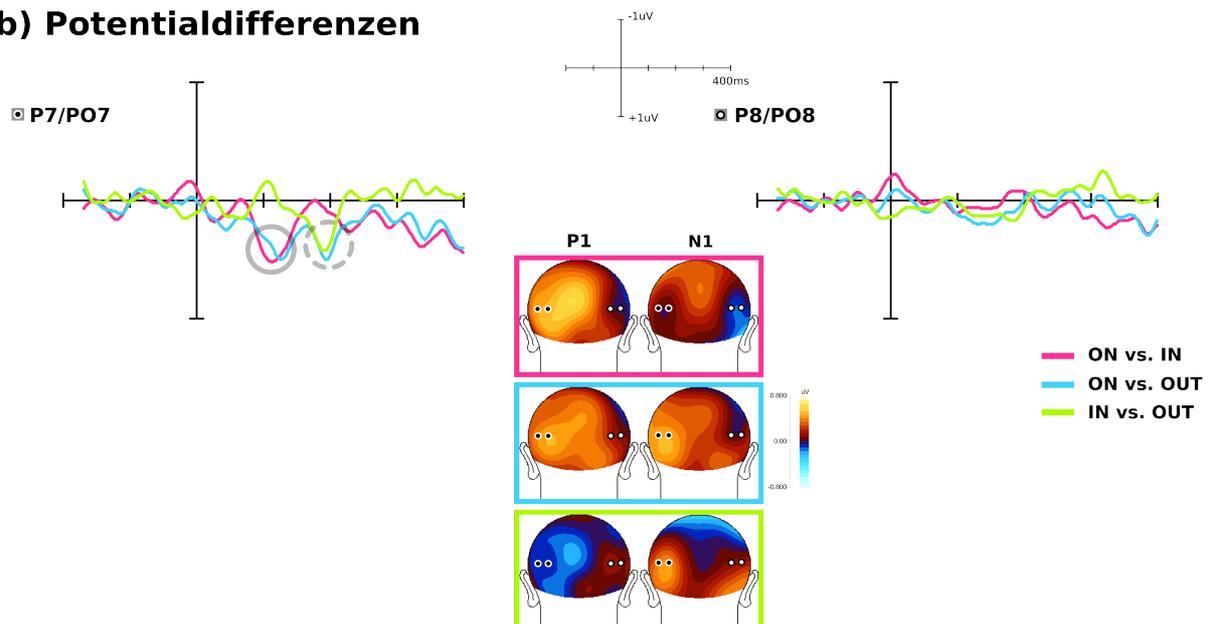


Abbildung 10 a) Die ereigniskorrelierten Potentiale auf den Positionsstimulus zeigen signifikante Amplitudendifferenzen kontralateral zum Positionsstimulus. Die frühe P1-Komponente wird durch den Stimulus auf der Verbindungslinie (ON) moduliert. Im Gegensatz dazu zeigt sich eine erhöhte spätere Negativierung für Positionsstimuli außerhalb der Zielobjektconfiguration. **b)** Die Potentialdifferenzen zeigen eine Differenzierung zwischen den Stimulus auf der Verbindungslinie und Stimuli an den anderen Positionen im P1-Zeitbereich (ON vs. IN/OUT). Die N1-Potentialdifferenzen zeigen hingegen eine Differenzierung zwischen Positionsstimuli außerhalb der Konfiguration und bezüglich der Konfiguration (OUT vs. IN/ON) an.

Die drei-faktorielle Varianzanalyse der Amplituden im zweiten Zeitbereich zwischen 180-210ms zeigt ebenfalls einen Interaktionseffekt zwischen Positionsbedingung und Hemisphäre auf ($F(2, 60) = 5.42$, $p < 0.0073$). Auch in diesem Fall unterscheiden sich die

Amplituden für die drei Positionsbedingungen innerhalb der linken Hemisphäre ($F(2, 60) = 5.13, p < 0.009$), jedoch nicht innerhalb der Rechten ($F(2, 60) = 0.51, p > 0.6$). Auch für diesen zweiten Zeitbereich kann also angenommen werden, dass Variationen in den ereigniskorrelierten Potentialen auf Prozesse, welche auf dem Positionsstimulus operieren, zurückzuführen sind. Für das Intervall zwischen 180-210ms verfehlen jedoch die Haupteffekte der Faktoren Bedingung sowie Hemisphäre jeweils einen signifikanten Einfluss auf die ereigniskorrelierten Amplituden (Bedingung: $F(2, 60) = 2.70, p > 0.07$; Hemisphäre: $F(1, 30) = 0.68, p > 0.41$). Weiterführende T-Tests für gepaarte Stichproben zeigten zudem, dass der Haupteffekt der Positionsbedingung innerhalb der linken Hemisphäre auf die Amplitudenmodulation hauptsächlich auf eine erhöhte Negativierung für den OUT-Stimulus zurückzuführen ist (N1) (Abbildung 10a). Die ereigniskorrelierten Potentiale wiesen erhöhte Negativierungen für die OUT-Stimuli relativ zu den IN- ($t(30) = 2.59, p < 0.014$) sowie ON-Stimuli auf ($t(30) = 2.63, p < 0.013$). Die Amplituden, welche von den IN- sowie ON-Stimuli evoziert wurden, unterschieden sich hingegen nicht voneinander ($t(30) = 0.36, p > 0.3$).

Es zeigen sich also zwei unterschiedliche Muster der elektrophysiologischen Antwort auf den Positionsstimulus innerhalb der beiden untersuchten Zeitbereiche (100-130ms und 180-210ms). Im früheren Zeitbereich differenzieren die Potentiale zwischen Positionsstimuli, welche sich auf einer Scheinkante zwischen Zielobjekten befinden und solchen Teststimuli, welche sich nicht auf einer solchen Scheinkante befinden (Abbildung 10b). Im folgenden Zeitbereich ist jedoch eine Unterscheidung zwischen Stimuli, welche innerhalb der Zielobjektkonfiguration (IN-, sowie ON-Stimuli) und außerhalb der Zielobjektkonfiguration erscheinen anhand der Amplitudendifferenzen möglich. Es scheint also eine zeitliche Verschiebung der Verarbeitungsressourcen von der Kante des relevanten Objektes hin zu seiner durch sie (die Scheinkanten) definierten Oberfläche innerhalb von 60-80ms stattzufinden.

6.2.3. Quellenlokalisierung

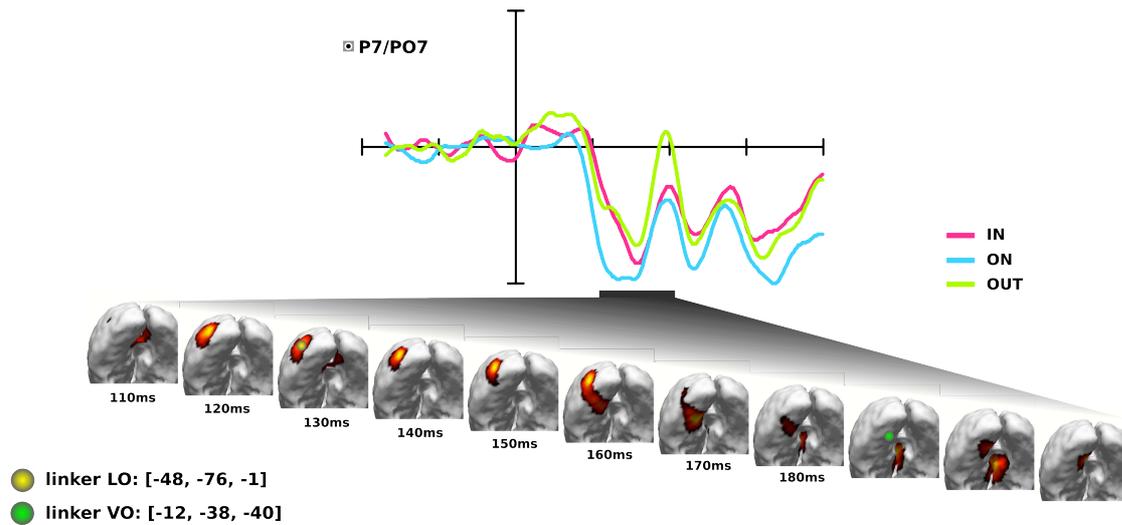
Im weiteren Verlauf wurden die neuronalen Quellen der beiden beschriebenen Effekte ermittelt. Dazu wurden die ereigniskorrelierten Potentiale sowie magnetischen Felder in den Zeitbereichen von 100-130ms sowie von 180-210ms gemittelt über alle drei Positionsbedingungen verwendet. Dadurch konnten die zugrundeliegenden neuronalen Generatoren der ersten Positivierung (P1) sowie der darauffolgenden Negativierung

(N1) kontralateral zum Positionsstimulus berechnet werden. Zur Quellenlokalisierung wurden also neben den ERPs zusätzlich die ERMFs verwendet.

Es wurden zum einen die Positionen der maximalen Flussdichten innerhalb eines standardisierten Quellenraums (MNI) mithilfe der L2-Norm in einem Zeitbereich von 100-210ms geschätzt. Diese SLORETTA-Lösung verwendete ein 3-Schalen-boundary-element-model zur Berechnung der Feldverteilung. Es ist zu beobachten, dass sich die Verteilung der Flussdichte um ca. 110ms nach Präsentation des Positionsstimulus im linken lateralen okzipitalen Kortex konzentriert. Diese bewegte sich im Verlauf der nächsten 60-80ms in weiter ventral okzipitale Regionen (Abbildung 11a). Die Positionen der beiden Maxima aus diesen lateral okzipitalen sowie ventralen Gebieten wurden zusätzlich als Quellenpositionen definiert, in denen später die Zeitverläufe der Flussdichten, welche auf den Differenzen zwischen den ereigniskorlierten Potentialverläufe für die verschiedenen Positionsbedingungen basierten (ON-IN/ ON-OUT/ IN-OUT), untersucht wurden.

Weiterhin wurden die Zeitverläufe der Flussdichten der ereigniskorrelierten Potentialdifferenzen innerhalb der aus der SLORETTA-Lösung extrahierten Positionen der Quellenmaxima in LO sowie VO untersucht. Dabei zeigte sich eine weitestgehende Übereinstimmung der Potentialdifferenzmuster mit den dazugehörigen Flussdichten innerhalb von LO sowie VO. Im ersten Zeitfenster von 100-130ms sind die Flussdichten für die Potentialdifferenzen von ON-IN und ON-OUT in etwa gleich groß. Im Gegensatz dazu zeigt sich eine sehr viel geringere Flussdichte für die Differenz IN-OUT. Zum zweiten Zeitbereich von 180-210ms hin verschiebt sich dieses Muster, indem sich die Flussdichten der Differenzen von IN-OUT auf das Level von ON-OUT erhöht. Gleichzeitig verringert sich die Flussdichte von ON-IN. Besonders in der LO-Quelle ist zu beobachten, dass sich die Positionsbedingungen ON und IN zum zweiten Zeitpunkt hin bezüglich ihrer Flussdichte fast nicht mehr voneinander unterscheiden. Die Differenz zwischen ON und OUT bleibt über beide Zeitfenster hinweg konstant (Abbildung 11b). So unterscheidet sich zum Einen deren Amplitudendifferenz der P1 sowie N1-Komponente nicht. Zum anderen sind auch die Maxima der Flussdichten über beide Zeitbereiche in den Quellenpositionen in LO und VO in etwa gleich groß.

a) SLORETTA-Lösung 110ms -210ms



b) Zeitverläufe der Flussdichten der Potentialdifferenzen in LO und VO

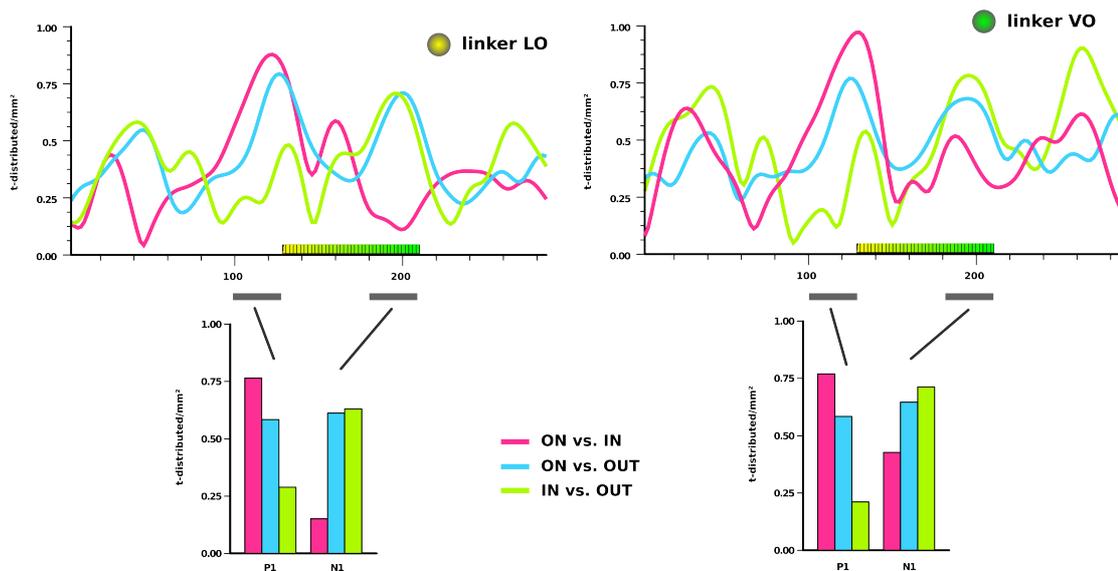


Abbildung 11 a) Verlauf der SLORETTA-Quellenlösung für die gemittelten Potential- sowie Feldverteilungen. Die Quellen der Positivierung nach 110ms werden innerhalb links lateral-okzipitaler (LO) Regionen generiert. Diese Quelle wandert über einen Zeitbereich von weiteren 60-80 ms (innerhalb der folgenden Negativierung) hin zu ventral-okzipitalen (VO) Arealen. **b)** Betrachtung der Flussdichteverläufe der Potentialdifferenzen innerhalb der Regionen maximaler Flussdichte für den P1 sowie N1-Effekt. Die Muster der Flussdichteverläufe innerhalb VO sowie LO sind mit denen der zuvor berichteten Potentialdifferenzen vergleichbar.

6.3. Diskussion

Probanden zeigen sehr schnelle und akkurate Reaktionen darin zu entscheiden, ob eine Anzahl von Teststimuli exakt mit einer Menge aus Zielobjekten übereinstimmt, welche sich zuvor unabhängig voneinander und zufällig durch das visuelle Feld bewegt haben. Dies legt den Schluss nahe, dass diese Probanden in der Lage sind alle relevanten

Zielobjekte parallel als eine abstrakte Objektrepräsentation über die Zeit hinweg aufrechtzuerhalten. Dazu ist es jedoch nötig, dass Aufmerksamkeit während der Bewegung auf jenen Aspekten der Zielkonfiguration operiert, welche die Bindung der Einzelobjekte zu einer Einheit ermöglicht. In diesem zweiten Experiment sollte nun also die Frage geklärt werden, welche visuellen Merkmale, die durch die relevanten Objekte definiert werden, deren Segmentierung (und Aufrechterhaltung) als einheitliche Konfiguration ermöglicht. Die Aktivierung des lateralen okzipitalen Kortex während des Aufleuchtens des komplett kongruenten Teststimulus in Experiment 1 legt einen Zusammenhang mit der Verarbeitung räumlich basierter Objektmerkmale wie Objektform und Objektoberfläche nahe.

In diesem Experiment 2 wurde nun untersucht, in welchem Ausmaß Verarbeitungsressourcen auf diese verschiedenen Merkmale der Zielobjektkonfiguration während der Bewegung zugewiesen wurden. Dazu wurden die Modulationen der elektrophysiologischen Antworten auf einen verhaltensirrelevanten Teststimulus betrachtet, welcher während der Bewegungsphase kurz an unterschiedlichen Positionen der Testobjektkonfiguration erscheinen konnte, welche jeweils verschiedene Aspekte der abstrakten Repräsentation abbilden konnten. Eine veränderte elektrophysiologische Antwort würde nun für Aufmerksamkeitsprozesse sprechen, welche auf den jeweiligen Merkmalen der Zielobjektkonfiguration operieren. Der Positionsstimulus konnte relativ zur Zielobjektkonfiguration entweder innerhalb der Menge der Zielobjekte (IN), auf einer gedachten Verbindung zwischen zwei relevanten Objekten (OUT), oder aber außerhalb der Konfiguration (OUT) erscheinen. Das vorliegende Design ermöglicht also eine Untersuchung der zugewiesenen Verarbeitungsressourcen der abstrakten Objektrepräsentation bezüglich deren Oberfläche, umgebenden Kante, sowie der Fläche, welche diese Repräsentation umgibt. Die vorliegenden Ergebnisse legen zwei grundlegende Prozesse in der Aufrechterhaltung der Zielobjektkonfiguration nahe, welche sich in der Verarbeitung der verschiedenen Objektmerkmale sowie in ihrem zeitlichen Verlauf grundlegend voneinander unterscheiden. Der erste Prozess wurde in den ereignisskorrelierten Potentialen als kontralaterale Amplitudenmodulation zwischen 100-130ms identifiziert. In diesem Zeitbereich zeigte sich eine erhöhte Positivierung (P1) für Positionsstimuli, welche sich auf einer Scheinkante befinden, relativ zu den Positionsstimuli, welche sich innerhalb oder außerhalb des Objekts befinden. In früheren Studien zur Objektverfolgung wurden die elektrophysiologischen Antworten auf visuelle

Teststimuli, welche direkt auf einzelnen Objekten auftauchten, untersucht. Hierbei wurden erhöhte P1-Modulationen für die Zielobjektpositionen im Vergleich zu Störobjektpositionen während der Bewegungsphase beobachtet (Stormer, Li et al. 2013). Weiterhin zeigt sich eine größere Positivierung in diesem Zeitbereich für die Zielobjektpositionen relativ zu weiteren irrelevanten Positionen im visuellen Feld, welche keine Objekte beinhalteten (Drew, McCollough et al. 2009). Wie in diesen Befunden beschrieben, deutet eine erhöhte P1-Modulation für diese Positionsstimuli auf einen Verarbeitungsvorteil für diese Positionen durch vermehrte Aufmerksamkeitszuweisung hin. Die vorliegenden Ergebnisse sprechen nun dafür, dass derselbe attentionale Prozess welcher auf den einzelnen Zielobjekten, auch auf den Scheinkanten zwischen diesen Zielobjekten, operiert. Dafür spricht auch der, in diesem Experiment beobachtete, Zeitverlauf der P1-Modulation, welcher sich vor allem durch eine frühe Deflektion der P1 auszeichnet. Eine starke Ähnlichkeit dazu weist eine frühe Komponente der P1-Modulation auf, welche gerade junge Probanden als Antwort auf einen Zielobjekt-bezogenen Positionsstimulus während der Verfolgungsaufgabe zeigen (Stormer, Li et al. 2013).

Visuelle Aufmerksamkeit scheint sich also nicht nur über die relevanten Objekte zu erstrecken, sondern auch über die illusorische Kontur, welche durch diese Objekte aufgespannt wird. In Experimenten, in denen elektrophysiologische Antworten auf statische Scheinfiguren untersucht wurden, zeigen Stimuli, welche zusätzliche Scheinkanten induzieren mitunter eine erhöhte P1-Modulation im Vergleich zu visuell identischen Stimuli, welche keine Scheinkantenwahrnehmung hervorrufen (Hayashi, Kuroiwa et al. 2004, Brodeur, Bacon et al. 2008). Eine P1-Modulation im vorliegenden Fall lässt sich mitunter durch einen weiteren Effekt von Scheinkonturen erklären: Die eingeschlossene Fläche der illusorischen Kontur wird in der Regel heller als ihre Umgebung wahrgenommen (Brigner and Gallagher 1974), wobei die visuelle P1-Amplitude im Allgemeinen sensitiv gegenüber wahrgenommener Helligkeit ist (Johannes, Munte et al. 1995). Da jedoch Positionsstimuli innerhalb der Figur im vorliegenden Fall keine erhöhte P1-Amplitude hervorrufen ist in erster Linie von einer Aufmerksamkeits-induzierten Modulation der elektrophysiologischen Antwort für Positionsstimuli auf den Scheinkanten zwischen Zielobjekten auszugehen.

Interessanterweise wurde im ersten Experiment dieser Arbeit eine erhöhte Negativierung um etwa 180ms exklusiv auf eine komplette Kongruenz zwischen Zielobjekt- und Testfeldkonfiguration als elektrophysiologisches Korrelat einer

abstrakten Objektrepräsentation der Zielobjektmenge als Scheinobjekt interpretiert. Die Scheinkanten dieser abstrakten Repräsentation scheinen in diesem zweiten Experiment jedoch in etwa 60ms vorher verarbeitet zu werden und sich als relative Positivierung darzustellen. Weiterhin wurde bereits erwähnt, dass in einem Großteil der Arbeiten zur Verarbeitung von Scheinkanten konsistent eine Negativierung nach etwa 180ms für illusorische, induzierte Objekte beobachtet wird (Herrmann and Bosch 2001, Murray, Wylie et al. 2002, Pegna, Khateb et al. 2002). Auch in weiteren Studien zur Objektsegmentierung, in denen Stimulusanordnungen, welche eine Separation zwischen Figur und Hintergrund induzieren, präsentiert werden, lassen sich erhöhte Negativierungen zwischen 150-210ms beobachten (Bach and Meigen 1992, Caputo and Casco 1999, Romani, Callieco et al. 2003, Scholte, Jolij et al. 2008). Der zweite Prozess im vorliegenden zweiten Experiment lässt sich in diesem Zeitfenster lokalisieren und bezieht sich auf die Differenz der elektroфизиologischen Antworten der Positionsstimuli außerhalb der Zielobjektconfiguration einerseits und der innerhalb der Konfiguration und auf der Scheinkante zwischen einzelnen Zielobjekten andererseits. Hierbei zeigen Positionsstimuli Außerhalb eine größere Negativität als Positionsstimuli, welche sich auf die verschiedenen Elemente der Zielobjektconfiguration (Kontur, Oberfläche) beziehen. Teststimuli, welche sich auf das segmentierte Objekt beziehen zeigen in diesem Fall also eine relative Positivierung. Diese augenscheinliche Diskrepanz in den elektroфизиologischen Mustern zwischen später erhöhter Negativität auf der einen Seite und früher erhöhter Positivität in Kombination mit verkleinerter späterer Negativität auf der anderen Seite für Teststimuli, welche sich auf die Objektsegmentation beziehen lässt sich mit konzeptuellen Unterschieden in der Stimuluspräsentation, sowie der unterschiedlichen funktionellen Relevanz der Objekte erklären:

In elektroфизиologischen Studien zur Scheinkantenwahrnehmung werden üblicherweise Antworten auf Stimuli, welche Scheinkanten induzieren mit denen von visuell ähnlichen Stimuli verglichen, welche nicht zur Wahrnehmung von Scheinkanten führen (Herrmann and Bosch 2001). Dabei werden die verschiedenen Stimulusbedingungen sequenziell auf leerem Bildschirm präsentiert. Um den Effekt des plötzlichen Auftauchens der induzierenden Stimuli selbst zu untersuchen, wurden nun vier klassische Kanizsa-Induktoren kontinuierlich visuell präsentiert (Brodeur, Bacon et al. 2008). Ob nun eine Scheinfigur wahrgenommen werden konnte wurde nun dadurch kontrolliert, dass entweder die einzelnen klassischen Kanizsa-Stimuli (Kreise mit

ausgeschnittenem Kuchenstück) von einem dünnen Ring umgeben wurden, oder nicht. Interessanterweise unterschieden sich die elektrophysiologischen Antworten auf die Scheinfiguren fundamental voneinander, abhängig davon, ob die induzierenden Stimuli plötzlich oder kontinuierlich präsentiert wurden. Dabei zeigte sich beim visuellen Auftauchen der Induktoren eine klassische Erhöhung der N1. Sobald der gleiche visuelle Stimulus jedoch durch Entfernen des kleinen äußeren Ringes der Induktoren erzeugt wurde, so zeigte sich eine P1-Erhöpfung in Kombination mit verkleinerter N1-Amplitude für Scheinfigur-induzierende Stimulation (Brodeur, Bacon et al. 2008, Brodeur, Lepore et al. 2008). Es scheint also ein fundamentaler funktioneller Unterschied in der Erzeugung und Aufrechterhaltung von illusorischen Objekten zu geben. Dieser scheint die unterschiedlichen elektrophysiologischen Muster in den beiden beschriebenen Experimenten zu bedingen. In Experiment 1 ist zu beobachten, dass bei plötzlichem Auftauchen einer stationären Testobjektconfiguration eine N1-Amplitudenerhöhung auftritt, sobald diese Configuration mit der abstrakten Repräsentation zusammenfällt, welche über die Bewegung hinweg aufrechterhalten wurde. Weiterhin ist diese Testconfiguration verhaltensrelevant, da die Übereinstimmung mit den Zielobjekten determiniert werden muss. Auf der anderen Seite wird im zweiten Experiment ein passiver, irrelevanter Positionsstimulus kurz präsentiert, während sich die Zielobjektconfiguration kontinuierlich über das visuelle Feld bewegt. In diesem Fall wird die elektrophysiologische Antwort auf diesen Teststimulus von der segmentierungsbedingten Aufmerksamkeitszuweisung an verschiedenen Positionen moduliert. Diese P1-Modulation stellt also eher eine Folge der Segmentierung auf die ortsbasierte Aufmerksamkeitsmodulation der Scheinkante dar und nicht der Prozess der Segmentierung selbst, wie in Experiment 1 beschrieben (N1-Modulation).

Das Muster der N1-Modulation im Experiment selbst ermöglicht eine Unterscheidung zwischen der räumlichen Ausdehnung der Objektconfiguration (IN) und dem Raum außerhalb der Objektes (OUT) nach 180-210ms, mit einer verringerten N1-Amplitude für Positionsstimuli innerhalb der Configuration. Der aufmerksamkeitsinduzierte Verarbeitungsvorteil bezüglich Kontur und Oberfläche eines Objektes scheint also teilweise einer zeitlichen Trennung zu unterliegen mit einer späteren Modulation der Oberfläche (Scholte, Jolij et al. 2008). Interessanterweise ist eine Reduktion der N1-Amplitude auch mit der Ausrichtung der Aufmerksamkeit auf eher globale Objektmerkmale verbunden. Sobald Probanden jedoch auf lokale Aspekte des gleichen visuellen Stimulus achten sollen, zeigt sich eine erhöhte N1 (Han, Yund et al. 2003, Jiang

and Han 2005). Die Verarbeitung globaler objektspezifischer Merkmale scheint also weniger Verarbeitungsressourcen zu beanspruchen. Im Gegensatz dazu ist die Verarbeitung von Stimuli außerhalb der Figur (Positionsstimulus) mit stärkeren Anforderungen an das visuelle System geknüpft. Positionsstimuli außerhalb werden verringert Verarbeitungsressourcen zuteil und somit ist deren automatische Bestimmung, als der Objektkonfiguration zugehörig oder nicht, einer erhöhten Ambiguität unterworfen. Erhöhte N1-Amplituden auf mehrdeutige visuelle Stimuli sind vielfach beschrieben worden (Kaneoke, Urakawa et al. 2009). Die Lösung dieser Ambiguitäten gehen zudem mit erhöhten Anforderungen an das visuelle System einher (Handy and Mangun 2000, Rorden, Guerrini et al. 2008, Parks, Beck et al. 2013). Diese führen zudem dazu, dass irrelevante Aspekte des Stimulus zusätzlich supprimiert werden (Pinsk, Doniger et al. 2004, Parks, Beck et al. 2013). Eine erhöhte N1-Amplitude könnte also auch für eine verstärkte Unterdrückung für Positionsstimuli außerhalb der Objektkonfiguration sprechen. Vor Allem, da sich innerhalb des Raumes außerhalb des Objekts nur Störobjekte befinden, welche die Aufrechterhaltung der Figur beeinträchtigen könnten. Der Effekt von Störobjektsuppression auf die elektrophysiologische Antwort stellt sich wie im vorliegenden Experiment beschrieben als erhöhte N1-Amplitudenmodulation dar (Couperus and Mangun 2010). Das Amplitudenmuster der N1-Komponente für Positionsstimuli scheint sich also aus einer Kombination aus einer vereinfachten Verarbeitung des Positionsstimulus innerhalb der aufrechterhaltenen Objektrepräsentation, und einer verstärkten Ambiguität bzw. aktiven Suppression des Positionsstimulus im irrelevanten Raum zu ergeben. Durch die unterschiedlichen Aufmerksamkeitszuweisungen ist hauptsächlich eine Unterscheidung zwischen der Fläche, welches das relevante Objekt einnimmt und der Fläche außerhalb dieses Objekts möglich.

Der zeitliche Verlauf der neuronalen Generatoren der ereigniskorrelierten elektrophysiologischen Signale untermauert die bisherigen Schlussfolgerungen. Demnach indizieren die P1- sowie die N1-Komponente jeweils die räumliche Ausbreitung der attentionalen Ressourcenzuweisung über die Objektkonfiguration hinweg. Dabei scheint sich räumliche Aufmerksamkeit nach ca. 120ms über die Scheinkanten, welche die relevanten Objekte einschließen, auszubreiten, und anschließend nach ca. 180ms die Oberfläche abzudecken, welche durch die Objekte aufgespannt wird. Die Quellen der P1-Komponente wurden im linken okzipitalen lateralen Kortex (LO) lokalisiert. Es wurde bereits mehrfach erwähnt, dass in diesem

Bereich Kanten verarbeitet werden, welche physisch (Kourtzi, Tolias et al. 2003, Peuskens, Claeys et al. 2004), durch Kanisza-Stimuli (Mendola, Dale et al. 1999, Stanley and Rubin 2003) oder durch Bewegung (Beauchamp, Lee et al. 2002, Jiang, Boehler et al. 2008) induziert werden. Die Differenzen der Flusssichten innerhalb in LO zeigen in diesem Zeitbereich eine Unterscheidung zwischen Positionsstimuli, welche sich auf Scheinkante befinden und solchen, welche sich nicht auf der Scheinkante befinden. Im weiteren Verlauf zeigen diese Zeitverläufe in LO jedoch auch eine Unterscheidung zwischen der Fläche innerhalb und außerhalb der Objektkonfiguration. Dies bestätigt frühere Studien, welche zeigen, dass LO zum Teil auch Oberflächeninformationen, wie beispielsweise Textur, verarbeitet (Stanley and Rubin 2003, Cant and Goodale 2007).

Der geschätzte neuronale Generator wandert zum N1-Zeitbereich hin von LO nach ventral okzipitalen (VO) Arealen. Dies bestätigt die Annahme, dass in diesem späteren Zeitfenster von 180-210ms eher Oberflächeninformationen der Konfiguration verarbeitet werden. Über Areale in VO wie der fusiforme Gyrus (Puce, Allison et al. 1996, Hasson, Harel et al. 2003, Jiang, Boehler et al. 2008), PPA (Gegenfurtner and Rieger 2000, Xu, Turk-Browne et al. 2007, Arnott, Cant et al. 2008) sowie der collaterale Sulcus (Peuskens, Claeys et al. 2004, Cant and Goodale 2007, Cant, Arnott et al. 2009) erstrecken sich neuronale Netzwerke, welche teilweise unabhängig von Konturinformationen weitere Objektmerkmale wie Farbe und Textur verarbeiten. Gerade die Segmentierung komplexer natürlicher Umgebungen basiert hauptsächlich auf Oberflächeninformationen (Biederman, Mezzanotte et al. 1982, Adelson 2001, Oliva and Torralba 2001). Diese übertreffen die Relevanz reine Kontur- und Forminformationen gerade in komplexen Szenenkategorisierungen (Schyns and Oliva 1994, Gegenfurtner and Rieger 2000). Auch in der Gesichtserkennung liefert die Oberfläche komplementäre Informationen zur Form, welche eine zusätzliche semantische Kategorisierung nach Geschlecht und Ethnie ermöglicht (Tarr, Kersten et al. 2001, Russell, Sinha et al. 2004).

Die unterschiedliche Relevanz von Kontur- und Oberflächeninformation in unterschiedlichen Situationen der Objektsegmentierung lässt sich in einer funktionellen doppelten Dissoziation beobachten. Dabei zeigen Patienten mit selektiver Achromatopsie bzw. visueller Formagnosie entgegengesetzte klinische Ausfallerscheinungen in der Objekterkennung. Eine häufig beschriebene Patientin D.F. leidet unter einer Schädigung des lateralen okzipitalen Kortex durch Kohlenmonoxidvergiftung. Das klinische Störungsbild beinhaltet, wie zu erwarten ist,

eine eingeschränkte Erkennungsleistung einfacher Objektformen. Interessanterweise unterscheidet sich ihre Kategorisierungsleistung komplexer visueller Szenen jedoch nicht von denen gesunder Kontrollprobanden (Milner, Perrett et al. 1991, Servos, Goodale et al. 1993). Dabei zeigt D.F. ein erhöhtes BOLD-Signal in ventral, okzipitalen Arealen im Vergleich zu Kontrollprobanden, wodurch auf eine stärkere Einbindung dieser Regionen in die Objektsegmentierung geschlossen werden kann (James, Culham et al. 2003, Steeves, Humphrey et al. 2004). D.F. scheint also zusätzlich Ressourcen aufzuwenden, um mithilfe von Oberflächeninformationen Objekte und visuelle Szenen zu verarbeiten. Eine zusätzliche Aktivitätserhöhung kann auch dafür sprechen, dass in Fällen, in denen LO keinerlei Konturinformationen zur Segmentierung beisteuert, VO vermehrt Ressourcen zur Kantendetektion bereithält. So kann D.F. mindestens 10% der ausschließlich konturdefinierten Objekte auch mit geschädigtem LO-Kortex korrekt identifizieren. Weiterhin zeigt sich auch in gesunden Probanden eine zumindest teilweise Kontursensitivität auch in ventralen Arealen (Vanduffel, Fize et al. 2002, Kriegeskorte, Sorger et al. 2003, Cant and Goodale 2007).

Ein, der visuellen Formagnosie entgegengesetztem, Störungsbild lässt sich in der Achromatopsie erkennen. Patient M.S. zeigt diese Störung nach Läsion des ventralen okzipitalen Kortex. Im Gegensatz zu D.F. hat M.S. keine Schwierigkeiten einfache Objekte anhand derer Konturen zu identifizieren. Jedoch zeigt er große Schwächen in der Szenenkategorisierung (Epstein, Deyoe et al. 2001, Heywood and Kentridge 2003).

Während Experiment 1 elektrophysiologische Hinweise dazu liefern konnte, dass alle relevanten Zielobjekte während einer Verfolgungsaufgabe gemeinsam als eine Objektrepräsentation aufrecht erhalten werden, konnte Experiment 2 zeigen, dass diese Repräsentation durch die Kontur sowie die Oberfläche der Objektkonfiguration definiert ist. Weiterhin konnte der Prozess dieser Aufrechterhaltung zeitlich aufgelöst werden, indem gezeigt wurde, dass sich Aufmerksamkeit über einen Zeitbereich von ca. 60ms über die Scheinkontur der Konfiguration hin zur eingefassten Oberfläche ausbreitet.

In Experiment 1 konnte zusätzlich gezeigt werden, dass es interindividuelle Unterschiede darin gibt, inwieweit das visuelle System die Zielobjekte als Gruppe repräsentiert. Dabei ließ sich anhand der Verhaltensdaten ermitteln, dass etwa 50% der Probanden diese Strategie anwenden (schnellere und akkuratere Reaktion auf die komplette Kongruenz). Man muss hier klar darauf hinweisen, dass „Strategie“ in diesem Zusammenhang keinen bewussten Prozess beschreiben muss. Jedoch scheint die

Fähigkeit die Zielobjekte zu gruppieren einem starken Trainingseffekt zu unterliegen. So zeigen Verhaltensdaten bei Verfolgungsaufgaben im Allgemeinen einen starken Lerneffekt (Oksama and Hyönä 2004, Oksama and Hyönä 2008). Auch in der vorliegenden Arbeit konnte dieser beobachtet werden. Dies ist auch der Grund, warum im Experiment 2 keine Unterscheidung mehr in zwei Leistungsgruppen vorgenommen werden konnte. Jeder der Probanden hatte vorher schon an mindestens einer Trackingaufgabe teilgenommen. Große interindividuelle Unterschiede in der Reaktion auf die komplette Kongruenz (M4) konnten nicht festgestellt werden.

In einem weiteren Experiment sollte nun ermittelt werden, ob sich interindividuelle Unterschiede in der Fähigkeit die relevanten Objekte als Konfiguration aufrechtzuerhalten in unterschiedlichen funktionellen Mustern kortikaler Aktivierung widerspiegeln.

7. Experiment 3 – Interindividuelle Verfolgungsstrategien

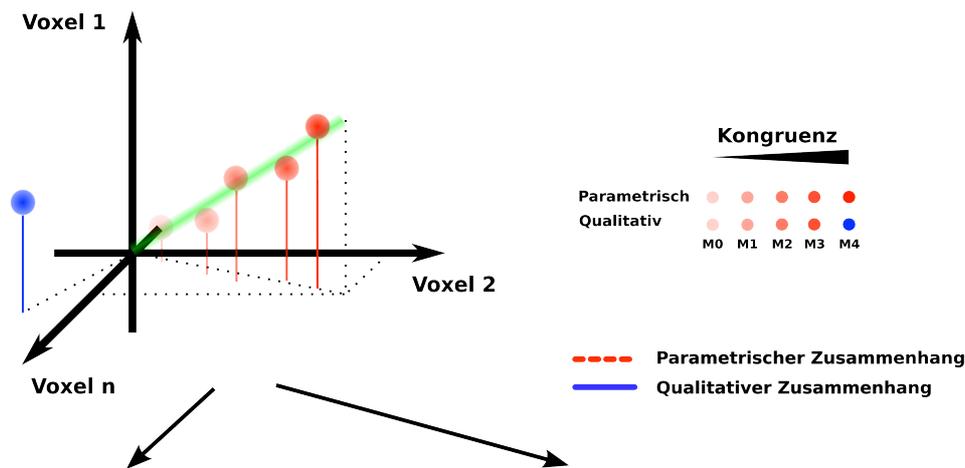
Bereits in Experiment 1 wurden zwei verschiedene elektrophysiologische Muster identifiziert, welche mit der Aufrechterhaltung der gesamten Objektrepräsentation sowie der Verarbeitung der Einzelobjektinformationen im Zusammenhang stehen. Dabei konnte ermittelt werden, dass die Gruppe der Zielobjekte als Konfiguration in lateralen okzipitalen Regionen repräsentiert ist, während Informationen über die einzelnen Zielobjekte in parietalen Regionen kodiert werden. Weiterhin wurden zwei grundsätzliche Verhaltensmuster identifiziert, welche die beiden beschriebenen Prozesse der Aufrechterhaltung der Zielobjekte widerspiegeln und sich hauptsächlich in der Reaktion auf die komplette Kongruenz (M4) unterscheiden. In der Herleitung der Fragestellung haben wir bereits zwei unterschiedliche funktionellen Zusammenhänge postuliert, welche aus einer ausschließlich „seriellen“ bzw. „parallelen“ Repräsentation der Zielobjekte während der Verfolgungsaufgabe resultieren sollten: Würden die Zielobjekte ausschließlich durch einen sequentiellen, ressourcenlimitierten Prozess aufrechterhalten werden, so wird eine monoton steigende Funktion zwischen Ziel-Testobjektkongruenz und Reaktion des Probanden angenommen („parametrischer Zusammenhang“). Würde hingegen die Zielobjektkonfiguration als ein abstraktes Objekt repräsentiert werden, so erwarten wir eine schnelle, akkurate Reaktion auf die komplette Kongruenz (M4) („qualitativer Zusammenhang“). Dieser Zusammenhang hat

sich durch die Unterscheidung der Probanden in zwei Leistungsgruppen aufgrund der interindividuellen Unterschiede in der Reaktion auf M4 bestätigt.

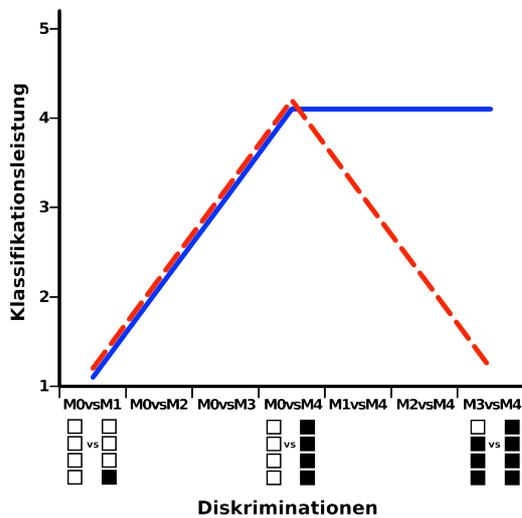
Der Grundgedanke des folgenden Versuches liegt nun darin zu klären, inwieweit die unterschiedlichen Informationen über die Zielobjektconfiguration als abstrakte Objektconfiguration oder als Menge unabhängiger Einzelobjekte in verschiedenen kortikalen Netzwerken über das gesamte Gehirn hinweg repräsentiert sind. Dazu wird untersucht, welche kortikalen Netzwerke die beiden beschriebenen Funktionen („parametrisch“ / „qualitativ“) durch ihre Aktivierungsmuster abbilden und inwieweit diese Regionen überlappen. Weiterhin wird untersucht, wie sich die Verteilung der beiden Aktivierungsmuster über die verschiedenen Leistungsgruppen unterscheidet. Somit können Schlüsse darüber gezogen werden, durch welche kortikalen Strukturen der Einsatz verschiedener Verarbeitungsstrategien („parallel“/„seriell“) wohlmöglich determiniert wird.

Um die Aktivierung innerhalb verschiedener kortikaler Netzwerke über das gesamte Gehirn in einer hohen räumlichen Auflösung quantifizieren zu können wird die Methode des BOLD-fMRI (blood oxygenation level dependent functional magnet resonance imaging) verwendet. Ziel ist es, Muster neuronaler Aktivierungen zu extrahieren, welche mit den unterschiedlichen Kongruenzstimuli (M0, M1, M2, M3, M4) assoziiert sind. Funktionen der Ähnlichkeit der Muster zueinander können nun verwendet werden, um die theoretischen Funktionen der Verhaltensmuster mit den extrahierten Aktivierungsmustern zu vergleichen. Sollte eine kortikale Region beispielsweise mit der „seriellen“ Zielobjektrepräsentation assoziiert sein, so erwarten wir eine graduelle Änderung der Aktivierungsmuster über die Kongruenzbedingungen hinweg (Abbildung 12a). Aktivierungsmuster ähnlicher Kongruenzbedingungen sollten dabei schwerer zu dissoziieren sein. Dahingegen führen weit auseinanderliegende Kongruenzbedingungen zu sehr unterschiedlichen Aktivierungsmustern. Diese Ähnlichkeit oder Differenzierungsmöglichkeit der Aktivierungsmuster untereinander kann also ebenso wie das dazugehörige Verhaltensmuster als eine parametrische Funktion der Kongruenzbedingung beschrieben werden. Die komplette Kongruenz (M4) sollte innerhalb von Regionen, welche ausschließlich die Gesamtheit der Zielobjekte repräsentieren, ein Aktivierungsmuster erzeugen, welches sich qualitativ von allen anderen Aktivierungsmustern, welche mit Inkongruenzen (M0, M1, M2, M3) assoziiert sind, stark unterscheidet (Abbildung 12b.2). Man würde in diesem Fall also eine qualitative Funktion der Ähnlichkeit der Aktivierungsmuster erwarten.

a)



b.1) Explorativer Ansatz



b.2) Zielregionenbasierter Ansatz

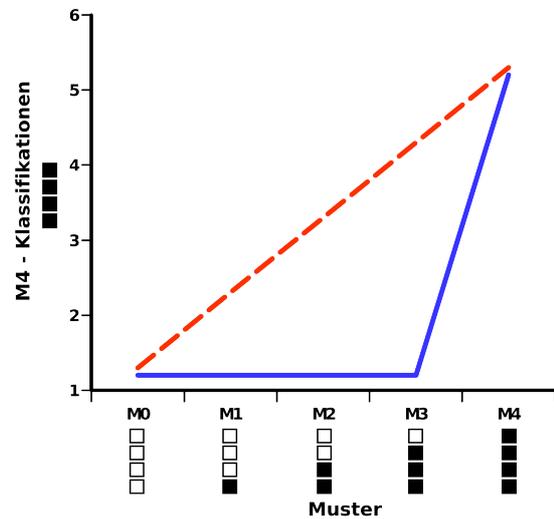


Abbildung 12 a) Zwei unterschiedliche Möglichkeiten der multivariaten Repräsentation der Ziel-Testobjektkongruenzen. Parametrische Repräsentation: zunehmende Kongruenz führt zu monotoner Variation der Aktivierungsmuster. Qualitative Repräsentation: Aktivierungsmuster für die komplette Kongruenz unterscheidet sich fundamental von Mustern für inkongruente Konfigurationen. **b)** ‚Parametrische‘ sowie ‚Qualitative‘ Repräsentation führt zu unterschiedlichen Annahmen über Klassifikationsleistungen. Eine parametrische Kodierung sollte zu schlechteren Dissoziationen zwischen Mustern ähnlicher Kongruenzbedingungen führen. Qualitative Repräsentationen sollten zu einer sehr guten Dissoziation zwischen kompletter Kongruenz und jeder anderen Test-Zielobjektkongruenz führen.

Die Ähnlichkeit von Aktivierungsmustern werden wir im Folgenden durch die Leistung von Klassifikatoren operationalisieren, zwischen Mustern, welche mit unterschiedlichen Kongruenzen assoziiert sind, zu unterscheiden. Dabei wird einerseits die Klassifizierung von Mustern innerhalb vorher definierter kortikaler Areale vorgenommen und deren Funktionen über die Kongruenzbedingungen hinweg mit den zwei beschriebenen Zusammenhängen verglichen („parametrisch“/“qualitativ“). Unabhängig davon wird zusätzlich der Zusammenhang beider postulierter Verhaltensfunktionen explorativ

mithilfe eines ‚Searchlight‘-Verfahrens mit Aktivitätsmusterfunktionen über den gesamten Kortex hinweg betrachtet.

7.1. Bildgebende Verfahren

Die Aktivierungsmuster innerhalb kortikaler Areale werden im Folgenden mithilfe von BOLD-fMRI-Messungen extrahiert. Diese Methode zielt im Allgemeinen darauf ab kognitive Prozesse, mit einer hohen räumlichen Genauigkeit, im Kortex zu lokalisieren. Im Gegensatz zu elektrophysiologischen Methoden können hierbei diese kognitiven Prozesse nicht direkt als Potentialänderungen und somit neuronale Aktivierung innerhalb dieser Regionen gemessen werden. Vielmehr nutzt die BOLD-fMRI Technik verschiedene biophysikalische Eigenschaften des Kortexgewebe um die Stärke der neuronalen Aktivierung durch die damit verknüpften Änderungen des vaskulären Systems sowie der Sauerstoffsättigung innerhalb dieser Region indirekt abzuschätzen.

Diese Methode soll im Folgenden etwas ausführlicher betrachtet werden, indem zuerst beschrieben wird, wie das Phänomen der magnetischen Resonanz von Protonen dazu genutzt wird, um im Allgemeinen Unterschiede in der molekularen Zusammensetzung von Geweben räumlich aufzulösen zu können. Anschließend wird geklärt, inwieweit Informationen über den Sauerstoffgehalt des Blutes (welche indirekt aus der neuronalen Aktivierung in der Region resultiert) dieses Signal der magnetischen Resonanz (MR) moduliert und dadurch für die entscheidenden BOLD-Messungen nutzbar gemacht werden können.

Ausgangspunkt für die ersten MR-Messungen im medizinischen Bereich Anfang der 1980er Jahre war die Entdeckung, dass Protonen in einem statischen Magnetfeld ein spezifisches elektromagnetisches Drehmoment (Spin) besitzen und dass die Energie eines elektromagnetischen Impulses mit derselben Frequenz von diesem Proton absorbiert wird und dessen quantenmechanischen Eigenschaften moduliert (Rabi, Zacharias et al. 1938). Das statische Magnetfeld, in dem sich das Proton befindet definiert dabei die Frequenz dessen Spin (Lamorfrequenz) sowie dessen parallele Ausrichtung zum Magnetfeld. Ein elektromagnetischer Impuls mit einer Lamorfrequenz, welche durch die Stärke des Anliegenden Feldes definiert ist, ist in der Lage dieses Proton energetisch anzuregen. Dabei kommt es mit der Dauer der Anregung zu einer zunehmenden Abweichung der parallelen Ausrichtung des Spin hin zu einer orthonormalen Ausrichtung relativ zur Magnetfeldrichtung. Solange verschiedene

Protonen durch den selben Hochfrequenzimpuls angeregt werden, weisen sie zudem identische Phasen ihrer Spins auf. Diese Phasensynchronizität ($T2^*$), sowie deren Abnahme nach Abschaltung des elektromagnetischen Impulses liefern hierbei die relevanten Informationen zur Messung des funktionellen MR-Signals. Nachdem Protonen durch den Hochfrequenzimpuls angeregt wurden, fallen sie wieder in ihren ursprünglichen Zustand zurück und geben dabei dieselbe Menge an Energie ab, die sie zuvor absorbiert haben. Dabei kann die Zeit gemessen werden, in dem die Spins von ihrer orthonormalen Drehbewegung in ihre ursprüngliche parallele Drehbewegung relativ zum statischen Magnetfeld übergehen. Die zeitliche Abnahme bzw. Zunahme der jeweiligen orthogonalen bzw. parallelen Anteile des Vektors, welcher die Ausrichtung des Spin beschreibt werden hierbei als Längsrelaxation ($T1$) bzw. Querrelaxation ($T2$) bezeichnet und sind vor allem ein Maß des relativen Anteils von Protonen (Wasserstoffatomen) in der gemessenen Probe. Die emittierte Energie während der Relaxation wird in gleicher Form (mit derselben Frequenz) abgegeben, mit der sie absorbiert wurde. Diese Frequenz sowie die Phase des abgestrahlten Signals können nun durch zusätzliche magnetische Gradientenfelder als Funktion des Raums moduliert werden. Das gesamte gemessene Signal kann somit in einzelne Komponenten aufgespalten werden, welche spezifischen Positionen im Raum zugeordnet werden können (Lauterbur 1973, Mansfield and Maudsley 1977). Die räumliche Auflösung in der Messung der verschiedenen MR-Signale ($T1$, $T2$, $T2^*$) wird also durch die Stärke der Gradienten entlang der einzelnen Dimensionen definiert. In der Regel wird pro Hochfrequenzimpuls das Signal entlang einer Richtung zeitgleich erfasst. Die Dauer einer Messung ist also vor allem von der angestrebten räumlichen Auflösung abhängig. Wie bereits angedeutet, bildet die Quantifizierung der Phasensynchronizitäten der Spins die Grundlage funktioneller Magnetresonanzmessungen in dem dieses Maß physiologische Prozesse, welche mit dem Zellmetabolismus im Zusammenhang stehen indirekt abbilden kann. Die Desynchronisierung der Spins nach Anregung durch einen Hochfrequenzimpuls ist im Allgemeinen von magnetischen Interaktionen zwischen den Spins der Protonen sowie von weiteren Feldinhomogenitäten abhängig. Diese wird von para- sowie ferromagnetischen Komponenten des Gewebes gestört, wodurch wiederum die Phasensynchronisation schneller abnimmt. In BOLD-fMRI-Messungen macht man sich diese Sensitivität des MR-Signals gegenüber Feldinhomogenitäten zunutze: Sauerstoffarmes und sauerstoffreiches Blut haben unterschiedliche magnetische Eigenschaften und deren abgestrahltes MR-Signal kann somit voneinander

unterschieden werden (Pauling and Coryell 1936, Thulborn, Waterton et al. 1982, Ogawa, Lee et al. 1990). Nutzbar für die räumliche Lokalisierung von neuronaler Aktivierung wird diese Information des Sauerstoffgehalts des Blutes durch eine relativ hohe zeitliche und räumliche Korrespondenz von der Änderung des relativen Blutsauerstoffgehalt und neuronal aktiven Regionen. So konnte gezeigt werden, dass ein erhöhter Metabolismus von Neuronen unmittelbar zu einem erhöhten angrenzenden arteriellen Blutfluss führt (Ngai, Ko et al. 1988). Dabei zeigt sich in einem Bereich von etwa 2-3mm um stimulierte Neurone ein verstärkter Blutfluss (Iadecola, Yang et al. 1997). Diese räumliche Spezifität ist auch durch eine extrem hohe Dichte von Kapillaren, welche die Kortexoberfläche penetrieren (<50micrometer), gegeben (Nonaka, Akima et al. 2002). Der Glukose- sowie Sauerstoffkonsum von Neuronen wird zudem zum Großteil (75%) für den Aufbau und der Aufrechterhaltung des Membranpotentials und somit der Möglichkeit neuronaler Exzitation aufgewendet (Attwell and Laughlin 2001). Das indirekte Maß der Stärke des MR-BOLD-Signals ist also recht gut mit der zugrundeliegenden neuronalen Aktivierung korreliert und zeitlich sowie räumlich recht spezifisch. Direkte Vergleiche zwischen BOLD-Signal und zeitgleich gemessenen lokalen Feldpotentialen zeigten eine hohe Korrelation (Logothetis, Pauls et al. 2001). Zudem weisen funktionelle Karten des sensomotorischen Kortex welche durch BOLD-Messungen und lokalen Feldpotentialen gemessen wurden eine hohe Übereinstimmung auf (Disbrow, Slutsky et al. 2000).

Obwohl ein hoher zeitlicher Zusammenhang zwischen der regionalen neuronalen Aktivität und der Änderung des Sauerstoffgehalts des Blutes besteht, weisen funktionelle MR-Messungen eine schlechte (im Sekundenbereich) zeitliche Auflösung auf. Dieser für kognitive Experimente stark limitierende Faktor ergibt sich zum einen aus technischen Eigenschaften von MR-Messungen, welche die Aufnahme von BOLD-Verteilungen über das ganze Gehirn hinweg nur im Sekundenbereich erlaubt. Weiterhin ergibt sich die geringe zeitliche Auflösung des fMRI-Signals zusätzlich aus den physiologischen Eigenschaften der Blutsauerstoffgehaltänderung über die Zeit. Die sogenannte hämodynamische Antwort (HDR), welche durch eine verstärkte Aktivierung von Neuronen ausgelöst wird baut sich in einem Zeitbereich von mehreren Sekunden auf und erreicht ihre maximale Amplitude nach ca. 5-10 Sekunden. Bis zur Rückkehr des Blutsauerstoffgehaltes auf ein Vergleichsniveau, bezogen auf einen Zeitbereich vor dem evozierenden Ereignis, kann es bis zu 30 Sekunden dauern. Diese zeitliche Schwerfälligkeit des BOLD-Signals (Bandettini and Cox 2000) macht es schwierig die

einzelnen HDRs zu identifizieren, welche durch spezifische neuronale Prozesse (und damit kognitive Ereignisse) ausgelöst wurden. Die Differenzierung und damit die Zuordnung verschiedener Komponenten der neuronalen Antwort zu spezifischen Ereignissen wird durch eine ungefähre Linearität der hämodynamischen Antworten ermöglicht. Dabei führt eine stärkere oder auch längere neuronale Aktivierung zu einer größeren HDR. Zudem verhalten sich einzelne HDRs distinkter sequentieller neuronaler Ereignisse in der Regel additiv (Boynton, Engel et al. 1996, Dale and Buckner 1997) zueinander. Durch dieses, relativ gut zu beschreibende, Verhalten der HDR lassen sich auch Antworten von kurz aufeinanderfolgenden (ca. 2-5sec) neuronalen Prozessen voneinander isolieren.

Ziel funktioneller MR-Messungen ist es letztlich, kognitive Funktionen im Gehirn zu lokalisieren. Dafür wird in der Regel der Zeitverlauf der BOLD innerhalb jeder einzelnen Raumeinheit (Voxel) betrachtet. Hierzu werden hämodynamische Zeitverläufe modelliert, welche durch verschiedene neuronale Prozesse ausgelöst wurden. Über diese neuronalen Prozesse wird wiederum angenommen, dass sie im Zusammenhang mit verschiedenen kognitiven Prozessen stehen. Ausgehend von der zu untersuchenden Fragestellung über diese kognitiven Prozesse kann also ein Paradigma erzeugt werden, welches diese Prozesse zeitlich definiert evoziert. Über dieses spezifische Paradigma können verschiedene Zeitverläufe der BOLD postuliert werden, welche von diesem Paradigma in verschiedenen Regionen des Gehirns ausgelöst werden, und welche Unterschiedliche kognitive Aspekte dieses Paradigmas abbilden. Die Zusammenhänge dieser modellierten Zeitverläufe werden dann mit dem tatsächlichen Zeitverlauf innerhalb eines Voxels quantifiziert. Somit wird das Ausmaß ermittelt, in dem innerhalb dieses Voxels ein spezifischer Aspekt eines kognitiven Prozesses verarbeitet wird.

Dieser klassische Ansatz des ‚statistical parametric mapping‘ (Friston, Holmes et al. 1995) erlaubt also die Korrelation einer kognitiven Funktion mit den BOLD-Zeitverläufen einzelner Voxel und somit Aussagen darüber, *wo* im Gehirn verschiedene Funktionen und Informationen repräsentiert sind.

Darüber hinaus erlauben multivariate Methoden Aussagen über die Art und Weise, *wie* diese Informationen zu einem bestimmten Zeitpunkt in einer Menge von Voxeln als Aktivierungsmuster repräsentiert sind. Die zeitgleiche Betrachtung von mehreren Voxeln erlaubt es, kognitive Funktionen und Informationen, welche nicht nur mit der Aktivierung eines Voxels korreliert sind, mit komplexen ‚brain states‘ zu assoziieren.

Weiterhin sind multivariate Verfahren im Vergleich zur Betrachtung einzelner Voxel nicht von den vorher beschriebenen Modellierungen zu erwartender Zeitverläufe abhängig. In einem völlig annahmefreien Verfahren („independent component analysis“ - ICA) können aus einem fMRT-Datensatz voneinander unabhängige Komponenten extrahiert werden, welche spezifische Kovarianzstrukturen zwischen den Zeitverläufen verschiedener Voxel beschreiben. Voxel, dessen Aktivierungen durch dieselben spezifischen kognitiven Prozesse zeitlich kontingent moduliert werden, können also durch diese Verfahren identifiziert werden (McKeown, Makeig et al. 1998, Calhoun, Adali et al. 2001, Beckmann and Smith 2004). Dabei werden Komponenten in diesem komplett explorativen Verfahren (ICA) anhand der Menge an Kovarianz, welche zwischen den Zeitverläufen der Voxel besteht, extrahiert. Deren Verknüpfung mit Variationen vorhandener kognitiver Prozesse, welche durch das Paradigma induziert wurden, muss später manuell vorgenommen werden. Dieses Verfahren transformiert den Datenraum, dessen einzelne Punkte jeweilige Aktivierungsmuster zu einem Zeitpunkt darstellen und welcher durch die einzelnen Voxel aufgespannt wird, in einen Raum, dessen kardinale Dimensionen die Komponenten darstellen. Ein spezifisches Aktivierungsmuster welches mit einer spezifischen kognitiven Funktion assoziiert ist, wird durch die Stärke in einer dieser Dimensionen indiziert. Die Aktivierung dieses Musters variiert zwischen den Zeitpunkten und damit auch dessen Wert auf der entsprechenden Komponentendimension. Zwei Aktivierungsmuster können also den gleichen kognitiven Prozess mit jeweils unterschiedlicher Stärke indizieren oder aber zwei unterschiedliche zugrundeliegende Prozesse, wenn diese mit jeweils unterschiedlichen Komponenten korreliert sind.

Im Unterschied zu rein explorativen Verfahren ermöglichen Musterklassifikationsverfahren die Assoziation zwischen Aktivierungsmustern und spezifischen kognitiven Funktionen. Um zu überprüfen, ob ein bestimmter Prozess innerhalb einer spezifischen Region repräsentiert ist wird nun ermittelt, wie gut zwischen den Aktivierungsmustern der Voxel dieser Region unterschieden werden kann, welche von unterschiedlichen Ausprägungen des zu untersuchenden Prozesses (Klassen/ Kategorien) evoziert werden. Musterklassifikationsverfahren beschreiten somit einen umgekehrten Weg der standard univariaten Verfahren. Während das allgemeine lineare Modell versucht den Zeitverlauf einer Aktivierung als Linearkombination modellierter kognitiver Prozesse zu betrachten, beschreibt ein Klassifikator einen kognitiven Zustand (Kategorie) als Funktion der Muster der

Aktivierung (Norman, Polyn et al. 2006, Pereira, Mitchell et al. 2009). Sobald eine Funktion zwischen Aktivierungsmuster und damit assoziiertem kognitiven Status etabliert wurde, können weitere gemessene Muster zu bestimmten Zeitpunkten unmittelbar mit kognitiven Zuständen sowie aktuellem Verhalten verknüpft werden (Haynes and Rees 2005, Polyn, Natu et al. 2005).

Sobald eine bestimmte Region unterschiedliche Ausprägungen einer kognitiven Funktion repräsentieren kann, sollte eine Klassifikationsfunktion existieren, welche zwischen Aktivierungsmustern, welche mit dieser Ausprägung assoziiert sind, und alternativen Mustern, unterscheidet. Übertragen auf den Datenraum bedeutet das, dass einzelne Datenpunkte (Aktivierungsmuster) einer Kategorie möglichst nah beieinander sowie möglichst weit entfernt von alternativen Mustern liegen. In einer der ersten Musterklassifikationsstudien bezogen auf fMRT-Daten wurde dieses Konzept genutzt, um Aktivierungsmuster, welche mit der Wahrnehmung unterschiedlicher visueller Objektkategorien assoziiert waren, zu unterscheiden (Haxby, Gobbini et al. 2001). Dabei wurden Aktivierungen der Voxel im ventralen okzipitalen Kortex aufgezeichnet, während die Probanden Objekte der unterschiedlichen Objektkategorien betrachteten. Aktivierungsmuster assoziiert mit Objekten innerhalb derselben Kategorie zeigten dabei sehr viel höhere Korrelationen als Objekte zwischen verschiedenen Kategorien (Spiridon and Kanwisher 2002, Carlson, Schrater et al. 2003, Cox and Savoy 2003).

An diese Stelle ist es essentiell zu erwähnen, dass nicht nur qualitative Funktionsunterschiede durch diskrete Kategoriengrenzen ermittelt werden können. Abhängig von der verwendeten Klassifizierungsmethode können zum Einen mehr als nur zwei Kategorien durch die Klassifikationsfunktion beschrieben werden. Zum Anderen lassen sich auch Abstände zwischen Aktivierungsmuster innerhalb einer Kategorie quantifizieren. In einer ICA gibt die Ladung einer Komponente während eines bestimmten Zeitpunktes an, in welcher Stärke das Muster exprimiert wird, welches mit dieser Komponente und damit mit einer bestimmten kognitiven Funktion zu diesem Zeitpunkt assoziiert ist. Ebenso können Klassifikationsfunktionen Informationen darüber beinhalten, wie weit verschiedene Muster von anderen prototypischen Mustern oder einer Kategoriengrenze entfernt sind. Klassifikationsleistungen für verschiedene Ausprägungen derselben kognitiven Funktion können sich also auch parametrisch ändern (Edelman, Grill-Spector et al. 1998, O'Toole, Jiang et al. 2005). Bei dieser sogenannten, 'multidimensionale Skalierung' geht man davon aus, dass quantitative Unterschiede derselben kognitiven Funktion zu einer linearen Änderung des

Aktivierungsmusters im multidimensionalen Datenraum führt. Wie in der Einleitung zu diesem Versuch ausgeführt, ist das eine zentrale Annahme, um den Prozess der seriellen Aufrechterhaltung über die Kongruenzbedingungen hinweg innerhalb der jeweils assoziierten Aktivierungsmuster identifizieren zu können. Es wird hier also von einer kognitiven Funktion ausgegangen, welche sich in ihrer Ausprägung parametrisch ändert und damit auch in den Ähnlichkeit der assoziierten Aktivierungsmuster. Davon qualitativ unabhängig wird ein Prozess der Aufrechterhaltung der Zielobjektconfiguration als Objektrepräsentation postuliert, welcher Aktivierungsmuster exprimieren sollte, welche sich von allen Inkongruenzmustern stark unterscheiden sollte (Abbildung 12a).

7.2. Methoden

An diesem Versuch nahmen 16 Probanden teil. Diese waren im Mittel 25.4 Jahre alt mit einer Standardabweichung von 3.1 Jahren. Fünf der Probanden haben bereits an einer Version des Experimentes teilgenommen, in der während des Versuches elektrophysiologische Daten aufgezeichnet wurden. Diese Probanden sind also bereits mit der Aufgabenstellung vertraut. Alle Teilnehmer sind zusätzlich erfahrene fMRT-Probanden.

7.2.1. Aufgabe und visuelle Stimulation

Die Stimulation sowie die Aufgabenstellung für die Probanden waren im Prinzip identisch mit denen des ersten Experimentes. Um die neuronalen Korrelate der unterschiedlichen Verhaltensmuster, welche im ersten Experiment beobachtet wurden, zu identifizieren wurde das Design dieses ersten Experimentes übernommen, sowie vereinzelte Stimulusparameter für die optimale Evozierung hämodynamischer Antworten angepasst. Dabei wurde die Sequenz der Präsentation der Durchgänge sowie der zeitliche Abstand zwischen den Durchgängen dahingehend optimiert, dass eine bestmögliche Differenzierung zwischen den BOLD-Signalen, welche von Durchgängen unterschiedlicher Bedingungen erzeugt wurden, differenziert werden kann (Hinrichs, 2000).

Es wird also versucht, die prädizierten Prozesse der Aufrechterhaltung der Zielobjektconfiguration sowie der seriellen Aufrechterhaltung der Einzelobjekte, welche

zuvor bereits beobachtet wurden innerhalb dieser MR-Umgebung zu replizieren, um die Funktionen, welche diese Prozesse beschreiben, mit Unterschieden in den Aktivierungsmustern verschiedener Areale korrelieren zu können.

Das visuelle Paradigma wurde den Probanden über einen Projektor auf einem Schirm im MR-Raum präsentiert, welcher von der liegenden Position innerhalb des MR-Scanners aus über einen an der Kopfspule, im 45°-Winkel zur Feldrichtung, montierten Spiegel eingesehen werden konnte. Dieser Spiegel ermöglichte ein nutzbares Sichtfenster von 30.8°x24.8° auf dem Projektionsschirm. Die Aufgabe der Probanden bestand nun auch in diesem Versuch darin, vier aus acht Vierecken (0.6°x0.6°), welche sich zufällig durch das visuelle Feld mit einer Geschwindigkeit von 4.3°/s bewegten, zu verfolgen. Nachdem die Bewegung stoppte, sollten die Versuchspersonen angeben, ob eine Menge aus vier markierten Testobjekten mit den vier zuvor verfolgten Zielobjekten komplett übereinstimmen (M4) oder nicht (M0, M1, M2, M3). Am Anfang jedes Durchganges waren alle acht identischen Objekte zufällig über das visuelle Feld (14.4°x14.4°) verteilt. Vier Objekte wurden durch zweimaliges Aufblinken innerhalb von 1 Sekunde als Zielobjekte markiert. Danach begannen sich alle acht visuell identischen Objekte für 3 Sekunden durch das visuelle Feld zu bewegen. Zur Berechnung der Bewegungspfade wurde die zuvor bereits beschriebene Methode angewandt, wobei kein Pfad innerhalb des Experimentes mehrmals verwendet wurde. Wie im ersten Experiment endeten die Bewegungspfade aller Objekte in jedem Durchgang in exakt derselben räumlichen Konfiguration, wobei immer die Objekte an den selben vier Positionen als Testobjekte markiert wurden. Dieses visuell identische Teststimulusfeld variierte nicht in seinen physikalischen Eigenschaften sondern ausschließlich in der Kongruenz der einzelnen Testobjekte mit den vorher zu verfolgenden Zielobjekten. Hierbei konnten Testobjektmenge und Zielobjekte komplett (M4), teilweise (M3, M2, M1) oder gar nicht (M0) übereinstimmen. Neben den fünf Kongruenzbedingungen wurde in diesem Experiment eine zusätzliche Bedingung eingeführt, um die neuronalen Korrelate der reinen motorischen Antwort auf das Teststimulusset zu isolieren. Dazu wurden in den jeweiligen Durchgängen innerhalb des Teststimulusets (nach der Bewegung) keine der Zielobjekte als Testobjekte markiert („Catch“-Bedingung). Die Probanden waren angewiesen in diesen Durchgängen, in denen keine Testobjekte aufleuchteten auch keine Antwort durch Fingerdruck zu geben. Das Teststimulusfeld wurde in allen Durchgängen für exakt 1 Sekunde lang angezeigt. Im Anschluss wurde nur das weiße

Fixationskreuz ($0.5^\circ \times 0.5^\circ$) für eine variable Zeitspanne von 1 bis 7 Sekunden präsentiert, bis der nächste Durchgang begann.

Zusätzlich zu der Verfolgungsaufgabe wurden sechs der Probanden in einem weiteren Block verschiedene Serien von statischen Bildmaterialien präsentiert. Hierbei werden alternierend Objekte sowie modifizierte Versionen dieser Objekte, welche die basalen sensorischen Eigenschaften, jedoch nicht die semantische Bedeutung der jeweiligen Originale besitzen, präsentiert. Regionen, welche spezifisch höhere Aktivierungen für die Präsentation der intakten Bildobjekte relativ zu den modifizierten Objekten zeigen, sind demnach sensitiv für die Verarbeitung von Objektinformationen (Malach, Reppas et al. 1995, Grill-Spector, Kushnir et al. 1998). Dazu gehören auch der laterale okzipitale Kortex (Kourtzi and Kanwisher 2000, Kourtzi, Tolias et al. 2003, Peuskens, Claeys et al. 2004) sowie der fusiforme Gyrus (Kriegeskorte, Sorger et al. 2003, Cant and Goodale 2007, Jiang, Boehler et al. 2008), deren Relevanz in der Verarbeitung der Repräsentation der Zielobjektconfiguration als einheitliches Objekt bereits in den vorhergehenden elektrophysiologischen Studien herausgestellt wurde. Dieser Block wurde zusätzlich zur Verfolgungsaufgabe gemessen, um diese, für die Verfolgungsaufgabe relevanten, objektsensitive Areale zu lokalisieren und deren Aktivierungsmuster während der Verfolgungsaufgabe zu analysieren. Als Bildmaterial wurden Bilder der ‚Amsterdam Library of Images‘ (ALOI) in einer Größe von $9.2^\circ \times 6.9^\circ$ Sehwinkel verwendet. Es wurden nacheinander Serien einer bestimmten Bildkategorie von je 20 Bildern innerhalb von 16 Sekunden präsentiert. Vier verschiedene Serien von Kategorien wurden insgesamt vier mal in pseudorandomisierter Folge präsentiert. Innerhalb einer Serie wurden dabei alle 20 Bilder in einer von vier Variationen (Kategorien) gezeigt. Dazu gehörte (1) ein Grauwertebild des Objektes, (2) eine in 12×12 Pixel segmentierte und zufällig wieder angeordnete Version dieses Grauwertebildes, (3) eine Strichlinienversion des Objektes sowie (4) eine segmentierte und zufällig wieder angeordnete Version des Strichlinienbildes.

7.2.2. Durchführung

Vor der Durchführung des Experimentes im Scanner wurden den Probanden der Verlauf, sowie die Aufgabenstellung der Trackingaufgabe ausführlich erläutert. Jeder Proband führte 10 Übungsdurchgänge aus, um sich mit der Stimulation sowie der Aufgabe bekannt zu machen. Alle Versuchspersonen wurden instruiert so schnell und

korrekt wie möglich auf das Teststimulusfeld zu reagieren. Dabei sollte eine komplette Kongruenz mit einem Tastendruck des Zeigefingers und jede Inkongruenz (M3, M2, M1, M0) mit einem Tastendruck des Mittelfingers angezeigt werden. Ausdrücklich wurde darauf hingewiesen, dass während des gesamten Experimentes das Kreuz in der Mitte des Schirmes fixiert werden sollte. Zur Kontrolle der Augenbewegungen während des Experimentes wurde mithilfe einer Kamera die Stärke der Auslenkungen der rechten Pupille ständig überwacht. Um diese Auslenkungen korrekt quantifizieren zu können, wurde die Augenkamera, nachdem die Probanden im Scanner platziert wurden kalibriert. Dazu sollten die Versuchspersonen ihren Blick auf einen kleinen Punkt auf dem Schirm lenken, welcher sich um 2.4° , 4.8° sowie 7.2° vom Fixationskreuz nach oben/unten sowie links/rechts bewegen konnte.

Der erste Experimentalblock stellte der Lokalisationsblock für objektsensitive Areale dar, in dem die Zeitreihen der BOLD-Signale für 4 Minuten und 20 Sekunden (130 Volumen) aufgezeichnet wurden, während die verschiedenen Bildserien visuell präsentiert wurden. Die Probanden waren dazu angehalten die Mitte des Bildschirms zu fixieren. Um sicherzustellen, dass den Bildserien während deren Präsentation ein gleichbleibendes Maß an Verarbeitungsressourcen zuteil wird, sollten die Probanden determinieren, ob ein identisches Bild in Folge präsentiert wurde und dieses Ereignis mit einem Tastendruck anzuzeigen. Solch ein Zielereignis fand in jeder Bildserie exakt zweimal statt und unterschied sich damit nicht über die Bildkategorien hinweg.

Anschließend führten die Probanden die Verfolgungsaufgabe über 8 weitere Blöcke hinweg, welche jeweils 8 Minuten dauerten (240 Volumen) aus. Über das gesamte Experiment hinweg wurden jeweils 80 Durchgänge pro Kongruenzbedingung sowie 70 Durchgänge der ‚catch‘-Bedingung präsentiert. Insgesamt stehen also 470 einzelne Durchgänge für die Auswertung zur Verfügung.

7.2.3. Auswertung der Verhaltensdaten

Unterschiede in den Reaktionszeiten sowie Fehlerraten des Antwortverhaltens der Probanden auf die unterschiedlichen Kongruenzbedingungen wurden mithilfe fünfstufiger Varianzanalysen für Messwiederholungen ermittelt. Dieses Experiment zielt auch darauf ab, Variationen in den Funktionen von Aktivierungsmustern verschiedener Regionen über Probanden mit unterschiedlicher Reaktionsleistung zu ermitteln. Wie schon im ersten Experiment, führen wir daher den zusätzlichen Faktor ‚Gruppe‘ ein,

welcher die Probanden in zwei Leistungsgruppen (LP, HP) einteilt, anhand der Unterschiede in den individuellen Fehlerraten zwischen M4 und M0. Auch in den vorliegenden Daten zeigt sich eine hohe Variabilität der Fehlerraten auf die komplette Kongruenz (M4) im Vergleich zu den inkongruenten Bedingungen über die Versuchspersonen hinweg. Der Faktor ‚Gruppe‘ wird daher in alle weiteren Analysen mit einbezogen.

7.2.4. Analyse der funktionellen Daten

7.2.4.1. Aufzeichnung der MR-Signale

Die MR-Volumen wurden mit einem 3T Siemens Trio Scanner aufgezeichnet. Vor dem Start der experimentellen Blöcke wurde für jede Versuchsperson ein hochaufgelöstes strukturelles MPRAGE-Bild gemessen (1.0x1.0x1.0mm, TR = 2500ms, 0°, FOV = 256mm). Die funktionellen Volumenbilder wurden mithilfe einer echo-planar Pulssequenz über 32 axiale Schichten in Abständen von 2 Sekunden aufgezeichnet (2.5x2.5x2.5mm, TR = 2000ms, TE = 30ms, 90°, FOV = 256mm).

7.2.4.2. Vorverarbeitung

Die funktionellen Bilder wurden nach deren Aufzeichnung zunächst mithilfe der MATLAB Softwaretoolbox SPM8 vorverarbeitet (Wellcome Department of Cognitive Neurology, University College London, UK). Als erstes wurden die einzelnen Volumen für Effekte der Zeitdifferenzen der Schichtaufzeichnungen korrigiert. Zeitunterschiede in den Aufnahmen einzelner Schichten ergeben sich daraus, dass ein Volumen sukzessive Schicht für Schicht durch Änderung des parallel zum Hauptmagnetfeld verlaufenden Gradienten über die Zeitspanne der TR hinweg aufgezeichnet wird. Die kontinuierliche Änderung des BOLD-Signales führt nun dazu, dass die Stärke der MR-Signale in Abhängigkeit des Aufnahmezeitpunktes der jeweiligen Schicht relativ zum Start der Aufnahme des Volumens abhängen. Die spätere Analyse der funktionellen Zeitreihen geht jedoch davon aus, dass die MR-Signale über alle Voxel eines Volumens hinweg zu exakt demselben Zeitpunkt aufgenommen wurden. Die Korrektur für die Schichtführung projiziert daher den Verlauf der Signalstärke der Voxel aller Schichten in

einem Volumen auf einen einzelnen Zeitpunkt (in der Regel die Mitte der Volumenmessung = $TR/2$).

Nach der Korrektur für die Schichtführung, wurden die Bewegungsparameter über den Verlauf aller Blöcke extrahiert. Dabei wird das Ausmaß der Translation (3 Parameter) sowie der Rotation (3 Parameter) des Kopfes zum Zeitpunkt jeder Volumenaufnahme geschätzt. Als Ergebnis erhält man den Zeitverlauf von 6 Parametern, welche die Verschiebung, sowie die Drehung des Kopfes über das gesamte Experiment hinweg, relativ zur ersten Aufnahme beschreiben. Diese wurden wiederum genutzt, um alle Volumen so zu orientieren, dass die Kopfpositionen sowie Kopfstellungen aller Volumen gegenüber der ersten Aufnahme ausgerichtet sind. Das hochaufgelöste MPRAGE-Bild wurde genutzt, um Projektionsparameter auf ein standard MNI-Gehirn zu extrahieren. Diese Parameter wurden genutzt, um die funktionellen Bilder zu normalisieren und somit interindividuelle varianzanalytische Methoden innerhalb eines standardisierten Raums anwenden zu können. Abschließend wurden die normalisierten funktionellen Bilder im Raum mit einem Filter von 8mm (FWHM) geglättet.

7.2.4.3. SPM

Anhand des ersten Experimentalblocks wurden mithilfe eines allgemeinen linearen Modells (ALM) Regionen ermittelt, welche selektiv auf die visuelle Präsentation von Objekten reagieren. Hierzu wurden die Zeitverläufe der Präsentationen der vier verschiedenen Objektkategorien mit einem prototypischen Modell einer hämodynamischen Antwort verfaltet. Diese so konstruierten vier Regressoren modellieren idealisierte BOLD-Zeitreihen. Zusammen mit den Verläufen der 6 extrahierten Bewegungsparameter wurden Gewichte für diese 10 unabhängigen Zeitverläufe innerhalb jedes Voxels auf die Weise geschätzt, dass der gesamte modellierte Zeitverlauf maximale Varianz des tatsächlich gemessenen Zeitverlaufs innerhalb dieses Voxels erklärt. Die so ermittelte Stärke des Gewichtes eines Parameters gibt somit den Einfluss der damit assoziierten präsentierten Objektkategorie auf das evozierte BOLD-Signal innerhalb dieses Voxels an. Die statistische Signifikanz dieser Gewichte wurde über einen t-Test über die 6 Probanden, welche diesen Lokalisationsblock durchführten, bestimmt. Objektsensitive Areale wurden dabei als zusammenhängende Gruppe von Voxeln definiert, welche eine höhere Aktivierung

während der Präsentation intakter Objektbilder im Vergleich zu segmentierten und zufällig zusammengefügt Objektbildern aufwiesen (Kategorie ((1)+(3))-((2)+(4))).

Ein allgemeines lineares Modell wurde zudem für die 8 Blöcke der Trackingaufgabe berechnet, um zu ermitteln, welche Regionen während der Verfolgungsaufgabe generell die höchsten Aktivierungen zeigen. Diese Bereiche wurden als Zielregionen definiert, deren Aktivierungsmuster später mithilfe von Musterklassifikationsverfahren analysiert wurden. Für die 8 Trackingblöcke wurden die Präsentationsverläufe der 6 unterschiedlichen Testfeldstimuli (5 Kongruenzbedingungen + ‚Catch‘) als Regressoren

Tabelle 1 MNI-Koordinaten. Zielregionen wurden anhand von ALM-Kontrasten definiert

Region	Links			Rechts		
	X	Y	Z	X	Y	Z
Bewegung						
MT	-48	-72	-2	46	74	2
V3a	-26	-92	18	26	-88	18
VO	-14	-86	-14	14	-86	-12
‚Catch‘						
FEF	-24	-8	58	22	-6	62
DLPFC	-42	10	46	42	10	28
aINS	-30	22	0	34	18	0
INS	-32	-12	8	26	-10	4
IPS	-22	-54	62	20	-56	60
Cuneus				2	-80	18
M0-Catch						
MOT	-42	-22	62			
M3-M0						
ACC				2	32	36
‚Localizer‘						
LO	-42	-76	-6	40	-76	-10

modelliert. Zusätzlich wurden die Markierung der Zielobjekte sowie der Verlauf der Objektbewegungen, unabhängig von der Kongruenzbedingung, jeweils mit einem Regressor abgebildet. Die Verläufe der Regressoren wurden anschließend mit der Funktion einer hämodynamischen Antwort verfaltet. Daraus ergab sich das Gesamtmodell aus 8 Regressoren pro Block zuzüglich der 6 aus der Vorverarbeitung extrahierten Bewegungsparameter. Für dieses ALM wurden schließlich die

Gewichte der Regressoren ermittelt, welche den BOLD-Verlauf jedes einzelnen Voxels optimal abbilden. Die Stärke der Gewichte innerhalb aller Voxel wurde anhand einer Gruppenanalyse über alle 16 Probanden ermittelt. Es ist bei den folgenden Zielregionen zu beachten, dass diese zum größten Teil anhand von Aktivierungen definiert wurden, welche sich nicht aus den Regressoren für die einzelnen Kongruenzbedingungen ergeben. In nachfolgenden Musterklassifikationsverfahren werden Unterschiede in den Aktivierungsmustern analysiert, welche von den verschiedenen Kongruenz-Testfeldstimuli evoziert wurden. Ziel des vorliegenden ALMs war es daher Zielregion für die Analyse zu definieren, welche sich aus, von den Kongruenzbedingungen unabhängigen, Aktivierungen ergeben. Dabei wurden Bereiche stärkster Aktivierungen

während der Präsentation der Zielobjekte, während der Bewegungsphase sowie innerhalb der ‚catch‘-Bedingung als Zielregionen definiert. Dieses Vorgehen wird durch eine im Allgemeinen besseren Klassifizierungsleistung von Mustern innerhalb unabhängig definierter Regionen mit höchsten Voxelaktivierungen begründet (Mitchell, Hutchinson et al. 2004). Als Zielregionen, welche während des ‚catch‘-Testfeldes am Stärksten aktiv waren, wurden im besonderen frontale Kontrollstrukturen wie das frontale Augenfeld (FEF), der dorsolaterale Präfrontalkortex (DLPFC) sowie die Insel (aINS, INS) identifiziert (Tabelle 1). Zusätzlich zeigten die Gewichte für die ‚catch‘-Durchgänge hohe Aktivierungen im parietalen Sulkus (IPS) sowie dem medialen Cuneus (CUN) an. Während der Bewegungsphase ließen sich zum großen Teil extrastriäre visuelle Regionen wie der bewegungssensitive mediotemporale Cortex (MT), V3a sowie ventral okzipitale (VO) Regionen identifizieren. Der ‚catch‘-Testfeldstimulus wurde in diesem Experiment eingeführt um neuronale Signale, welche ausschließlich mit der motorischen Antwort verknüpft sind, von denen anderer Testfeldstimuli abzugrenzen. So wurde als zusätzliche Zielregion der motorische Kortex (MOT) als Aktivitätskontrast zwischen M0 minus ‚Catch‘ -Testfeldstimuli identifiziert. Zusätzlich wurde noch der anteriore cinguläre Kortex als Region definiert, da dieser höhere Aktivitäten während der M3-Bedingung im Vergleich zur M0-Bedingung aufwies. Somit wurden ausschließlich MOT sowie ACC anhand von BOLD-Signalen identifiziert, deren Muster im Nachfolgenden auch zur Klassifikation verschiedener Kongruenzbedingungen verwendet wurden. Alle anderen Regionen wurden durch Signale bestimmt, welche in den Klassifikationsanalysen nicht benutzt wurden.

7.2.4.4. Musterklassifikationsanalysen

Die primäre Analyse der funktionellen Daten fokussiert sich auf die Bestimmung funktioneller Zusammenhänge zwischen Aktivierungsmustern und den verschiedenen Kongruenzstimuli durch die sie evoziert werden. In der Einleitung wurden zwei verschiedene Zusammenhänge dargelegt, welche zusätzlich das Verhalten der Probanden teilweise determinieren sollte. Sollte die Kongruenz zwischen Ziel- und Testobjekten parametrisch repräsentiert sein, sollte eine Variation der Kongruenz über den gesamten Wertebereich (M0 bis M4) auch zu einer parametrischen Änderung der assoziierten Aktivierungsmuster führen.

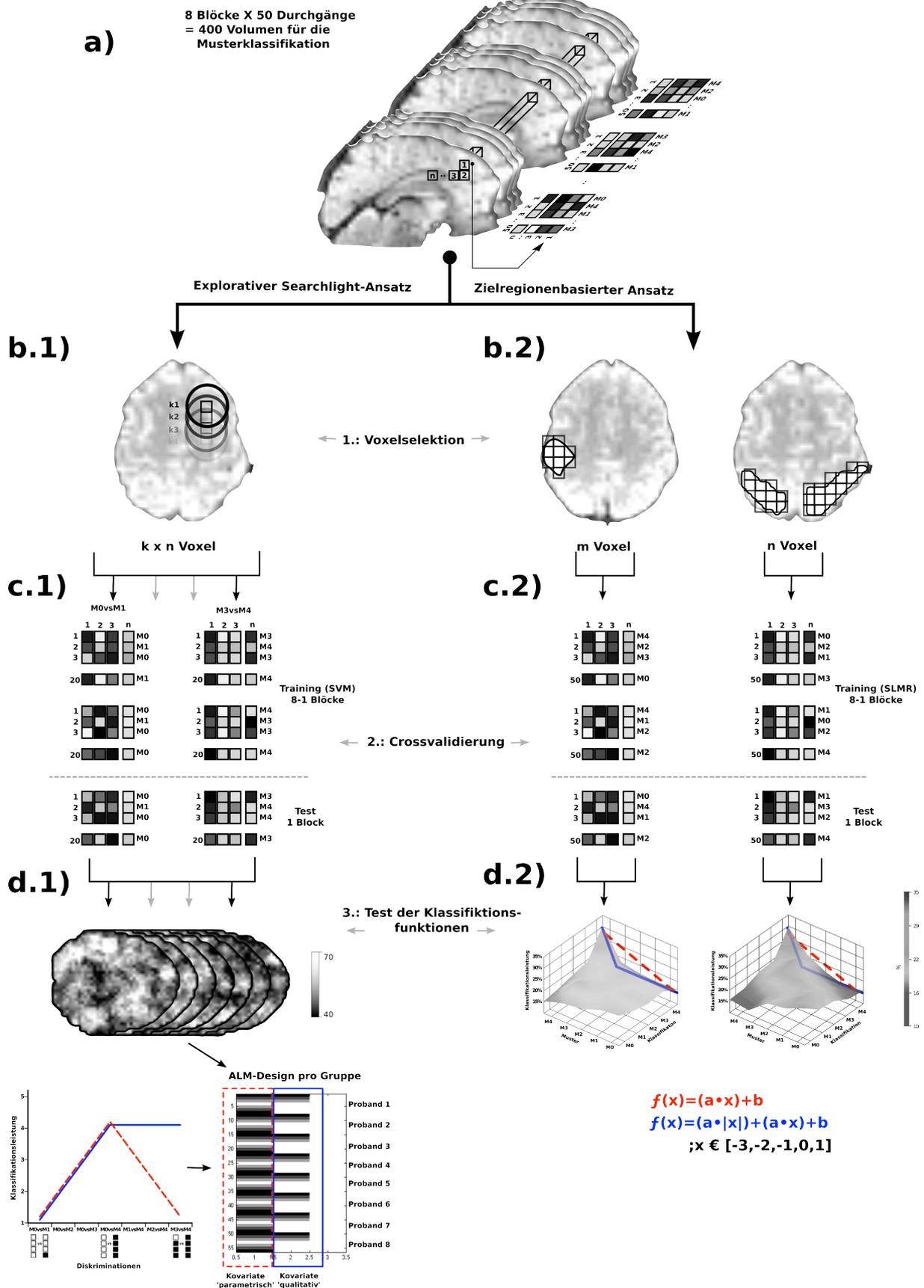


Abbildung 13 Musterklassifikationspipeline **a)** Die Aktivierungsmuster aus insgesamt 400 Teststimulusfeldern werden für die Analyse verwendet. **b)** Zwei unterschiedliche Möglichkeiten der Voxelselektion: 1. Searchlightanalyse – Klassifikationsleistungen werden über den gesamten Kortex hinweg betrachtet. 2. Zielregionen – Muster werden aus vorher definierter Regionen extrahiert. **c)** 1. Für die Searchlightanalyse werden die Aktivierungsmuster jeweils zwei verschiedener Bedingungen dissoziiert. 2. Für den Zielregionen-basierten Ansatz werden Konfusionsmatrizen berechnet, welche die Klassifikationsleistungen aller fünf Bedingungen untereinander beschreiben. **d)** 1. Die Klassifizierungsleistungen innerhalb jedes Voxels werden über die 7 Searchlightkarten hinweg mit den hypothetischen Funktionen korreliert. 2. Die M4-Klassifikationen der Konfusionsmatrizen werden über alle Bedingungen hinweg betrachtet und mit einer parametrischen sowie qualitativen Funktion gefittet.

Im Gegensatz dazu sollte eine qualitativ unterschiedliche Repräsentation ausschließlich der kompletten Kongruenz (M4) auch zu einem qualitativen Unterschied im Aktivierungsmuster für diese Bedingung führen (Abbildung 12a).

Unterschiede in den Aktivierungsmustern über die Kongruenzbedingungen hinweg werden im Folgenden zum Einen innerhalb der vorher definierten Zielregionen betrachtet. Zum Anderen werden diese parametrischen bzw. qualitativen funktionellen Zusammenhänge zwischen Aktivierungsmustern verschiedener Bedingungen aber auch systematisch über den gesamten Kortex hinweg exploriert.

Die beiden Vorgehensweisen der hypothesengeleiteten Betrachtung von vorher definierten Regionen und der Exploration über den gesamten Kortex adressieren eine zentrale Problematik von Musterklassifikationsverfahren: Die Größe eines Klassifikationsproblems wird durch die Dimensionalität des von ihm aufgespannten Datenraums bestimmt. Im Fall von Magnetresonanzbildern können die Werte aller Voxel Informationen über die Klassenzugehörigkeit dieses Bildes enthalten. Die Anzahl an Bildern, jedoch welche mit den verschiedenen Klassen assoziiert sind und deshalb die Bestimmung einer Funktion zwischen den Voxelwerten und der Menge der Klassen ermöglicht liegt im Normalfall im Bereich von nur einigen hundert Aufnahmen. Ziel von Musterklassifikationsverfahren ist es also einige hundert Datenpunkte innerhalb eines ~100.000-dimensionalen Raumes in verschiedene Gruppen von Klassen einzuteilen. Zur Vereinfachung dieser Problematik werden die Anzahl der Voxel und damit der Datenraum im Normalfall extrem verkleinert und damit die Separation der darin enthaltenen wenigen Datenpunkte stark vereinfacht. Dies kann entweder durch eine hypothesengeleitete Auswahl von Voxeln geschehen, deren Differenzierungsfähigkeit verschiedener Kategorien getestet werden soll (Cox and Savoy 2003, Mitchell, Hutchinson et al. 2004, Haynes and Rees 2005) oder aber durch explorative Voxelselektion ohne funktionelle Annahmen über verschiedene Regionen (LaConte, Anderson et al. 2003, Strother, La Conte et al. 2004, Mourao-Miranda, Bokde et al. 2005, Kriegeskorte, Goebel et al. 2006).

Die folgenden Musterklassifikationsverfahren werden für jeden Probanden einzeln durchgeführt. Zur optimalen Klassifikation funktioneller Bilder sollten die Werte einzelner Voxel räumlich möglichst unabhängig voneinander sein, um die multivariaten Aspekte der Information möglichst gut nutzen zu können. Aus diesem Grund wurden die bewegungskorrigierten Bilder ohne weitere Normalisierung und Filterung für die

Konstruktion des Klassifikators verwendet. Der Klassifikator sollte in der Lage sein zwischen den fünf verschiedenen Kongruenzstimuli zu unterscheiden. Die Aktivierungsmuster wurden daher aus den Mitteln der zweiten und dritten, auf die Testfeldstimuli folgenden, funktionellen Bilder extrahiert. Aus 80 Testfeldstimuli für jede der fünf Kongruenzbedingungen ergaben sich somit insgesamt 400 Volumen, welche zum Training der Klassifikatoren, sowie deren Validierung verwendet werden konnten (50 pro Block) (Abbildung 13a). Zur Extraktion und Mittelung dieser Volumen, sowie der Konstruktion individueller Gehirnmasken wurden Scripte der FSL-Bibliothek verwendet (<http://www.fmrib.ox.ac.uk/fsl/>). Die Voxelwerte wurden anschließend über diese neue Folge von 400 Volumen hinweg zusätzlich von linearen Trends befreit sowie z-Normalisiert. Sämtliche folgenden Musterklassifikationsverfahren wurden mithilfe des MVPA-Moduls für Python (Hanke, Halchenko et al. 2009) durchgeführt. Klassifikationsleistungen wurden anhand der relativen Anzahl korrekter Vorhersagen von Kategorien (Kongruenzen) durch damit assoziierte Aktivierungsmuster quantifiziert. Dazu wurden ‚leave-one-out‘-Krossvalidierungen durchgeführt. Dabei wurden Klassifikatoren mithilfe von Aktivierungsmustern aus jeweils 7 Experimentalblöcken trainiert. Die dadurch etablierte Assoziation mit den entsprechenden Kongruenzen wurde anhand der, für das Training nicht verwendeten, Muster des achten Blocks validiert (Abbildung 13c). Die Vorhersagegenauigkeit der Kongruenzen durch diesen letzten Block wurde dann über alle acht Permutationen gemittelt.

Als erstes analysierten wir die funktionellen Zusammenhänge zwischen Kongruenzstimuli und Aktivierungsmustern von Voxeln, welche nicht hypothesengeleitet ausgewählt wurden, innerhalb jedes einzelnen Probanden. Dabei werden alle möglichen sphärischen Regionen mit einem Radius von 10mm um jeden einzelnen Voxel betrachtet. Damit ergibt sich eine Musterklassifikationsanalyse für jeden Voxel, welcher alle anderen Voxel im Umkreis (10mm) mit einschließt. Durch diese ‚Searchlight‘-Analyse kann somit jedem Voxel eine Vorhersagegenauigkeit zugewiesen werden (Kriegeskorte, Goebel et al. 2006), die angibt, wie gut sich die Aktivierungsmuster unterschiedlicher Kongruenzen innerhalb der Region um diesen Voxel herum unterscheiden lassen (Abbildung 13b.1). Abhängig von der Größe des Radius werden also Karten der Klassifikationsleistung über das gesamte Gehirn berechnet. In dieser Analyse verwenden wir SVM (support vector machine)-Klassifikatoren, deren Fähigkeit, Muster zweier unterschiedlicher Kongruenzen zu

unterscheiden, ermittelt wird. Die resultierenden Klassifikationskarten geben die Diskriminierungsfähigkeit zwischen Aktivierungsmustern jeweils zwei unterschiedlicher Kongruenzbedingungen, über das Gehirn hinweg, an. Es wurden insgesamt sieben binäre Klassifikationen betrachtet: M0 vs. M1; M0 vs. M2; M0 vs. M3; M0 vs. M4; M1 vs. M4; M2 vs. M4; M3 vs. M4. Diese ergeben für jeden Probanden sieben binäre Klassifikationskarten des gesamten Gehirns. Diese Karten wurden anschließend mithilfe der individuellen Normalisierungsparameter in den einheitlichen MNI-Raum überführt. Der Verlauf jeder Vorhersagegenauigkeit (jedes Voxels) dieser Karten über die sieben binären Klassifikationsleistungen hinweg wurden danach mit zwei unterschiedlichen funktionellen Zusammenhängen verglichen welche sich aus der parametrischen bzw. qualitativen Variation der Aktivierungsmuster über die Kongruenzbedingungen ergeben sollten (Abbildung 13d.1). Dafür wurde ein ALM erstellt, welches praktisch die Korrelation der theoretischen Verläufe der Klassifikationsleistungen mit den Verläufen der binären Diskriminationen separat für die Probanden der beiden Leistungsgruppen berechnet. Somit sollten wir letztendlich zwei Karten für jeweils beide Probandengruppen erhalten, welche jeweils Regionen im Kortex anzeigen, welche entweder eine parametrische beziehungsweise qualitative Änderung der Aktivierungsmuster über die Kongruenzbedingungen hinweg, für die jeweiligen Versuchspersonen, aufweisen.

In einem zweiten Ansatz wurden die Klassifikationsleistungen bestimmt, innerhalb einer bestimmten Zielregion zwischen Aktivierungsmustern aller fünf Kongruenzbedingungen zu unterscheiden. Hierzu verwendeten wir im Gegensatz zum ‚Searchlight‘-Ansatz einen SMLR (sparse multinomial regression)-Klassifikator, welcher präferiert zu verwenden ist, sobald mehr als zwei Klassen gleichzeitig separiert werden sollen (Krishnapuram, Carin et al. 2005). Auch in dieser Analyse wurden die unterschiedlichen Muster innerhalb der Einzelprobanden analysiert. Die durch eine Gruppenanalyse identifizierten Zielregionen wurden daher mithilfe der individuellen Normalisierungsparameter zurück auf die funktionellen Bilder der einzelnen Probanden projiziert (Abbildung 13b.2). Der SMLR-Klassifikator wurde nun für jede Zielregion innerhalb jedes Probanden auf den Aktivierungsmustern aller fünf Kongruenzbedingungen trainiert (Abbildung 13c.2). Dadurch ergab sich nun für jede der Regionen eine 5x5-Konfusionsmatrix, welche die Diskriminationsleistungen aller fünf Kategorien untereinander angibt. Dadurch lässt sich neben der Information, ob ein Muster des Validierungsdatensatzes falsch kategorisiert wurde, auch die Aussage

treffen, welcher der 4 invaliden Kategorien es zugeordnet wurde. Parametrische beziehungsweise qualitative Zusammenhänge zwischen Kongruenzbedingungen und assoziierten Aktivierungsmustern innerhalb verschiedener Regionen lassen sich hierbei also direkt aus dem Muster der Konfusionsmatrix ableiten. Sollten sich Muster über die Kongruenzbedingungen hinweg parametrisch ändern, sollten falsche Zuordnungen von Mustern häufiger zu Kategorien ähnlicher Kongruenz beobachtet werden. Die Anzahl falscher Zuordnungen zu invaliden Kongruenzen sollte sich bei einer qualitativen Musteränderung über die Kongruenzen hinweg jedoch nicht unterscheiden. Hierzu wurde speziell die Zuordnung (Klassifikation) der Aktivierungsmuster assoziiert mit der kompletten Kongruenzbedingung (M4) zu den fünf Kongruenzen betrachtet (Abbildung 12b.2). Diese Klassifizierungsmuster von M4 wurden über die Probanden gemittelt und für beide Leistungsgruppen getrennt voneinander betrachtet. Die Verläufe dieser M4-Klassifizierungsmuster wurden anschließend statistisch mit einem parametrischen beziehungsweise qualitativen Verlauf durch Regression verglichen (Abbildung 13d.2). Betrachtet wurden dabei die erklärende Varianz (R^2) sowie die Konfidenzintervalle des Regressionsgewichts (a), um die Signifikanz von R^2 bestimmen zu können.

7.3. Ergebnisse

7.3.1. Verhaltensdaten

Einzelne Reaktionen von Probanden, welche in ihrer Dauer die doppelte Standardabweichung des jeweiligen Mittels für die Kongruenzbedingung überstiegen wurden als Ausreißer gewertet und nicht in die Analyse mit aufgenommen. Über alle Versuchspersonen hinweg waren das 5.23%, 4.38%, 3.44%, 4.69% und 5.55% für die einzelnen Kongruenzbedingungen. Die Menge der nicht ausgewerteten Durchgänge unterschied sich dabei nicht für die unterschiedlichen Bedingungen ($F(4, 60) = 1.76$, $p > 0.15$).

Einfaktorielle Varianzanalysen für Messwiederholungen ergaben signifikante Unterschiede in den Fehlerraten ($F(4, 60) = 21.29$, $p < 0.001$) sowie Reaktionszeiten ($F(4, 60) = 20.87$, $p < 0.001$) der Probanden auf die unterschiedlichen Ziel-Testobjektkongruenzen zu reagieren. Wie auch schon zuvor beschreiben beide Parameter eine schlechtere Reaktion der Probanden bei steigender Kongruenz. Eine Abweichung dieses Musters stellt auch in diesem Versuch die M4-Bedingung dar, in der

die Probanden schneller als in der M0-Bedingung ($t(15) = -2.64, p < 0.02$) sowie korrekter als in der M3-Bedingung antworteten ($t(15) = 2.89, p < 0.02$).

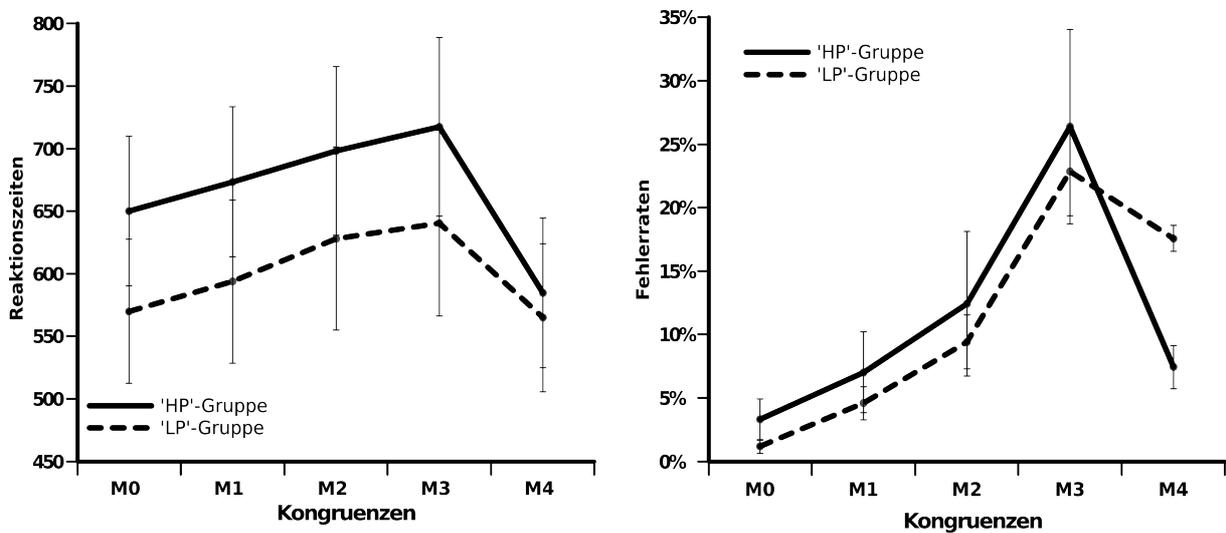


Abbildung 14 Verhaltensdaten für die zwei Leistungsgruppen. Wie im ersten Experiment wurden die Probanden anhand ihrer Leistungen innerhalb der M4-Durchgänge relativ zu den M0-Durchgängen in ‚low‘- sowie ‚high‘-performer eingeteilt. ‚HP‘-Probanden zeigen eine sehr viel stärkere Devianz der Leistung für die M4-Durchgänge vom ansonsten monotonen Zusammenhang zwischen Kongruenzbedingung und Antwortverhalten.

Wie schon in den Verhaltensdaten des ersten Experiments zeigten sich starke Korrelationen zwischen den Fehlerraten der inkongruenten Bedingungen (M0, M1, M2, M3) ($r(16) > 0.528, p < 0.035$). Der Trend monoton steigender Fehlerraten bei höheren Kongruenzen zeigt sich also konsistent über alle Probanden hinweg. Eine von den Inkongruenzen unabhängige Reaktion zeigt sich jedoch auf die komplette Kongruenz (M4), welche sehr viel kleinere Zusammenhänge aufwies ($r(16) < 0.146, p > 0.59$). Diese von den sonstigen Bedingungen unabhängige Verhalten bezüglich der M4-Bedingung wurde bereits im ersten Experiment beschrieben und begründete eine Aufteilung der Probanden in eine ‚HP‘ (high performer)- sowie eine ‚LP‘ (low performer‘)-Gruppe anhand der Differenz der Fehlerraten zwischen M0 und M4. Die Unterschiede in den Fehlerraten über die Kongruenzbedingungen interagierten mit dem Faktor ‚Gruppe‘ in einer anschließend durchgeführten zweifaktoriellen Varianzanalyse ($F(4, 56) = 2.75, p < 0.04$). Dabei lag die Quelle der Interaktion in einer signifikant kleineren Fehlerrate in der M4-Bedingung der Probanden der ‚HP‘- im Vergleich zur ‚LP‘-Gruppe ($t(14) = 5.1, p < 0.001$) (Abbildung 14).

7.3.2. Musterklassifikationsanalysen

Im Folgenden sollen Unterschiede in den funktionellen Eigenschaften von Aktivierungsmustern innerhalb der Probanden dieser beiden Gruppen näher untersucht werden. Das Ausmaß in dem Probanden ein monotonen Zusammenhang zwischen Verhalten und Ziel-Testobjektkongruenz sowie eine verbesserte Antwort ausschließlich auf eine komplette Kongruenz zeigen, sollte sich in der parametrischen beziehungsweise qualitativen Variationen der Aktivierungsmustern über die Kongruenzbedingungen hinweg widerspiegeln. In einer explorativen Analyse wurden daher die Funktionen solcher parametrischer sowie qualitativer Zusammenhänge mit den binären Diskriminierungsleistungen von Aktivierungsmustern, welche von unterschiedlichen Kongruenzstimuli evoziert worden sind, über den gesamten Kortex hinweg, für beide Leistungsgruppen separat voneinander, korreliert.

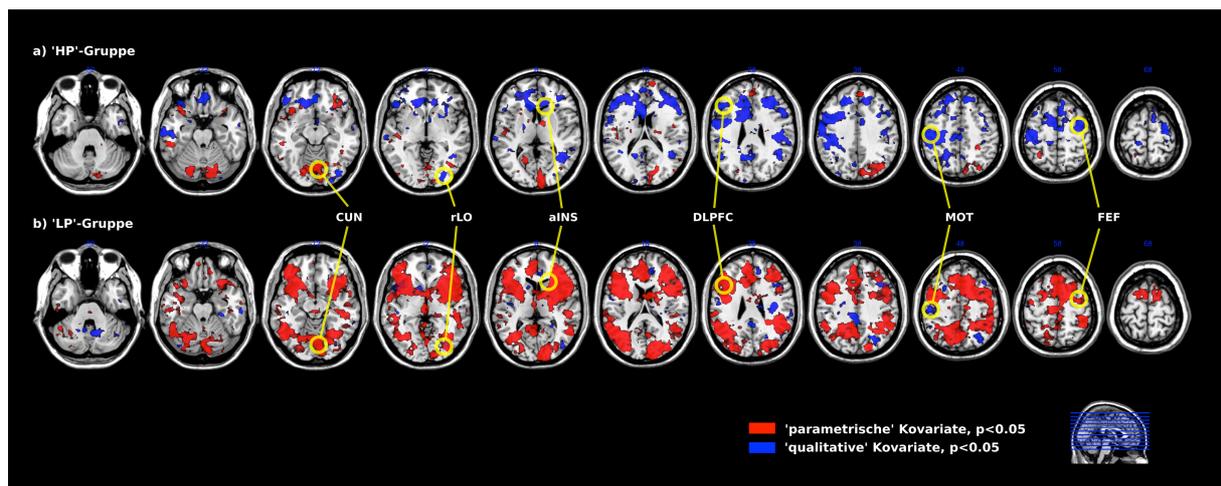


Abbildung 15 Ergebnisse der Korrelation der Searchlightdaten mit der ‚parametrischen‘ Funktion (rot) sowie der ‚qualitativen‘ Funktion (blau) separat für beide Leistungsgruppen. Dieselben frontalen sowie parietalen Netzwerke weisen innerhalb der ‚HP‘-Probanden distinkte Aktivierungsmuster für die M4-Bedingung, jedoch innerhalb der ‚LP‘-Gruppe sich mit steigender Kongruenz stetig ändernde Aktivierungsmuster auf. Aktivierungsmuster, welche sich mit variierender Kongruenz ausschließlich parametrisch ändern (innerhalb aller Probanden) zeigen sich vor allem in frühen visuellen Arealen. Distinkte Muster für komplett kongruente und teilweise inkongruente Ziel-Testobjektkongruenzen innerhalb aller Probanden sind im primären motorischen Kortex sichtbar.

Für die ‚LP‘-Gruppe zeigt sich ein weit verzweigtes Netzwerk parametrisch variiertes Aktivierungsmuster über parietale und frontale Areale (Abbildung 15b). Dieselben Regionen zeigen demgegenüber innerhalb der ‚HP‘-Gruppe zum großen Teil ein Aktivierungsmuster für die M4-Bedingung, welches sich qualitativ von Mustern, welche durch inkongruente Teststimuli evoziert wurden, unterscheidet (Abbildung 15a). Interessanterweise sind in beiden Leistungsgruppen, sich parametrisch ändernde

Aktivierungsmuster vor allem in frühen visuellen Arealen zu beobachten. Einen funktionellen Zusammenhang qualitativ unterschiedlicher Aktivierungsmuster für M4 zeigt sich konsistent über Probanden beider Leistungsgruppen hinweg vor Allem im primären motorischen Kortex. Dies bestätigt die Leistungsfähigkeit dieses explorativen ‚Searchlight‘-Ansatzes, da alle Probanden konsistent Inkongruenzen mit dem Mittelfinger und komplette Kongruenzen mit dem Zeigefinger anzeigen sollten. Aktivierungsmuster aller Probanden sollten im motorischen Kortex also einen qualitativen Unterschied zwischen M4 (assoziiert mit der motorischen Reaktion des Zeigefingers) und jeder weiteren Inkongruenz (assoziiert mit der motorischen Reaktion des Mittelfingers) aufweisen.

Als nächsten wurden die Verläufe der Klassifikationsleistungen innerhalb vorher definierter Zielregionen analysiert und Unterschiede zwischen den Verhaltensgruppen untersucht. Dazu wurden die relative Anzahl der Zuordnungen der Aktivierungsmuster der M4-Kongruenzstimuli zu allen fünf Kongruenzbedingungen (Klassifikationsverläufe für M4) innerhalb der einzelnen Regionen betrachtet.

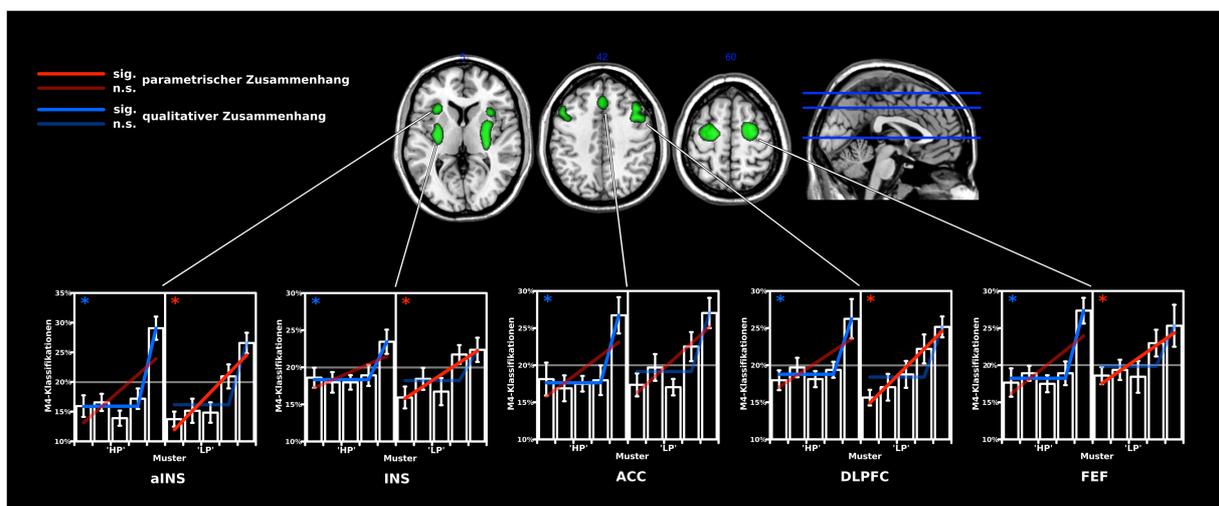


Abbildung 16 M4-Klassifikationen über alle 5 Kongruenzbedingungen hinweg innerhalb verschiedener frontale Zielregionen. Signifikante Korrelationen der M4-Klassifikationsleistungen mit einer der beiden hypothetischen Funktionen wurden mit einem * gekennzeichnet. Ein Zusammenhang der Klassifikationsleistung mit der parametrischen Funktion lässt sich überwiegend für die ‚LP‘-Probanden ermitteln, während die ‚HP‘-Probanden signifikante Korrelationen der Klassifikationsverläufe mit der qualitativen Funktion zeigen.

Die so ermittelten funktionellen Verläufe der Kategorisierungsleistungen von M4-Mustern wurden nun separat für die beiden Leistungsgruppen jeweils mit den Kurvenverläufen einer parametrischen beziehungsweise qualitativen Repräsentation der Kongruenzbedingungen verglichen. Vor allem in frontalen und parietalen Arealen bestätigten sich hierbei die Befunde von parametrischen variierten

Aktivierungsmustern innerhalb der ‚LP‘-Gruppe sowie qualitativen Musterunterschieden innerhalb der ‚HP‘-Probanden. In frontalen Zielregionen wie DLPFC sowie FEF zeigten sich demnach Klassifikationsmuster von M4, welche für die ‚LP‘-Gruppe dem parametrischen (DLPFC: $R^2=0.95$, $a=2.42 \pm 0.81$ | FEF: $R^2=0.69$, $a=1.70 \pm 1.68$) aber nicht dem qualitativen Verlauf folgten (DLPFC: $R^2=0.47$, $a=3.38 \pm 5.04$ | FEF: $R^2=0.52$, $a=2.73 \pm 3.78$). Im Gegensatz dazu zeigten diese Regionen für die ‚HP‘-Gruppe Klassifikationsverläufe, welche stark mit dem qualitativen (DLPFC: $R^2=0.94$, $a=3.73 \pm 1.55$ | FEF: $R^2=0.97$, $a=4.55 \pm 1.37$) aber nicht mit dem parametrischen Verlauf korrelierten (DLPFC: $R^2=0.42$, $a=1.63 \pm 2.62$ | FEF: $R^2=0.40$, $a=1.94 \pm 3.21$) (Abbildung 16). Ebenso zeigten die M4-Vorhersagen einen überwiegend parametrischen Verlauf innerhalb insulärer Regionen für die ‚LP‘-Gruppe (aINS: $R^2=0.78$, $a=3.14 \pm 2.54$ | INS: $R^2=0.69$, $a=1.61 \pm 1.59$) jedoch nicht für die ‚HP‘-Gruppe (aINS: $R^2=0.33$, $a=2.69 \pm 4.95$ | INS: $R^2=0.37$, $a=1.06 \pm 1.84$). Die Musterklassifikation innerhalb dieser Region zeigte jedoch ein qualitativ unterschiedliches Aktivierungsmuster für die M4-Muster im Vergleich zu allen anderen Mustern für die ‚HP‘-Gruppe (aINS: $R^2=0.94$, $a=6.58 \pm 2.53$ | INS: $R^2=0.96$, $a=2.54 \pm 0.83$) jedoch nicht für die ‚LP‘-Gruppe (aINS: $R^2=0.64$, $a=5.19 \pm 5.76$ | INS: $R^2=0.21$, $a=2.07 \pm 4.57$). Im frontalen Bereich zeigten praktisch alle Areale innerhalb der ‚LP‘-Gruppe einen parametrischen Verlauf der M4-Klassifikation. Lediglich im ACC wurde dieser Zusammenhang nicht signifikant ($R^2=0.62$, $a=2.22 \pm 2.58$), obwohl dieser Verlauf die tatsächliche Klassifizierungsleistung dennoch besser beschrieb als ein qualitativer Verlauf ($R^2=0.33$, $a=1.83 \pm 3.38$).

Als Zielregion im parietalen Kortex wurde der IPS betrachtet. Auch diese Region wies für die ‚HP‘-Gruppe die bereits beschriebene Dissoziation zwischen parametrischem und qualitativen Klassifikationsverlauf auf, wobei nur der qualitative Zusammenhang signifikant wurde ($R^2=0.97$, $a=6.54 \pm 1.78$), jedoch nicht der Parametrische ($R^2=0.02$, $a=2.38 \pm 5.31$). Diese Region zeigte in der ‚LP‘-Gruppe jedoch Klassifikationsmuster, welche gleichermaßen mit einem parametrischen ($R^2=0.73$, $a=5.61 \pm 5.19$) als auch qualitativen Verlauf ($R^2=0.84$, $a=3.34 \pm 2.29$) signifikant korrelierten. Die separate Analyse der Klassifikationsverläufe des primären motorischen Kortex‘ bestätigt die Ergebnisse der explorativen ‚Searchlight‘-Analyse innerhalb dieser Region. Dabei zeigt sich über alle Probanden hinweg (‚LP‘+‚HP‘) ein konsistent schlechte Zuordnung von M4-Mustern zu allen Inkongruenzbedingungen. Beide Gruppen zeigen innerhalb dieser Zielregion also einen hoch signifikanten qualitativen Klassifikationsverlauf (‚LP‘: $R^2=0.88$, $a=6.15 \pm 3.56$ | ‚HP‘: $R^2=0.99$, $a=7.16 \pm 1.12$) sowie keinen Zusammenhang mit

dem parametrischen Verlauf (LP': $R^2=0.65$, $a=3.14\pm 3.41$ | HP': $R^2=0.24$, $a=2.86\pm 6.09$) (Abbildung 17).

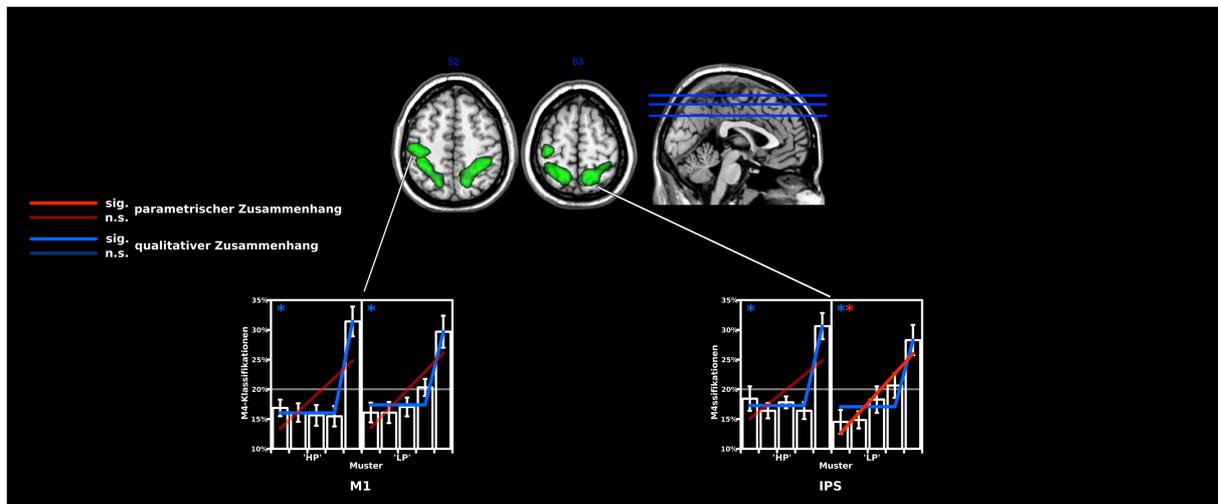


Abbildung 17 M4-Klassifikationsverlauf für parietale Regionen. Der intraparietale sulcus (IPS) zeigt für die ‚LP‘-Gruppe Aktivierungsmuster, welche mit einem parametrischen sowie qualitativen Verlauf im Einklang stehen. Der primäre motorische Kortex weist wie schon in der Searchlight-Analyse ein distinktes Aktivierungsmuster für die komplette Kongruenz auf (unabhängig von der Leistungsgruppe).

Der besonders in frontalen Arealen beobachtete Interaktionseffekt zwischen Klassifikationsverlauf für M4 Gruppenzugehörigkeit ist auch in hierarchisch höheren visuellen Arealen zu finden. Hierbei zeigen gerade die Klassifizierungen für M4 innerhalb des ventrale Okzipitalen Kortex (VO) sowie V3a einen parametrischen (VO: $R^2=0.97$, $a=2.17\pm 0.58$ | V3a: $R^2=0.85$, $a=2.77\pm 1.78$) jedoch keinen qualitativen (VO: $R^2=0.35$, $a=2.77\pm 4.99$ | V3a: $R^2=0.65$, $a=4.45\pm 4.86$) Verlauf für ‚LP‘, sowie demgegenüber einen qualitativen (VO: $R^2=0.89$, $a=3.36\pm 1.86$ | V3a: $R^2=0.77$, $a=2.72\pm 2.27$) jedoch keinen parametrischen (VO: $R^2=0.48$, $a=1.55\pm 2.28$ | V3a: $R^2=0.47$, $a=1.31\pm 1.95$) Verlauf für ‚HP‘-Probanden. Auch innerhalb des rechten lateralen okzipitalen Kortex (rLO) zeigt sich ein überwiegend qualitativer Klassifikationsverlauf innerhalb der ‚HP‘-Probanden ($R^2=0.78$, $a=2.03\pm 1.68$) sowie ein parametrischer Verlauf in der ‚LP‘-Gruppen ($R^2=0.77$, $a=1.81\pm 1.50$) (Abbildung 18). Interessanterweise weist jedoch grade dieser Klassifikationsverlauf der ‚LP‘-Probanden zusätzlich einen qualitativen Unterschied der M4-Muster zu den Mustern der Inkongruenzbedingungen auf ($R^2=0.81$, $a=3.26\pm 2.41$).

Innerhalb früher visueller Regionen sowie dem bewegungssensitiven Areal MT zeigt sich jedoch ein anderes Muster. Die Aktivierungsmuster dieser Regionen scheinen für alle Probanden eine parametrische Variation gegenüber M4 über alle

Kongruenzbedingungen hinweg aufzuweisen. Dementsprechend zeigt sich ein signifikanter Zusammenhang mit dem parametrischen Verlauf für die ‚LP‘-Gruppe (CUN: $R^2=0.96$, $a=2.79\pm 0.88$ | MT: $R^2=0.79$, $a=2.08\pm 1.65$), sowie für die ‚HP‘-Gruppe (CUN: $R^2=0.96$, $a=3.28\pm 1.09$ | MT: $R^2=0.81$, $a=1.53\pm 1.16$) (Abbildung 18). Ein qualitativer Klassifikationsverlauf für M4 ist innerhalb dieser Regionen jedoch weder für ‚LP‘ (CUN: $R^2=0.54$, $a=4.06\pm 5.41$ | MT: $R^2=0.53$, $a=3.22\pm 4.36$) noch für ‚HP‘ festzustellen (CUN: $R^2=0.49$, $a=4.65\pm 6.67$ | MT: $R^2=0.51$, $a=2.32\pm 3.28$).

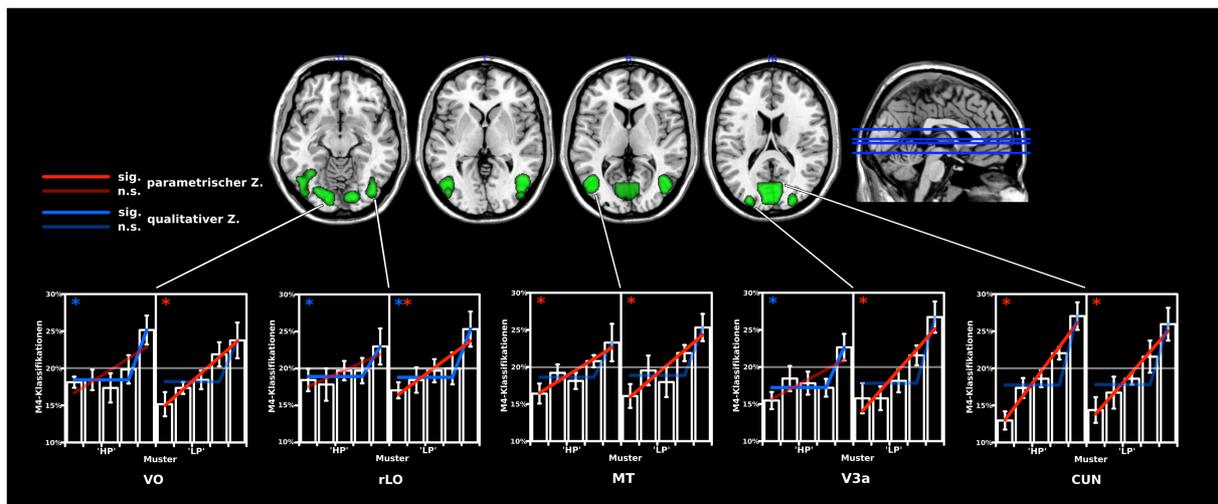


Abbildung 18 M4-Klassifikationsverlauf für okzipitale Areale. Frühe visuelle Regionen sowie MT zeigen ausschließlich parametrisch variierte Aktivierungsmuster für die unterschiedlichen Ziel- Testobjektkongruenzen. Ventral okzipitale, lateral okzipitale Areale sowie V3a hingegen weisen unterschiedliche Funktionen der Aktivierungsmuster für die beiden Leistungsgruppen auf.

7.4. Diskussion

Die Fähigkeit von Personen eine Menge von bewegten Objekten durch das visuelle Feld zu verfolgen ist zu einem großen Teil von der Anzahl der relevanten Objekte abhängig (Pylyshyn and Storm 1988, Yantis 1992, Alvarez and Franconeri 2007). Im ersten Versuch der vorliegenden Arbeit konnten wir jedoch mithilfe eines modifizierten Versuchsaufbaus zeigen, dass die Verfolgungsleistung nicht nur in Abhängigkeit von der externen visuellen Stimulation, sondern zusätzlich auch zwischen den Probanden hinweg mitunter stark variiert. Dabei bestimmt vor allem die Fähigkeit, die räumliche Konfiguration der Zielobjekte als abstrakte Repräsentation in objektsensitiven Arealen aufrechtzuerhalten die Leistung eine Testkonfiguration als komplett identisch mit der Zielobjekt Konfiguration zu erkennen. Hierbei ergaben sich zwei Leistungsgruppen: eine ‚LP‘-Gruppe zeigte höhere Reaktionszeiten und Fehlerraten mit steigender Ziel-

Testobjektkongruenz. Eine weitere ‚HP‘-Gruppe zeigte ein ähnliches Muster, wobei die Reaktion auf die komplette Kongruenz stark abwich, indem Probanden auf komplett kongruente Teststimuli schnell und akkurat reagierten.

Gerade die interindividuellen Unterschiede in der Reaktion auf komplett kongruente Test-Zielreizkonfigurationen scheinen also funktionelle Unterschiede zwischen den Probanden aufzuzeigen, in welchen Ausmaß jeweils Informationen der räumlichen Konfiguration der Zielobjekte beziehungsweise Einzelobjektinformationen zur Verfolgung der relevanten Objekte genutzt werden. Ziel des dritten Experimentes war es zunächst eine ähnliche Dissoziation der Verhaltensmuster der Probanden aufzuzeigen, wie dies im ersten Experiment der Fall war. Diese Unterschiede im Verhalten der beiden Personengruppen sollten anschließend mit Unterschieden in der neuronalen Repräsentation der Ziel-Testobjektkongruenzen über verschiedene Regionen des Kortex hinweg in Zusammenhang gebracht werden. Aktivierungsmuster innerhalb für das Verfolgen relevanter Regionen sollten dabei für Probanden, deren Verhalten eine Aufrechterhaltung einer abstrakten Figur nahelegt, eher binär zwischen komplett Kongruenten und nicht komplett Kongruenten Teststimuli unterscheiden (qualitatives Muster). Im Gegensatz dazu sollten die Aktivierungen dieser Regionen zwischen allen fünf Kongruenzbedingungen differenzieren können (parametrisches Muster), sobald sich die jeweiligen Probanden Einzelobjektinformationen zunutze machen, um komplett kongruente Teststimuli zu erkennen. Auf diese Weise wurde versucht Regionen zu identifizieren, welche die interindividuellen Unterschiede in der Objektrepräsentation während der Verfolgungsaufgabe determinieren.

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, dass sich auch diese Gruppe von 16 Probanden, wie schon in Experiment 1, anhand der M0-M4-Differenz der Fehlerraten in zwei Leistungsgruppen aufteilen ließen. Interessanterweise zeigen diese beiden Gruppen extreme Unterschiede in der Expression qualitativer und parametrischer Aktivierungsmuster. Dabei änderten sich innerhalb der ‚LP‘-Leistungsgruppe die Aktivierungsmuster innerhalb eines Großteils der neuronalen Netzwerke für die unterschiedlichen Ziel-Teststimuluskongruenzen parametrisch wobei innerhalb der ‚HP‘-Probanden zum großen Teil dieselben Netzwerke eher einen qualitativen Musterunterschied zwischen komplett kongruenter und inkongruenter Ziel-Teststimuli aufwiesen. Gerade in frontalen und parietalen Regionen zeigte sich diese komplette doppelte Dissoziation zwischen Verhaltensreaktion auf die M4-Bedingung und

Expression eines parametrisch beziehungsweise qualitativ codierenden neuronalen Netzwerkes.

In früheren Objektverfolgungsstudien wurde dem parietalen Kortex bereits eine zentrale Rolle in der Aufrechterhaltung der relevanten Objekte zugeschrieben (Culham, Brandt et al. 1998, Culham, Cavanagh et al. 2001, Howe, Horowitz et al. 2009). Dabei wiesen diese Areale ein stärkeres BOLD-Signal mit zunehmender Anzahl zu verfolgender Objekte auf (Jovicich, Peters et al. 2001, Howe, Horowitz et al. 2009). Allgemein geht man davon aus, dass Neurone in diesen parietalen Bereichen sensorische Quantitäten codieren (Dehaene and Changeux 1993, Roitman, Brannon et al. 2007). Auch im vorliegenden Experiment zeigt sich eine parametrische Änderung der BOLD-Muster in parietalen Arealen für einen Teil der Probanden. Dabei werden aber nicht die absolute Anzahl der relevanten Objekte variiert, sondern deren Kongruenz mit einem (über alle Bedingungen konstanten) externen Teststimulus. Eine parametrische Änderung des BOLD-Signals in diesem Fall begründet sich dadurch, dass innerhalb des parietalen Kortex nicht nur die rein sensorischen Informationen topographisch repräsentiert sind, sondern auch deren attentionale Modulation (Silver, Ress et al. 2005, Walther and Koch 2006). Diese Integration von sensorischer Salienz und Aufgabenrelevanz wird durch ‚saliency maps‘ bewerkstelligt (Andersen and Buneo 2002, Bisley, Mirpour et al. 2011). Eine parametrische Variation des BOLD-Signals ergibt sich also aus einer Kombination sensorischer Information und der top-down-Modulation dieser Information (Westerhausen, Moosmann et al. 2010).

Der parietale Kortex ist zudem ein integraler Bestandteil des Aufmerksamkeitsnetzwerkes, indem es die Zuweisung von räumlichen und nicht-räumlichen Aufmerksamkeitsressourcen auf relevante Elemente des visuellen Feldes steuert (Hopfinger, Buonocore et al. 2000, Corbetta and Shulman 2002, Yantis and Serences 2003, Serences, Schwarzbach et al. 2004). Dabei scheint die räumliche Aufmerksamkeitskontrolle eine primäre Rolle einzunehmen (Giesbrecht, Woldorff et al. 2003, Slagter, Giesbrecht et al. 2007). Jedoch sind gerade auch Regionen des anterioren IPS an der Reorientierung merkmalsbasierter Aufmerksamkeitsressourcen beteiligt (Wojciulik and Kanwisher 1999, Coull, Frith et al. 2000, Molenberghs, Mesulam et al. 2007). Dabei werden Stimuli in diesen Arealen nicht anhand ihrer Position im visuellen Feld kodiert, sondern anhand eines gemeinsamen, für die aktuelle Aufgabe relevanten Merkmals (Serenio and Maunsell 1998, Sereno and Amador 2006, Stoppel, Boehler et al. 2013) oder auf Grundlage abstrakter Kategoriengrenzen (Freedman and Assad 2006).

Primär scheinen visuelle Stimuli also anhand ihrer räumlichen Informationen in parietalen Regionen aufrechterhalten zu werden. Es scheint jedoch zusätzlich die Möglichkeit zu geben, dass dieselben Stimuli innerhalb eines abstrakten Merkmalsraums, auf Grundlage relevanter Kategoriengrenzen, repräsentiert werden. Die starke Überlagerung parametrischer und qualitativer Aktivierungsmuster für unterschiedliche Ziel-Teststimulusfelder innerhalb parietaler Regionen für die beiden Probandengruppen scheint sich also aus einer unterschiedlichen Gewichtung räumlicher und merkmalsbasierter Repräsentation der visuellen Stimulation zu ergeben. Die Aktivierungsmuster der Probanden der ‚HP‘-Gruppe zeigen eine Dissoziation zwischen komplettem Zielobjekt und nicht-komplettem Zielobjekt und damit eine Sensitivität dieser Probanden für die abstrakte Objektkonfiguration der Zielstimuli. Aufmerksamkeit auf dieses gemeinsame Merkmal der Zielobjekte als Teil eines übergeordneten Gesamtobjektes könnte über Signale im IPS vermittelt werden. Demgegenüber scheinen die Zielobjekte innerhalb der ‚LP‘-Gruppe zum großen Teil einzeln und damit räumlich topographisch innerhalb derselben Regionen repräsentiert zu sein.

Die Aktivierungsmuster innerhalb IPS können also ein Indikator dafür sein, anhand welcher Merkmale sensorische Informationen aufrechterhalten werden. Diese werden dadurch bestimmt, welche Relevanz sie für die Aufgabe haben. So kann selbst die Verarbeitung von Stimuli, welche eine hohe sensorische Salienz aufweisen, stark verringert sein, wenn das saliente Merkmal an sich keinerlei Verhaltensrelevanz besitzt (Bacon and Egeth 1994, Bisley, Mirpour et al. 2011). Diese Verhaltensrelevanz, welche die Repräsentation sensorischer Informationen im parietalen Kortex determiniert, wird zu großen Teil über präfrontale Areale vermittelt. Regionen wie das FEF, der ACC sowie die Insel zeigen dabei ausgeprägte Verbindungen mit dem IPS (Baizer, Ungerleider et al. 1991, Lewis and Van Essen 2000, Petrides and Pandya 2002). Eine der primären Funktionen des präfrontalen Kortex besteht in der Integration sensorischer Informationen sowie der Koordination von Handlungen (Miller and Cohen 2001). Funktionen, welche auf Grundlage spezifischer Ziele und Motivationen, verschiedene sensorische Informationen in Handlungen überführen sind innerhalb präfrontaler Netzwerke implementiert (Passingham 1995, Asaad, Rainer et al. 2000). Um zielführende Handlung ausführen zu können ist eine selektive Auswahl an sensorischen Informationen, welche relevante Informationen bezüglich der geplanten Handlung beinhalten, notwendig. Diese Auswahl relevanter Informationen aus sensorischen

Speichern auf Grundlage der aktuellen internen Handlungsfunktion ist mit dem DLPFC verknüpft (Rowe, Toni et al. 2000). Diese internen Handlungsfunktionen definieren kontinuierlich die Relevanz und damit die Aufmerksamkeitssteuerung auf verschiedene sensorische Informationen. Beispielsweise ändern Neurone innerhalb des FEF ihre Selektivität in Abhängigkeit der Verhaltensrelevanz (Bichot, Schall et al. 1996). Je nach Aufgabe können Neurone des FEF auf die Position oder die Figur eines visuellen Stimulus (Hoshi, Shima et al. 1998, White and Wise 1999) aber auch die zeitliche Abfolge relevanter Merkmale (Barone and Joseph 1989) reagieren.

Ebenso wie in parietalen Arealen zeigen die vorliegenden Daten eine starke Überlappung innerhalb frontaler Regionen von parametrisch variierten Aktivierungsmustern für eine Gruppe von Probanden und qualitativ variierten Mustern für eine zweite Gruppe von Probanden. Hierbei scheint für die ‚HP‘-Versuchspersonen innerhalb frontaler Areale eine direkte binäre Handlungsvorschrift repräsentiert zu sein, welche eine Antwort des Zeigefingers auf die komplette Kongruenz zwischen abstrakter Zielobjektrepräsentation und Teststimulus und eine Antwort mit dem Mittelfinger auf jede abweichende sensorische Konfiguration vorsieht. Im Gegensatz dazu wird eine potentielle Handlung innerhalb der ‚LP‘-Probanden mit dem quantitativen Ausmaß der sensorischen Kongruenz zwischen Zielobjekten und Testobjekten verknüpft. Die Aktivierungsmuster innerhalb dieser präfrontalen Regionen scheinen also direkt individuelle Strategieunterschiede in der Lösung der Verfolgungsaufgabe zu repräsentieren. Der Begriff ‚Strategie‘ impliziert hierbei jedoch nicht unbedingt einen bewussten Prozess. Wie bereits vorher schon erwähnt, sind sich auch in diesem Experiment die Probanden nicht über die Unterschiede in ihrem Antwortverhalten auf verschiedene Kongruenzbedingungen bewusst. Der Begriff soll lediglich die Flexibilität frontaler Netzwerke verdeutlichen, die selben sensorischen Informationen auf unterschiedliche Weise mit ähnlichen motorischen Antworten zu verknüpfen.

Es wurde bereits erwähnt, dass unterschiedliche interne Handlungsfunktionen zu Unterschieden in der Repräsentation sensorischer Information in parietalen Arealen führt. Weiterhin wird aber auch die Verarbeitung von Stimuli direkt innerhalb extrastriärer Areale durch Veränderungen der Relevanz attentional modelliert (Moore and Fallah 2004, Ekstrom, Roelfsema et al. 2008). Eine Vielzahl frontaler Regionen wie das FEF projizieren auf sensorische visuelle Areale (Stanton, Bruce et al. 1995). Neuronale Muster von Regionen wie das FEF, welche Merkmalsrelevanz indizieren,

übertragen sich somit direkt auf die Modulation sensorischer Informationen (Buracas and Albright 2009). In den vorliegenden Daten zeigen daher auch höhere extrastriäre Regionen die bereits beschriebene doppelte Dissoziation zwischen parametrischen und qualitativen Aktivierungsmustern und Gruppenzugehörigkeit (V3a, LO, VO). Gerade der laterale und ventrale okzipitale Kortex wurden ausführlich mit der visuellen Objektverarbeitung in Zusammenhang gebracht (Malach, Reppas et al. 1995, O'Craven and Kanwisher 2000, Haxby, Gobbini et al. 2001, Jiang, Boehler et al. 2008). Zusätzlich konnte gezeigt werden, dass Aktivierungen innerhalb dieser Regionen durch objektbasierte Aufmerksamkeit moduliert werden können (Schoenfeld, Tempelmann et al. 2003). Hierbei können innerhalb dieser Regionen Unterschiede bezüglich der Sensitivität gegenüber der Ortsvarianz von Objekten beobachtet werden (Kourtzi, Tolias et al. 2003, Larsson and Heeger 2006). Innerhalb der Region V3a ist es zudem möglich Informationen über die räumliche Konfiguration von Objektmerkmalen zu decodieren, jedoch nicht die Objektmerkmale selbst (Lescroart and Biederman 2013). Unterschiede in den beobachteten Verläufe der Musterklassifikationen innerhalb dieser Regionen scheinen also direkt eine Repräsentation einer abstrakten ortsunabhängigen Objektkonfiguration (für die ‚HP‘-Gruppe) sowie eine ortsbasierten Repräsentation der Einzelobjekte (für die ‚LP‘-Gruppe) widerzuspiegeln.

Es wurde bereits argumentiert, dass diese unterschiedlichen Formen der Repräsentation durch präfrontale Regionen über attentionale Mechanismen vermittelt werden. Dafür spricht auch, dass die frühen visuellen Areale aller Probanden, unabhängig vom Antwortverhalten auf die Bedingung M4, einen rein parametrischen Zusammenhang zwischen Aktivierungsmuster und Ziel-Teststimuluskongruenz aufweisen. Diese Regionen zeigen, wenn überhaupt, dann nur minimale Aufmerksamkeitsmodulationen (Shomstein and Behrmann 2006, Ciaramitaro, Mitchell et al. 2011). Die Aktivierungsmuster der frühen visuellen Areale spiegeln also den sensorischen Stimulus an sich wider (in diesem Fall die absolute Ziel-Teststimuluskongruenz).

Ebenso zeigt die Region MT diesen ausschließlich parametrischen Zusammenhang für beide Leistungsgruppen. Dieses bewegungssensitive Areal weist keinerlei objektbasierten Kodierung sensorischer Stimuli auf (Tootell, Reppas et al. 1995, Jiang, Boehler et al. 2008). Somit ist eine Repräsentation der Objektkonfiguration hier auch nicht zu erwarten.

Die Ergebnisse des vorliegenden Experimentes zeigen, dass die Leistung in einer Verfolgungsaufgabe, in der die Ziel-Teststimuluskongruenz variiert wird, teilweise von der individuellen internen Interpretation der relevanten Stimuli abhängt. Die Menge der relevanten Zielstimuli kann als abstrakte Objektkonfiguration mit einer exklusiven motorischen Antwort verknüpft werden. Dies führt in diesen Probanden zu einer binären Entscheidung über den Teststimulus (Objekt vs. Nicht Objekt). Dasselbe sensorische Material kann über eine andere abstrakte Verknüpfung zu einer unterschiedlichen Handlungsanweisung führen, in dem ein spezifischer Wert einer stetigen Funktion zu einer spezifischen motorischen Antwort führt. Interindividuelle Unterschiede im internen Konzept über die Aufgabe determinieren somit die Leistungen der Probanden. Die Aktivierungsmuster fronto-parietaler Netzwerke werden hierbei vor allem durch die Verarbeitungsstrategie spezifische sensorischer Stimuli definiert, während frühe visuelle Areale ausschließlich die sensorischen Stimuli an sich kodieren (Ikkai, Jerde et al. 2011).

8. Allgemeine Diskussion

In der vorliegenden Arbeit sollten objektbasierte Mechanismen des „Multiple Object Tracking“ untersucht und von zuvor bereits beschriebenen seriellen Mechanismen abgegrenzt werden. Eine zentrale Voraussetzung dafür war eine Modifikation der klassischen Verfolgungsaufgabe, in welcher den Zielobjekten nicht nur als Menge einzelner Objekte, sondern als einheitliche räumliche Konfiguration eine relevante Bedeutung während der Aufgabe zugeordnet wird. Hierzu wurde als unabhängige Variable nicht die absolute Anzahl zu verfolgender Objekte variiert, sondern deren Kongruenz zu einem konstanten Teststimulus. Diese Modifikation beinhaltet die Bedingung in der eine Menge an Zielobjekten komplett mit der Menge an Testobjekten übereinstimmt. Verhaltensreaktionen sowie neuronale Antworten der Probanden auf diese spezifische Bedingung sollten nicht nur von seriellen Mechanismen, sondern vor allem auch von Prozessen, welche Informationen über die Gesamtheit der Zielobjektkonfiguration aufrechterhalten, determiniert sein.

Im ersten beschriebenen Experiment war schließlich eine Dissoziation dieser seriellen und parallelen Mechanismen der Aufrechterhaltung der Zielobjekte innerhalb der Verhaltensdaten sowie der elektrophysiologischen Antworten der Versuchspersonen zu beobachten. Dabei basierte ein früher Prozess ausschließlich auf der exakten

räumlichen Kongruenz zwischen Ziel- und Testkonfiguration. Die objektbasierte Information über die Zielobjektconfiguration wird hierbei in lateral-okzipitalen Regionen aufrechterhalten, während Einzelobjektinformationen in parietalen Regionen aufrechterhalten werden. Diese Befunde stützen die Idee, dass sensorische Informationen innerhalb der entsprechenden merkmals sensitiven frühen sensorischen Arealen über eine kurze Zeitspanne hinweg aufrecht erhalten werden können (Magnussen 2000, Bisley, Zaksas et al. 2004, Pasternak and Greenlee 2005, Becke, Muller et al. 2015). Einzelzelleableitungen für Neurone des infero-temporalen Kortex konnten zeigen, dass diese nicht nur sensitiv für die Verarbeitung von Forminformationen sind, sondern auch die Funktion als visuelles Kurzzeitgedächtnis für diese Forminformationen einnehmen können (Miyashita and Chang 1988, Chelazzi, Duncan et al. 1998). Dabei werden komplexere sensorische Informationen ortsinvariant (Vuontela, Rama et al. 1999) in entsprechenden merkmals sensitiven Arealen aufrechterhalten, während ortbasierte Information vor allem in parietalen Arealen repräsentiert sind (Constantinidis and Steinmetz 1996). Das erste Experiment legt also eine Aufrechterhaltung der Zielobjektconfiguration im objektsensitiven (Grill-Spector, Kushnir et al. 1998, Kourtzi and Kanwisher 2000) lateral-okzipitalen Kortex nahe, während Informationen über die Positionen der Einzelobjekte unabhängig davon in parietalen Regionen abgelegt sind.

Das zweite Experiment sollte klären, welche spezifischen Aspekte der Zielobjektconfiguration letztendlich innerhalb der extrastriären Regionen repräsentiert sind. Dazu wurde die attentionale Modulation dieser unterschiedlichen Aspekte, welche als Scheinkante der Konfiguration, Oberfläche der Konfiguration und Region außerhalb der Region definiert wurden, während der Verfolgungsaufgabe untersucht. Dabei zeigte sich, dass der Kante und der Oberfläche der Objektconfiguration vermehrt Verarbeitungsressourcen mit einer zeitlichen Latenz von ca. 60 – 80 ms zugewiesen werden. Für diese beiden Merkmale sensitive Areale (lateral-okzipital, ventral-okzipital) zeigen Aktivierungen mit einer entsprechenden zeitlichen Dynamik. Attentionale Ressourcen scheinen sich während der Verfolgungsaufgabe also zuerst über die Scheinkante zu verteilen, von wo aus sie sich im zeitlichen Verlauf über die Oberfläche der Konfiguration ausbreiten. Es besteht hierbei die Möglichkeit eines rekurrenten Prozesses der Aufrechterhaltung zwischen Kante und Oberfläche der Objektrepräsentation.

In diesem Zusammenhang ist eine Reihe interessanter Studien von Leopold zu erwähnen. Einzelzelleableitungen zeigen, dass Neurone in V4, deren receptive Felder entweder die Scheinkante oder aber die Oberfläche einer Kanisza-Figur abdecken, eine stark erhöhte Theta-Oszillation im Zusammenhang mit der Figurenwahrnehmung aufweisen. Auch hier stellten die Autoren eine Phasenverschiebung dieser Oszillation zwischen Neuronen, deren receptive Felder sich auf die Scheinkante bezogen und Neuronen, deren receptive Felder die Oberfläche der Kanisza-Figur beschreiben, fest (Cox, Schmid et al. 2013, Kienitz, Cox et al. 2014). Einen mit der vorliegenden Arbeit vergleichbaren Latenzunterschied zwischen Kanten- und Oberflächenverarbeitung von 65 ms in der Objektsegmentierung wurde beispielsweise auch von Roelfsema (Roelfsema, Lamme et al. 2002) beschrieben. Die Aufrechterhaltung dieser illusorischen Figuren innerhalb extrastriärer Regionen scheint also wohlmöglich von einem rekurrenten Prozess zwischen deren Kante und Oberfläche abzuhängen.

Einen ähnlichen Prozess der Frequenzkopplung, wie zuvor in den Experimenten von Leopold beschrieben, wurde nicht nur innerhalb visuell sensorischer Areale, sondern auch zwischen diesen frühen sensorischen Regionen und Neuronen des Präfrontalkortex beschrieben (Liebe, Hoerzer et al. 2012). Es wird angenommen, dass durch diese Synchronisation mit frontalen Regionen die Aufrechterhaltung relevanter Informationen im visuellen Arbeitsgedächtnis gesteuert wird (Sarnthein, Petsche et al. 1998, Liebe, Hoerzer et al. 2012). Im dritten, in dieser Arbeit vorgestellten, Experiment ist schließlich ein individueller Zusammenhang zwischen den Kodierungsmustern der Ziel- Testobjektkongruenzen innerhalb höherer visueller Areale mit denen fronto-parietaler Netzwerke zu erkennen. Die Art und Weise, wie eine spezifische Information innerhalb sensorischer Areale aufrechterhalten wird (objektbasiert, ortsbasiert) scheint in diesem Fall zum großen Teil von entsprechenden ‚top-down‘-Signalen, welche innerhalb fronto-parietaler Netzwerke generiert werden, abzuhängen. Diese Form der Kodierung hat im Endeffekt einen direkten Einfluss auf das individuelle Verhalten der Probanden auf die unterschiedlichen Kongruenzbedingungen.

Im Allgemeinen sind in dieser Arbeit zwei verschiedene Leistungsgruppen zu beobachten, deren jeweilige Individuen sich durch ihre Gewichtung von ortsbasierter und objektbasierter Repräsentation der relevanten Zielkonfiguration (‚Trackingstrategie‘) während der Verfolgungsaufgabe unterscheiden. Anhand introspektiver Angaben der Probanden ist anzunehmen, dass die Anwendung einer bestimmten Strategie nicht bewusst erfolgt. Vielmehr scheint sich über die Zeit hinweg

ein gewisser Trainingseffekt einzustellen, welcher automatisch zu einer höheren Gewichtung objektbasierter Repräsentationsformen führt. Ziel nachfolgender Studien muss es sein, diesen Trainingseffekt im zeitlichen Verlauf darzustellen. Der Logik des dritten Experimentes folgend könnte eine interindividuelle Änderung von parametrischen hin zu qualitativen Kodierungsmustern innerhalb fronto-parietaler, sowie extrastriärer Regionen über die Zeit hinweg angenommen werden.

9. Literatur

Adelson, E. H. (2001). On seeing stuff: the perception of materials by humans and machines.

Ahlfors, S. P., J. Han, J. W. Belliveau and M. S. Hamalainen (2010). "Sensitivity of MEG and EEG to source orientation." Brain Topogr **23**(3): 227-232.

Aks, D. J. and J. T. Enns (1992). "Visual search for direction of shading is influenced by apparent depth." Percept Psychophys **52**(1): 63-74.

Alais, D. and R. Blake (1999). "Neural strength of visual attention gauged by motion adaptation." Nat Neurosci **2**(11): 1015-1018.

Allen, R., P. McGeorge, D. Pearson and A. B. Milne (2004). "Attention and expertise in multiple target tracking." Applied Cognitive Psychology **18**(3): 337-347.

Allport, D. A. (1987). Selection for action: Some behavioural and neurophysiological considerations of attention and action. Hillsdale, NJ, Lawrence Erlbaum Associates.

Alvarez, G. A. and P. Cavanagh (2005). "Independent resources for attentional tracking in the left and right visual fields." Psychological Science **16**: 637-643.

Alvarez, G. A. and S. L. Franconeri (2007). "How many objects can you track? Evidence for a resource-limited attentive tracking mechanism." J Vis **7**(13): 14 11-10.

Andersen, R. A. and C. A. Buneo (2002). "Intentional maps in posterior parietal cortex." Annu Rev Neurosci **25**: 189-220.

Andersen, S. K., S. A. Hillyard and M. M. Muller (2008). "Attention facilitates multiple stimulus features in parallel in human visual cortex." Curr Biol **18**(13): 1006-1009.

Anton-Erxleben, K. and M. Carrasco (2013). "Attentional enhancement of spatial resolution: linking behavioural and neurophysiological evidence." Nat Rev Neurosci **14**(3): 188-200.

Ariga, A., K. Yokosawa and H. Ogawa (2007). "Object-based attentional selection and awareness of objects." Visual Cognition **15**(6): 685-709.

Arnott, S. R., J. S. Cant, G. N. Dutton and M. A. Goodale (2008). "Crinkling and crumpling: an auditory fMRI study of material properties." Neuroimage **43**(2): 368-378.

Asaad, W. F., G. Rainer and E. K. Miller (2000). "Task-specific neural activity in the primate prefrontal cortex." J Neurophysiol **84**(1): 451-459.

Attwell, D. and S. B. Laughlin (2001). "An energy budget for signaling in the grey matter of the brain." J Cereb Blood Flow Metab **21**(10): 1133-1145.

Avrahami, J. (1999). "Objects of attention, objects of perception." Percept Psychophys **61**(8): 1604-1612.

- Bach, M. and T. Meigen (1992). "Electrophysiological correlates of texture segregation in the human visual evoked potential." Vision Res **32**(3): 417-424.
- Bacon, W. F. and H. E. Egeth (1994). "Overriding stimulus-driven attentional capture." Percept Psychophys **55**(5): 485-496.
- Bahcall, D. O. and E. Kowler (1999). "Attentional interference at small spatial separations." Vision Res **39**(1): 71-86.
- Baizer, J. S., L. G. Ungerleider and R. Desimone (1991). "Organization of visual inputs to the inferior temporal and posterior parietal cortex in macaques." J Neurosci **11**(1): 168-190.
- Baldassi, S. and P. Verghese (2005). "Attention to locations and features: different top-down modulation of detector weights." J Vis **5**(6): 556-570.
- Bandettini, P. A. and R. W. Cox (2000). "Event-related fMRI contrast when using constant interstimulus interval: theory and experiment." Magn Reson Med **43**(4): 540-548.
- Barone, P. and J. P. Joseph (1989). "Prefrontal cortex and spatial sequencing in macaque monkey." Exp Brain Res **78**(3): 447-464.
- Barrow, H. G. (1978). Recovering intrinsic scene characteristics from images, Artificial Intelligence Center, SRI International.
- Bartels, A. and S. Zeki (2000). "The architecture of the colour centre in the human visual brain: new results and a review." Eur J Neurosci **12**(1): 172-193.
- Bartsch, M., C. N. Boehler, C. Stoppel, C. Merkel, H. J. Heinze, M. A. Schoenfeld and J. M. Hopf (2014). "Determinants of global color-based selection in human visual cortex." Cerebral Cortex.
- Baylis, G. C. and J. Driver (1992). "Visual parsing and response competition: the effect of grouping factors." Percept Psychophys **51**(2): 145-162.
- Beauchamp, M. S., K. E. Lee, J. V. Haxby and A. Martin (2002). "Parallel visual motion processing streams for manipulable objects and human movements." Neuron **34**(1): 149-159.
- Becke, A., N. Muller, A. Vellage, M. A. Schoenfeld and J. M. Hopf (2015). "Neural sources of visual working memory maintenance in human parietal and ventral extrastriate visual cortex." Neuroimage.
- Beckmann, C. F. and S. M. Smith (2004). "Probabilistic independent component analysis for functional magnetic resonance imaging." IEEE Trans Med Imaging **23**(2): 137-152.
- Berger, H. (1929). "Über das Elektrenkephalogramm des Menschen." Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten **87**(1): 527-570.
- Bichot, N. P., J. D. Schall and K. G. Thompson (1996). "Visual feature selectivity in frontal eye fields induced by experience in mature macaques." Nature **381**(6584): 697-699.

- Biederman, I., R. J. Mezzanotte and J. C. Rabinowitz (1982). "Scene perception: detecting and judging objects undergoing relational violations." Cogn Psychol **14**(2): 143-177.
- Bisley, J. W., K. Mirpour, F. Arcizet and W. S. Ong (2011). "The role of the lateral intraparietal area in orienting attention and its implications for visual search." Eur J Neurosci **33**(11): 1982-1990.
- Bisley, J. W., D. Zaksas, J. A. Droll and T. Pasternak (2004). "Activity of neurons in cortical area MT during a memory for motion task." J Neurophysiol **91**(1): 286-300.
- Blaser, E., Z. W. Pylyshyn and A. O. Holcombe (2000). "Tracking an object through feature space." Nature **408**(6809): 196-199.
- Bledowski, C., D. Prvulovic, K. Hoehstetter, M. Scherg, M. Wibral, R. Goebel and D. E. Linden (2004). "Localizing P300 generators in visual target and distractor processing: a combined event-related potential and functional magnetic resonance imaging study." J Neurosci **24**(42): 9353-9360.
- Bondarenko, R., C. N. Boehler, C. Stoppel, H.-J. Heinze, M. A. Schoenfeld and J. M. Hopf (2012). "Separable mechanisms underlying global feature-based attention." Journal of Neuroscience **32**(44): 15284-15295.
- Boussaoud, D., R. Desimone and L. G. Ungerleider (1991). "Visual topography of area TEO in the macaque." J Comp Neurol **306**(4): 554-575.
- Boynton, G. M., S. A. Engel, G. H. Glover and D. J. Heeger (1996). "Linear systems analysis of functional magnetic resonance imaging in human V1." J Neurosci **16**(13): 4207-4221.
- Brefczynski, J. A. and E. A. DeYoe (1999). "A physiological correlate of the 'spotlight' of visual attention." Nature Neuroscience **2**(4): 370-374.
- Breton, F., W. Ritter, R. Simson and H. G. Vaughan, Jr. (1988). "The N2 component elicited by stimulus matches and multiple targets." Biol Psychol **27**(1): 23-44.
- Brewer, A. A., J. Liu, A. R. Wade and B. A. Wandell (2005). "Visual field maps and stimulus selectivity in human ventral occipital cortex." Nat Neurosci **8**(8): 1102-1109.
- Brigner, W. L. and M. B. Gallagher (1974). "Subjective contour: apparent depth or simultaneous brightness contrast?" Percept Mot Skills **38**(3): 1047-1053.
- Broadbent, D. (1958). Perception and Communication. London, Pergamon Press.
- Broadbent, D. E. (1954). "The role of auditory localization in attention and memory span." J Exp Psychol **47**(3): 191-196.
- Brodeur, M., B. A. Bacon, L. Renoult, M. Prevost, M. Lepage and J. B. Debruille (2008). "On the functional significance of the P1 and N1 effects to illusory figures in the notch mode of presentation." PLoS One **3**(10): e3505.
- Brodeur, M., F. Lepore, M. Lepage, B. A. Bacon, B. Jemel and J. B. Debruille (2008). "Alternative mode of presentation of Kanizsa figures sheds new light on the

chronometry of the mechanisms underlying the perception of illusory figures." *Neuropsychologia* **46**(2): 554-566.

Buracas, G. T. and T. D. Albright (2009). "Modulation of neuronal responses during covert search for visual feature conjunctions." *Proc Natl Acad Sci U S A* **106**(39): 16853-16858.

Calhoun, V. D., T. Adali, G. D. Pearlson and J. J. Pekar (2001). "Spatial and temporal independent component analysis of functional MRI data containing a pair of task-related waveforms." *Hum Brain Mapp* **13**(1): 43-53.

Cameron, E. L., J. C. Tai, M. P. Eckstein and M. Carrasco (2004). "Signal detection theory applied to three visual search tasks--identification, yes/no detection and localization." *Spat Vis* **17**(4-5): 295-325.

Cant, J. S., S. R. Arnott and M. A. Goodale (2009). "fMR-adaptation reveals separate processing regions for the perception of form and texture in the human ventral stream." *Exp Brain Res* **192**(3): 391-405.

Cant, J. S. and M. A. Goodale (2007). "Attention to form or surface properties modulates different regions of human occipitotemporal cortex." *Cereb Cortex* **17**(3): 713-731.

Caputo, G. and C. Casco (1999). "A visual evoked potential correlate of global figure-ground segmentation." *Vision Res* **39**(9): 1597-1610.

Carlson, T. A., P. Schrater and S. He (2003). "Patterns of activity in the categorical representations of objects." *J Cogn Neurosci* **15**(5): 704-717.

Carrasco, M., S. Ling and S. Read (2004). "Attention alters appearance." *Nat Neurosci* **7**(3): 308-313.

Castiello, U. and C. Umiltà (1990). "Size of the attentional focus and efficiency of processing." *Acta psychologica* **73**(3): 195-209.

Cavanagh, P. and G. A. Alvarez (2005). "Tracking multiple targets with multifocal attention." *TICS* **9**: 349-354.

Cave, K. R. and N. P. Bichot (1999). "Visuo-spatial attention: Beyond a spotlight model." *Psychon Bull Rev* **6**: 204-223.

Chelazzi, L., J. Duncan, E. K. Miller and R. Desimone (1998). "Responses of neurons in inferior temporal cortex during memory-guided visual search." *J Neurophysiol* **80**(6): 2918-2940.

Chelazzi, L., E. K. Miller, J. Duncan and R. Desimone (1993). "A neural basis for visual search in inferior temporal cortex." *Nature* **363**: 345-347.

Chen, W. Y., P. D. Howe and A. O. Holcombe (2013). "Resource demands of object tracking and differential allocation of the resource." *Atten Percept Psychophys* **75**(4): 710-725.

- Chen, Z. (1998). "Switching attention within and between objects : The role of subjective organization." Canadian Journal of Experimental Psychology **52**(1): 7-17.
- Chen, Z. and K. R. Cave (2006). "Reinstating object-based attention under positional certainty: the importance of subjective parsing." Percept Psychophys **68**(6): 992-1003.
- Cherry, E. C. (1953). "Some Experiments on the Recognition of Speech, with One and with Two Ears." The Journal of the Acoustical Society of America **25**(5): 975-979.
- Chou, W. L. and S. L. Yeh (2008). "Location- and object-based inhibition of return are affected by different kinds of working memory." Q J Exp Psychol (Hove) **61**(12): 1761-1768.
- Ciaramitaro, V. M., J. F. Mitchell, G. R. Stoner, J. H. Reynolds and G. M. Boynton (2011). "Object-based attention to one of two superimposed surfaces alters responses in human early visual cortex." J Neurophysiol **105**(3): 1258-1265.
- Cohen, J. (1983). "The Cost of Dichotomization." Applied Psychological Measurement **7**(3): 249-253.
- Constantinidis, C. and M. A. Steinmetz (1996). "Neuronal activity in posterior parietal area 7a during the delay periods of a spatial memory task." J Neurophysiol **76**(2): 1352-1355.
- Corbetta, M., E. Akbudak, T. E. Conturo, A. Z. Snyder, J. M. Ollinger, H. A. Drury, M. R. Linenweber, S. E. Petersen, M. E. Raichle, D. C. Van Essen and G. L. Shulman (1998). "A common network of functional areas for attention and eye movements." Neuron **21**: 761-773.
- Corbetta, M., J. M. Kincade, J. M. Ollinger, M. P. McAvoy and G. L. Shulman (2000). "Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex." Nature Neuroscience **3**(3): 292-297.
- Corbetta, M., F. M. Miezin, S. Dobmeyer, G. L. Shulman and S. E. Petersen (1991). "Selective and divided attention during visual discriminations of shape, color, and speed: functional anatomy by positron emission tomography." Journal of Neuroscience **11**(8): 2383-2402.
- Corbetta, M., F. M. Miezin, G. L. Shulman and S. E. Petersen (1993). "A PET study of visuospatial attention." The Journal of Neuroscience **13**(3): 1202-1226.
- Corbetta, M., G. Patel and G. L. Shulman (2008). "The reorienting system of the human brain: from environment to theory of mind." Neuron **58**(3): 306-324.
- Corbetta, M. and G. L. Shulman (2002). "Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain." Nat Rev Neurosci **3**(3): 201-215.
- Coull, J. T., C. D. Frith, C. Buchel and A. C. Nobre (2000). "Orienting attention in time: behavioural and neuroanatomical distinction between exogenous and endogenous shifts." Neuropsychologia **38**(6): 808-819.

- Couperus, J. W. and G. R. Mangun (2010). "Signal enhancement and suppression during visual-spatial selective attention." Brain Res **1359**: 155-177.
- Cox, D. D. and R. L. Savoy (2003). "Functional magnetic resonance imaging (fMRI) "brain reading": detecting and classifying distributed patterns of fMRI activity in human visual cortex." Neuroimage **19**(2 Pt 1): 261-270.
- Cox, M. A., M. C. Schmid, A. J. Peters, R. C. Saunders, D. A. Leopold and A. Maier (2013). "Receptive field focus of visual area V4 neurons determines responses to illusory surfaces." Proc Natl Acad Sci U S A **110**(42): 17095-17100.
- Crundall, D., G. G. Cole and A. Galpin (2007). "Object-based attention is mediated by collinearity of targets." Q J Exp Psychol (Hove) **60**(1): 137-153.
- Cuffin, B. N. (1990). "Effects of head shape on EEG's and MEG's." IEEE Trans Biomed Eng **37**(1): 44-52.
- Cui, L., Y. Wang, H. Wang, S. Tian and J. Kong (2000). "Human brain sub-systems for discrimination of visual shapes." Neuroreport **11**(11): 2415-2418.
- Culham, J. C., S. A. Brandt, P. Cavanagh, N. G. Kanwisher, A. M. Dale and R. B. H. Tootell (1998). "Cortical fMRI activation produced by attentive tracking of moving targets." Journal of Neurophysiology **80**: 2657-2670.
- Culham, J. C., P. Cavanagh and N. G. Kanwisher (2001). "Attention Response Functions. Characterizing Brain Areas Using fMRI Activation during Parametric Variations of Attentional Load." Neuron **32**(4): 737-745.
- Czigler, I., L. Balazs and I. Winkler (2002). "Memory-based detection of task-irrelevant visual changes." Psychophysiology **39**(6): 869-873.
- d'Avossa, G., G. L. Shulman, A. Z. Snyder and M. Corbetta (2006). "Attentional selection of moving objects by a serial process." Vision Res **46**(20): 3403-3412.
- Dale, A. M. and R. L. Buckner (1997). "Selective averaging of rapidly presented individual trials using fMRI." Hum Brain Mapp **5**(5): 329-340.
- Davis, G. and J. Driver (1994). "Parallel detection of Kanizsa subjective figures in the human visual system." Nature **371**(6500): 791-793.
- Davis, G. and J. Driver (1997). "A functional role for illusory colour spreading in the control of focused visual attention." Perception **26**(11): 1397-1411.
- de Fockert, J., G. Rees, C. Frith and N. Lavie (2004). "Neural correlates of attentional capture in visual search." J Cogn Neurosci **16**(5): 751-759.
- Dehaene, S. and J. P. Changeux (1993). "Development of elementary numerical abilities: a neuronal model." J Cogn Neurosci **5**(4): 390-407.
- Desimone, R. and J. Duncan (1995). "Neural mechanisms of selective visual attention." Annual Review of Neurosciences **18**: 193-222.

- Desimone, R., S. J. Schein, J. Moran and L. G. Ungerleider (1985). "Contour, color and shape analysis beyond the striate cortex." Vision Research **25**(3): 441-452.
- Desimone, R. and L. G. Ungerleider (1989). Neural mechanisms of visual processing in monkeys. Handbook of Neuropsychology. F. Boller and J. Grafman. New York, Elsevier Science Publishers B.V. **2**: 267-299.
- Deutsch, J. A. and D. Deutsch (1963). "Some theoretical considerations." Psychol Rev **70**: 80-90.
- Disbrow, E. A., D. A. Slutsky, T. P. Roberts and L. A. Krubitzer (2000). "Functional MRI at 1.5 tesla: a comparison of the blood oxygenation level-dependent signal and electrophysiology." Proc Natl Acad Sci U S A **97**(17): 9718-9723.
- Doniger, G. M., J. J. Foxe, C. E. Schroeder, M. M. Murray, B. A. Higgins and D. C. Javitt (2001). "Visual perceptual learning in human object recognition areas: a repetition priming study using high-density electrical mapping." Neuroimage **13**(2): 305-313.
- Downing, P. E. and S. Pinker (1985). The spatial structure of visual attention. Attention and Performance XI. M. I. Posner and O. S. Marin. Hillsdale, NJ, Erlbaum: 171-188.
- Drew, T., T. S. Horowitz, J. M. Wolfe and E. K. Vogel (2012). "Neural measures of dynamic changes in attentive tracking load." J Cogn Neurosci **24**(2): 440-450.
- Drew, T., A. W. McCollough, T. S. Horowitz and E. K. Vogel (2009). "Attentional enhancement during multiple-object tracking." Psychon Bull Rev **16**(2): 411-417.
- Drew, T. and E. K. Vogel (2008). "Neural measures of individual differences in selecting and tracking multiple moving objects." J Neurosci **28**(16): 4183-4191.
- Driver, J. (1996). "Attention and segmentation." Psychologist: 119 - 123.
- Driver, J. and G. C. Baylis (1989). "Movement and visual attention: the spotlight metaphor breaks down." Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance **15**(3): 448-456.
- Dumoulin, S. O. and B. A. Wandell (2008). "Population receptive field estimates in human visual cortex." Neuroimage **39**(2): 647-660.
- Duncan, J. (1984). "Selective attention and the organization of visual information." Journal of Experimental Psychology: General **113**(4): 501-517.
- Duncan, J. and G. W. Humphreys (1989). "Visual search and stimulus similarity." Psychological Review **96**(3): 433-458.
- Eckstein, M. P., J. P. Thomas, J. Palmer and S. S. Shimozaki (2000). "A signal detection model predicts the effects of set size on visual search accuracy for feature, conjunction, triple conjunction, and disjunction displays." Percept Psychophys **62**(3): 425-451.
- Edelman, S., K. Grill-Spector, T. Kushnir and R. Malach (1998). "Towards direct visualization of the internal shape representation space by fMRI." Psychobiology **26**: 309-321.

- Egeth, H., N. Marcus and W. Bevan (1972). "Target-set and response-set interaction: implications for models of human information processing." Science **176**(4042): 1447-1448.
- Egeth, H. E., R. A. Virzi and H. Garbat (1984). "Searching for conjunctively defined targets." Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance **10**(1): 32-39.
- Egly, R., J. Driver and R. D. Rafal (1994). "Shifting visual attention between objects and locations: evidence from normal and parietal lesion subjects." Journal of Experimental Psychology: General **123**(2): 161-177.
- Ekstrom, L. B., P. R. Roelfsema, J. T. Arsenault, G. Bonmassar and W. Vanduffel (2008). "Bottom-up dependent gating of frontal signals in early visual cortex." Science **321**(5887): 414-417.
- Engel, A. K., P. Konig, A. K. Kreiter and W. Singer (1991). "Interhemispheric synchronization of oscillatory neuronal responses in cat visual cortex." Science **252**(5009): 1177-1179.
- Engel, F. L. (1971). "Visual conspicuity, directed attention and retinal locus." Vision Res **11**(6): 563-576.
- Enns, J. T. and R. A. Rensink (1990). "Influence of scene-based properties on visual search." Science **247**: 721-723.
- Epstein, R., E. A. Deyoe, D. Z. Press, A. C. Rosen and N. Kanwisher (2001). "Neuropsychological evidence for a topographical learning mechanism in parahippocampal cortex." Cogn Neuropsychol **18**(6): 481-508.
- Eriksen, C. W. (1995). "The flankers task and response competition: A useful tool for investigating a variety of cognitive problems." Visual Cognition **2**: 101-118.
- Eriksen, C. W. and J. E. Hoffman (1972). "Temporal and spatial characteristics of selective encoding from visual displays." Perception & Psychophysics **12**(1): 201-204.
- Eriksen, C. W. and J. E. Hoffman (1973). "The extent of processing of noise elements during selective encoding from visual displays." Perception & Psychophysics **14**(1): 155-160.
- Eriksen, C. W. and J. D. S. James (1986). "Visual attention within and around the field of focal attention: a zoom lens model." Perception & Psychophysics **40**(4): 225-240.
- Eriksen, C. W. and T. D. Murphy (1987). "Movement of attentional focus across the visual field: a critical look at the evidence." Percept Psychophys **42**(3): 299-305.
- Eulitz, C., H. Eulitz and T. Elbert (1997). "Differential outcomes from magneto- and electroencephalography for the analysis of human cognition." Neurosci Lett **227**(3): 185-188.
- Felleman, D. J. and D. C. Van Essen (1991). "Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex." Cerebral Cortex **1**: 1-47.

- Flombaum, J. I., B. J. Scholl and Z. W. Pylyshyn (2008). "Attentional resources in visual tracking through occlusion: the high-beams effect." Cognition **107**(3): 904-931.
- Fox, M. D., M. Corbetta, A. Z. Snyder, J. L. Vincent and M. E. Raichle (2006). "Spontaneous neuronal activity distinguishes human dorsal and ventral attention systems." Proc Natl Acad Sci U S A **103**(26): 10046-10051.
- Franconeri, S. L., G. A. Alvarez and P. Cavanagh (2013). "Flexible cognitive resources: competitive content maps for attention and memory." Trends Cogn Sci **17**(3): 134-141.
- Franconeri, S. L., S. V. Jonathan and J. M. Scimeca (2010). "Tracking multiple objects is limited only by object spacing, not by speed, time, or capacity." Psychol Sci **21**(7): 920-925.
- Freedman, D. J. and J. A. Assad (2006). "Experience-dependent representation of visual categories in parietal cortex." Nature **443**(7107): 85-88.
- Friston, K. J., A. P. Holmes, J. B. Poline, P. J. Grasby, S. C. Williams, R. S. Frackowiak and R. Turner (1995). "Analysis of fMRI time-series revisited." Neuroimage **2**(1): 45-53.
- Fuchs, M., M. Wagner, H. A. Wischmann, T. Kohler, A. Theissen, R. Drenckhahn and H. Buchner (1998). "Improving source reconstructions by combining bioelectric and biomagnetic data." Electroencephalogr Clin Neurophysiol **107**(2): 93-111.
- Garner, W. R. (1974). The Processing of Information and Structure, by Wendell R. Garner, L. Erlbaum Associates; Distributed by Halsted Press, New York.
- Gattass, R., A. P. B. Sousa and C. G. Gross (1988). "Visuotopic organization and extent of V3 and V4 of the macaque." Journal of Neuroscience **8**(6): 1831-1845.
- Gegenfurtner, K. R. and J. Rieger (2000). "Sensory and cognitive contributions of color to the recognition of natural scenes." Curr Biol **10**(13): 805-808.
- Gibson, B. S. and H. Egeth (1994). "Inhibition and disinhibition of return: evidence from temporal order judgments." Percept Psychophys **56**(6): 669-680.
- Giesbrecht, B., D. H. Weissman, M. G. Woldorff and G. R. Mangun (2006). "Pre-target activity in visual cortex predicts behavioral performance on spatial and feature attention tasks." Brain Res.
- Giesbrecht, B., M. G. Woldorff, A. W. Song and G. R. Mangun (2003). "Neural mechanisms of top-down control during spatial and feature attention." Neuroimage **19**(3): 496-512.
- Goldberg, M. E. and C. L. Colby (1989). The neurophysiology of spatial vision. Handbook of neuropsychology. F. Boller and J. Grafman, Elsevier Science Publishers B.V. **2**: 301-315.
- Goldberg, M. E. and R. H. Wurtz (1972). "Activity of superior colliculus in behaving monkey. I. Visual receptive fields of single neurons." J Neurophysiol **35**(4): 542-559.
- Goodale, M. A. and A. D. Milner (1992). "Separate visual pathways for perception and action." Trends in Neuroscience **15**: 20-25.

- Gray, C. M., P. Konig, A. K. Engel and W. Singer (1989). "Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties." Nature **338**(6213): 334-337.
- Grill-Spector, K., T. Kushnir, T. Hendler, S. Edelman, Y. Itzchak and R. Malach (1998). "A sequence of object-processing stages revealed by fMRI in the human occipital lobe." Human Brain Mapping **6**: 316-328.
- Grossberg, S., E. Mingolla and T. J. Ross (1994). "A neural theory of attentive visual search: interactions of boundary, surface, spatial, and object representations." Psychological Review **101**(3): 470-489.
- Haenny, P. E., J. H. Maunsell and P. H. Schiller (1988). "State dependent activity in monkey visual cortex. II Retinal and extraretinal factors in V4." Experimental Brain Research **69**: 245-259.
- Hämäläinen, M., R. Hari, R. J. Ilmoniemi, J. Knuutila and O. V. Lounasmaa (1993). "Magnetencephalography - theory, instrumentation, and applications to noninvasive studies of the working human brain." Reviews of Modern Physics **65**(2): 413-497.
- Han, S., E. W. Yund and D. L. Woods (2003). "An ERP study of the global precedence effect: the role of spatial frequency." Clin Neurophysiol **114**(10): 1850-1865.
- Handy, T. C. and G. R. Mangun (2000). "Attention and spatial selection: electrophysiological evidence for modulation by perceptual load." Percept Psychophys **62**(1): 175-186.
- Hanke, M., Y. O. Halchenko, P. B. Sederberg, S. J. Hanson, J. V. Haxby and S. Pollmann (2009). "PyMVPA: A python toolbox for multivariate pattern analysis of fMRI data." Neuroinformatics **7**(1): 37-53.
- Harms, L. and C. Bundesen (1983). "Color segregation and selective attention in a nonsearch task." Percept Psychophys **33**(1): 11-19.
- Hasson, U., M. Harel, I. Levy and R. Malach (2003). "Large-scale mirror-symmetry organization of human occipito-temporal object areas." Neuron **37**(6): 1027-1041.
- Haushofer, J., M. S. Livingstone and N. Kanwisher (2008). "Multivariate patterns in object-selective cortex dissociate perceptual and physical shape similarity." PLoS Biol **6**(7): e187.
- Haxby, J. V., M. I. Gobbini, M. L. Furey, A. Ishai, J. L. Schouten and P. Pietrini (2001). "Distributed and overlapping representations of faces and objects in ventral temporal cortex." Science **293**(5539): 2425-2430.
- Haxby, J. V., J. S. Guntupalli, A. C. Connolly, Y. O. Halchenko, B. R. Conroy, M. I. Gobbini, M. Hanke and P. J. Ramadge (2011). "A common, high-dimensional model of the representational space in human ventral temporal cortex." Neuron **72**(2): 404-416.
- Haxby, J. V., B. Horwitz, L. G. Ungerleider, J. M. Maisog, P. Pietrini and C. L. Grady (1994). "The functional organization of human extrastriate cortex: a PET-rCBF study of selective attention to faces and locations." Journal of Neuroscience **14**(6336-6353).

- Hayashi, E., Y. Kuroiwa, S. Omoto, T. Kamitani, M. Li and S. Koyano (2004). "Visual evoked potential changes related to illusory perception in normal human subjects." Neurosci Lett **359**(1-2): 29-32.
- Haynes, J. D. and G. Rees (2005). "Predicting the stream of consciousness from activity in human visual cortex." Curr Biol **15**(14): 1301-1307.
- Hayworth, K. J. and I. Biederman (2006). "Neural evidence for intermediate representations in object recognition." Vision Res **46**(23): 4024-4031.
- He, S., P. Cavanagh and J. Intriligator (1996). "Attentional resolution and the locus of visual awareness." Nature **383**(6598): 334-337.
- He, S. and K. Nakayama (1992). "Surfaces versus features in visual search." Nature **359**: 231-233.
- Heilman, K. M. and E. Valenstein (1972). "Frontal lobe neglect in man." Neurology **22**: 660-664.
- Heinze, H. J., G. R. Mangun, W. Burchert, H. Hinrichs, M. Scholz, T. F. Münte, A. Gös, M. Scherg, S. Johannes, H. Hundeshagen, M. S. Gazzaniga and S. A. Hillyard (1994). "Combined spatial and temporal imaging of brain activity during visual selective attention in humans." Nature **372**(8): 543-546.
- Herrmann, C. S. and V. Bosch (2001). "Gestalt perception modulates early visual processing." Neuroreport **12**(5): 901-904.
- Heywood, C. A. and R. W. Kentridge (2003). "Achromatopsia, color vision, and cortex." Neurol Clin **21**(2): 483-500.
- Hillyard, S. A., H. Hinrichs, C. Tempelmann, S. T. Morgan, J. C. Hansen, H. Scheich and H.-J. Heinze (1997). "Combining steady-state visual evoked potentials and fMRI to localize brain activity during selective attention." Human Brain Mapping **5**: 287-292.
- Hinrichs, H., M. Scholz, C. Tempelmann, M. G. Woldorff, A. M. Dale and H. J. Heinze (2000). "Deconvolution of event-related fMRI responses in fast-rate experimental designs: tracking amplitude variations." J Cogn Neurosci **12 Suppl 2**: 76-89.
- Holcombe, A. O., W. Y. Chen and P. D. Howe (2014). "Object tracking: absence of long-range spatial interference supports resource theories." J Vis **14**(6): 1.
- Hopf, J.-M., C. N. Boehler, S. J. Luck, J. K. Tsotsos, H.-J. Heinze and M. A. Schoenfeld (2006). "Direct neurophysiological evidence for spatial suppression surrounding the focus of attention in vision." PNAS **103**(4): 1053-1058.
- Hopf, J.-M., S. J. Luck, M. Girelli, T. Hagner, G. R. Mangun, H. Scheich and H.-J. Heinze (2000). "Neural sources of focused attention in visual search." Cerebral Cortex **10**: 1233-1241.
- Hopf, J. M., K. Boelmans, M. A. Schoenfeld, S. J. Luck and H. J. Heinze (2004). "Attention to features precedes attention to locations in visual search: evidence from electromagnetic brain responses in humans." J Neurosci **24**(8): 1822-1832.

- Hopfinger, J. B., M. H. Buonocore and G. R. Mangun (2000). "The neural mechanisms of top-down attentional control." Nature Neuroscience **3**(3): 284-291.
- Hoshi, E., K. Shima and J. Tanji (1998). "Task-dependent selectivity of movement-related neuronal activity in the primate prefrontal cortex." J Neurophysiol **80**(6): 3392-3397.
- Howe, P. D., M. A. Cohen, Y. Pinto and T. S. Horowitz (2010). "Distinguishing between parallel and serial accounts of multiple object tracking." J Vis **10**(8): 11.
- Howe, P. D., T. S. Horowitz, I. A. Morocz, J. Wolfe and M. S. Livingstone (2009). "Using fMRI to distinguish components of the multiple object tracking task." J Vis **9**(4): 10 11-11.
- Humphreys, G., P. T. Quinlan and G. Riddoch (1989). "Grouping processes in visual search: effects with single- and combined-feature targets." Journal of Experimental Psychology: General **118**: 258-279.
- Humphreys, G. W. (1981). "Direct vs. indirect tests of the information available from masked displays: what visual masking does and does not prevent." Br J Psychol **72**(Pt 3): 323-330.
- Iadecola, C., G. Yang, T. J. Ebner and G. Chen (1997). "Local and propagated vascular responses evoked by focal synaptic activity in cerebellar cortex." J Neurophysiol **78**(2): 651-659.
- Ikkai, A., T. A. Jerde and C. E. Curtis (2011). "Perception and action selection dissociate human ventral and dorsal cortex." J Cogn Neurosci **23**(6): 1494-1506.
- Intriligator, J. and P. Cavanagh (2001). "The spatial resolution of visual attention." Cognit Psychol **43**(3): 171-216.
- Iordanescu, L., M. Grabowecky and S. Suzuki (2009). "Demand-based dynamic distribution of attention and monitoring of velocities during multiple-object tracking." J Vis **9**(4): 1 1-12.
- Ito, M. and C. D. Gilbert (1999). "Attention modulates contextual influences in the primary visual cortex of alert monkeys." Neuron **22**: 593-604.
- Ito, M., H. Tamura, I. Fujita and K. Tanaka (1995). "Size and position invariance of neuronal responses in monkey inferotemporal cortex." J Neurophysiol **73**(1): 218-226.
- James, T. W., J. Culham, G. K. Humphrey, A. D. Milner and M. A. Goodale (2003). "Ventral occipital lesions impair object recognition but not object-directed grasping: an fMRI study." Brain **126**(Pt 11): 2463-2475.
- Jiang, Y., C. N. Boehler, N. Nonnig, E. Duzel, J. M. Hopf, H. J. Heinze and M. A. Schoenfeld (2008). "Binding 3-D Object Perception in the Human Visual Cortex." J Cogn Neurosci **20**(4): 553-562.
- Jiang, Y. and S. Han (2005). "Neural mechanisms of global/local processing of bilateral visual inputs: an ERP study." Clin Neurophysiol **116**(6): 1444-1454.

- Johannes, S., T. F. Munte, H. J. Heinze and G. R. Mangun (1995). "Luminance and spatial attention effects on early visual processing." Brain Res Cogn Brain Res **2**(3): 189-205.
- Jonides, J. (1981). Voluntary vs. Automatic control over the mind's eye's movement. Attention and Performance IX. J. B. Long and A. D. Baddeley. Hillsdale, N.J, Lawrence Erlbaum Associates.
- Jonides, J. (1983). "Further toward a model of the mind's eye's movement." Bull Psychon Society **21**(4): 247-250.
- Jonides, J. and D. E. Irwin (1981). "Capturing attention." Cognition **10**: 145-150.
- Jonides, J. and S. Yantis (1988). "Uniqueness of abrupt visual onset in capturing attention." Percept Psychophys **43**(4): 346-354.
- Jovicich, J., R. J. Peters, C. Koch, J. Braun, L. Chang and T. Ernst (2001). "Brain areas specific for attentional load in a motion-tracking task." J Cogn Neurosci **13**(8): 1048-1058.
- Julesz, B. (1971). Foundations of Cyclopean Perception, University of Chicago Press.
- Kahneman, D. and A. Treisman (1984). Changing views of attention and automaticity. Varieties of attention. R. Parasuraman and D. R. Davis. New York, Academic Press: 29-61.
- Kahneman, D., A. Treisman and B. J. Gibbs (1992). "The reviewing of object files: object-specific integration of information." Cognit Psychol **24**(2): 175-219.
- Kamitani, Y. and F. Tong (2006). "Decoding Seen and Attended Motion Directions from Activity in the Human Visual Cortex." Current Biology **16**: 1096-1102.
- Kaneoke, Y., T. Urakawa, M. Hirai, R. Kakigi and I. Murakami (2009). "Neural basis of stable perception of an ambiguous apparent motion stimulus." Neuroscience **159**(1): 150-160.
- Kanwisher, N. and J. Driver (1992). "Objects, attributes, and visual attention: which, what, where." Psychological Science **1**: 26 - 31.
- Kanwisher, N., J. McDermott and M. M. Chun (1997). "The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception." J Neurosci **17**(11): 4302-4311.
- Karnath, H. O., S. Ferber and M. Himmelbach (2001). "Spatial awareness is a function of the temporal not the posterior parietal lobe." Nature **411**(6840): 950-953.
- Kastner, S., P. De Weerd, R. Desimone and L. G. Ungerleider (1998). "Mechanisms of directed attention in the human extrastriate cortex as revealed by functional MRI." Science **282**: 108-111.
- Kastner, S. and L. G. Ungerleider (2000). "Mechanisms of visual attention in the human cortex." Annu Rev Neurosci **23**: 315-341.
- Kiefer, R. J. and P. Siple (1987). "Spatial constraints on the voluntary control of attention across visual space." Can J Psychol **41**(4): 474-489.

- Kienitz, R., M. A. Cox, J. T. Schmiedt, R. C. Saunders, D. A. Leopold, A. Maier and M. C. Schmid (2014). Rhythmic neural activity during perceptual grouping in visual area V4 and its dependence on area V1 input. Society for Neuroscience Annual Meeting, Washington D.C.
- Kimchi, R. and M. A. Peterson (2008). "Figure-ground segmentation can occur without attention." Psychol Sci **19**(7): 660-668.
- Kimchi, R., Y. Yeshurun and A. Cohen-Savransky (2007). "Automatic, stimulus-driven attentional capture by objecthood." Psychon Bull Rev **14**(1): 166-172.
- Kiss, M., A. Grubert and M. Eimer (2013). "Top-down task sets for combined features: behavioral and electrophysiological evidence for two stages in attentional object selection." Atten Percept Psychophys **75**(2): 216-228.
- Klein, R. and M. Farrell (1989). "Search performance without eye movements." Percept Psychophys **46**(5): 476-482.
- Knierim, J. J. and D. C. Van Essen (1992). "Neuronal responses to static texture patterns in area V1 of the alert macaque monkey." Journal of Neurophysiology **67**(4): 961-980.
- Koch, C. and S. Ullman (1985). "Shifts in selective visual attention: towards the underlying neural circuitry." Human Neurobiology **4**: 219-227.
- Kong, J., Y. Wang, W. Zhang, H. Wang, H. Wei, H. Shang, X. Yang and D. Zhuang (2000). "Event-related brain potentials elicited by a number discrimination task." Neuroreport **11**(6): 1195-1197.
- Kourtzi, Z. and N. Kanwisher (2000). "Cortical regions involved in perceiving object shape." Journal of Neuroscience **20**(9): 3310-3318.
- Kourtzi, Z., A. S. Tolias, C. F. Altmann, M. Augath and N. K. Logothetis (2003). "Integration of local features into global shapes: monkey and human fMRI studies." Neuron **37**(2): 333-346.
- Kramer, A. F. and A. Jacobson (1991). "Perceptual organization and focused attention: the role of objects and proximity in visual processing." Percept Psychophys **50**(3): 267-284.
- Kramer, A. F., T. A. Weber and S. E. Watson (1997). "Object-based attentional selection--grouped arrays or spatially invariant representations?: comment on vecera and Farah (1994)." J Exp Psychol Gen **126**(1): 3-13.
- Kriegeskorte, N., R. Goebel and P. Bandettini (2006). "Information-based functional brain mapping." Proc Natl Acad Sci U S A **103**(10): 3863-3868.
- Kriegeskorte, N., B. Sorger, M. Naumer, J. Schwarzbach, E. van den Boogert, W. Hussy and R. Goebel (2003). "Human cortical object recognition from a visual motion flowfield." J Neurosci **23**(4): 1451-1463.

- Krishnapuram, B., L. Carin, M. A. Figueiredo and A. J. Hartemink (2005). "Sparse multinomial logistic regression: fast algorithms and generalization bounds." IEEE transactions on pattern analysis and machine intelligence **27**(6): 957-968.
- Krose, B. J. and B. Julesz (1989). "The control and speed of shifts of attention." Vision Res **29**(11): 1607-1619.
- Kwak, H. W., D. Dagenbach and H. Egeth (1991). "Further evidence for a time-independent shift of the focus of attention." Percept Psychophys **49**(5): 473-480.
- Laberge, D. (1973). "Attention and the measurement of perceptual learning." Mem Cognit **1**(3): 268-276.
- LaBerge, D. (1983). "Spatial extend of attention to letters in words." Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance **9**: 371-379.
- LaBerge, D. and V. Brown (1986). "Variations in size of the visual field in which targets are presented: an attentional range effect." Percept Psychophys **40**(3): 188-200.
- LaConte, S., J. Anderson, S. Muley, J. Ashe, S. Frutiger, K. Rehm, L. K. Hansen, E. Yacoub, X. Hu, D. Rottenberg and S. Strother (2003). "The evaluation of preprocessing choices in single-subject BOLD fMRI using NPAIRS performance metrics." Neuroimage **18**(1): 10-27.
- Lankheet, M. J. and F. A. Verstraten (1995). "Attentional modulation of adaptation to two-component transparent motion." Vision Res **35**(10): 1401-1412.
- Larsson, J. and D. J. Heeger (2006). "Two retinotopic visual areas in human lateral occipital cortex." J Neurosci **26**(51): 13128-13142.
- Lauterbur, P. C. (1973). "Image Formation by Induced Local Interactions: Examples Employing Nuclear Magnetic Resonance." Nature **242**(5394): 190-191.
- Lavie, N. (1995). "Perceptual load as a necessary condition for selective attention." J Exp Psychol Hum Percept Perform **21**(3): 451-468.
- Lavie, N. and J. Driver (1996). "On the spatial extent of attention in object-based visual selection." Percept Psychophys **58**(8): 1238-1251.
- Lavie, N. and Y. Tsal (1994). "Perceptual load as a major determinant of the locus of selection in visual attention." Perception & Psychophysics **56**(2): 183-197.
- Lescroart, M. D. and I. Biederman (2013). "Cortical representation of medial axis structure." Cereb Cortex **23**(3): 629-637.
- Lewis, J. W. and D. C. Van Essen (2000). "Corticocortical connections of visual, sensorimotor, and multimodal processing areas in the parietal lobe of the macaque monkey." J Comp Neurol **428**(1): 112-137.
- Liebe, S., G. M. Hoerzer, N. K. Logothetis and G. Rainer (2012). "Theta coupling between V4 and prefrontal cortex predicts visual short-term memory performance." Nat Neurosci **15**(3): 456-462, S451-452.

- Ling, S., T. Liu and M. Carrasco (2009). "How spatial and feature-based attention affect the gain and tuning of population responses." Vision Res **49**(10): 1194-1204.
- Liu, G., E. L. Austen, K. S. Booth, B. D. Fisher, R. Argue, M. I. Rempel and J. T. Enns (2005). "Multiple-object tracking is based on scene, not retinal, coordinates." J Exp Psychol Hum Percept Perform **31**(2): 235-247.
- Liu, T., L. Hospadaruk, D. C. Zhu and J. L. Gardner (2011). "Feature-specific attentional priority signals in human cortex." J Neurosci **31**(12): 4484-4495.
- Liu, T., J. Larsson and M. Carrasco (2007). "Feature-based attention modulates orientation-selective responses in human visual cortex." Neuron **55**(2): 313-323.
- Liu, T., S. D. Slotnick, J. T. Serences and S. Yantis (2003). "Cortical mechanisms of feature-based attentional control." Cereb Cortex **13**(12): 1334-1343.
- Logothetis, N. K., J. Pauls, M. Augath, T. Trinath and A. Oeltermann (2001). "Neurophysiological investigation of the basis of the fMRI signal." Nature **412**(6843): 150-157.
- Lu, Z. L. and B. A. Doshier (1998). "External noise distinguishes attention mechanisms." Vision Res **38**(9): 1183-1198.
- Lu, Z. L. and B. A. Doshier (2000). "Spatial attention: different mechanisms for central and peripheral temporal precues?" J Exp Psychol Hum Percept Perform **26**(5): 1534-1548.
- Luck, S. J., L. Chelazzi, S. A. Hillyard and R. Desimone (1997). "Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex." Journal of Neurophysiology **77**: 24-42.
- Luck, S. J. and S. A. Hillyard (1994). "Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search." Psychophysiology **31**: 291-308.
- Macaluso, E. and F. Patria (2007). "Spatial re-orienting of visual attention along the horizontal or the vertical axis." Exp Brain Res **180**(1): 23-34.
- MacCallum, R. C., S. Zhang, K. J. Preacher and D. D. Rucker (2002). "On the practice of dichotomization of quantitative variables." Psychol Methods **7**(1): 19-40.
- Magnussen, S. (2000). "Low-level memory processes in vision." Trends Neurosci **23**(6): 247-251.
- Makovski, T. and Y. V. Jiang (2009). "The role of visual working memory in attentive tracking of unique objects." J Exp Psychol Hum Percept Perform **35**(6): 1687-1697.
- Malach, R., J. B. Reppas, R. R. Benson, K. K. Kwong, H. Jiang, W. A. Kennedy, P. J. Ledden, T. J. Brady, B. R. Rosen and R. B. Tootell (1995). "Object-related activity revealed by functional magnetic resonance imaging in human occipital cortex." Proc Natl Acad Sci U S A **92**(18): 8135-8139.
- Mangun, G. R. (1995). "Neural mechanisms of visual selective attention." Psychophysiology **32**: 4-18.

- Mangun, G. R. and S. A. Hillyard (1990). "Allocation of visual attention to spatial locations: tradeoff functions for event-related brain potentials and detection performance." Perception & Psychophysics **47**(6): 532-550.
- Mansfield, P. and A. A. Maudsley (1977). "Medical imaging by NMR." Br J Radiol **50**(591): 188-194.
- Marrara, M. T. and C. M. Moore (2000). "Role of perceptual organization while attending in depth." Percept Psychophys **62**(4): 786-799.
- Martinez, A., D. S. Ramanathan, J. J. Foxe, D. C. Javitt and S. A. Hillyard (2007). "The role of spatial attention in the selection of real and illusory objects." J Neurosci **27**(30): 7963-7973.
- Martinez, A., W. Teder-Salejarvi, M. Vazquez, S. Molholm, J. J. Foxe, D. C. Javitt, F. Di Russo, M. S. Worden and S. A. Hillyard (2006). "Objects are highlighted by spatial attention." J Cogn Neurosci **18**(2): 298-310.
- Martinez-Trujillo, J. C. and S. Treue (2004). "Feature-based attention increases the selectivity of population responses in primate visual cortex." Curr Biol **14**(9): 744-751.
- Maunsell, J. H., G. Sclar, T. A. Nealey and D. D. DePriest (1991). "Extraretinal representations in area V4 in the macaque monkey." Visual neuroscience **7**(6): 561-573.
- McCormick, P. A. and R. Klein (1990). "The spatial distribution of attention during covert visual orienting." Acta Psychol (Amst) **75**(3): 225-242.
- McKeown, M. J., S. Makeig, G. G. Brown, T. P. Jung, S. S. Kindermann, A. J. Bell and T. J. Sejnowski (1998). "Analysis of fMRI data by blind separation into independent spatial components." Hum Brain Mapp **6**(3): 160-188.
- McMains, S. A., H. M. Fehd, T. A. Emmanouil and S. Kastner (2007). "Mechanisms of feature- and space-based attention: response modulation and baseline increases." J Neurophysiol **98**(4): 2110-2121.
- McMains, S. A. and D. C. Somers (2004). "Multiple spotlights of attentional selection in human visual cortex." Neuron **42**(4): 677-686.
- Meehl, P. E. (1992). "Factors and taxa, traits and types, differences of degree and differences in kind." Journal of Personality **60**(1): 117-174.
- Mendola, J. D., A. M. Dale, B. Fischl, A. K. Liu and R. B. Tootell (1999). "The representation of illusory and real contours in human cortical visual areas revealed by functional magnetic resonance imaging." J Neurosci **19**(19): 8560-8572.
- Mesulam, M.-M. (1981). "A cortical network for directed attention and unilateral neglect." Annals of Neurology **10**: 309-325.
- Mesulam, M. M. (1990). "Large-scale neurocognitive networks and distributed processing for attention, language, and memory." Ann Neurol **28**(5): 597-613.

- Miller, E. K. and J. D. Cohen (2001). "An integrative theory of prefrontal cortex function." Annu Rev Neurosci **24**: 167-202.
- Milner, A. D. and M. A. Goodale (1995). The visual brain in action. Oxford, Oxford University Press.
- Milner, A. D., D. I. Perrett, R. S. Johnston, P. J. Benson, T. R. Jordan, D. W. Heeley, D. Bettucci, F. Mortara, R. Mutani, E. Terazzi and et al. (1991). "Perception and action in 'visual form agnosia'." Brain **114 (Pt 1B)**: 405-428.
- Mitchell, J. F., G. R. Stoner and J. H. Reynolds (2004). "Object-based attention determines dominance in binocular rivalry." Nature **429(6990)**: 410-413.
- Mitchell, T. M., R. Hutchinson, R. S. Niculescu, F. Pereira, X. Wang and M. Just (2004). "Learning to decode cognitive states from brain images." Machine Learning **57**: 145-175.
- Miyashita, Y. and H. S. Chang (1988). "Neuronal correlate of pictorial short-term memory in the primate temporal cortex." Nature **331(6151)**: 68-70.
- Molenberghs, P., M. M. Mesulam, R. Peeters and R. R. Vandenberghe (2007). "Remapping attentional priorities: differential contribution of superior parietal lobule and intraparietal sulcus." Cereb Cortex **17(11)**: 2703-2712.
- Moore, C., S. Yantis and B. Vaughan (1998). "Object-based visual selection: Evidence from perceptual completion." Psychological Science **9**: 104-110.
- Moore, T. and M. Fallah (2004). "Microstimulation of the frontal eye field and its effects on covert spatial attention." J Neurophysiol **91(1)**: 152-162.
- Moran, J. and R. Desimone (1985). "Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex." Science **229(4715)**: 782-784.
- Motter, B. (1993). "Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli." Journal of Neurophysiology **70(3)**: 909-919.
- Mourao-Miranda, J., A. L. Bokde, C. Born, H. Hampel and M. Stetter (2005). "Classifying brain states and determining the discriminating activation patterns: Support Vector Machine on functional MRI data." Neuroimage **28(4)**: 980-995.
- Movshon, J. A. and W. T. Newsome (1996). "Visual response properties of striate cortical neurons projecting to area MT in macaque monkeys." J Neurosci **16(23)**: 7733-7741.
- Muller, H. J. and P. M. Rabbitt (1989). "Reflexive and voluntary orienting of visual attention: time course of activation and resistance to interruption." J Exp Psychol Hum Percept Perform **15(2)**: 315-330.
- Muller, N. G. and A. Kleinschmidt (2003). "Dynamic interaction of object- and space-based attention in retinotopic visual areas." J Neurosci **23(30)**: 9812-9816.
- Muller, N. G. and A. Kleinschmidt (2004). "The attentional 'spotlight's' penumbra: center-surround modulation in striate cortex." Neuroreport **15(6)**: 977-980.

- Murray, M. M., G. R. Wylie, B. A. Higgins, D. C. Javitt, C. E. Schroeder and J. J. Foxe (2002). "The spatiotemporal dynamics of illusory contour processing: combined high-density electrical mapping, source analysis, and functional magnetic resonance imaging." *J Neurosci* **22**(12): 5055-5073.
- Murray, S. O. and E. Wojciulik (2004). "Attention increases neural selectivity in the human lateral occipital complex." *Nat Neurosci* **7**(1): 70-74.
- Nakayama, K. and G. H. Silverman (1986). "Serial and parallel processing of visual feature conjunctions." *Nature* **320**: 264-265.
- Neisser, U. and R. Lazar (1964). "Searching for Novel Targets." *Percept Mot Skills* **19**: 427-432.
- Newsome, W. T., K. H. Britten, C. D. Salzman and J. A. Movshon (1990). "Neuronal mechanisms of motion perception." *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* **55**: 697-705.
- Ngai, A. C., K. R. Ko, S. Morii and H. R. Winn (1988). "Effect of sciatic nerve stimulation on pial arterioles in rats." *Am J Physiol* **254**(1 Pt 2): H133-139.
- Nobre, A. C., D. R. Gitelman, E. C. Dias and M. M. Mesulam (2000). "Covert visual spatial orienting and saccades: overlapping neural systems." *Neuroimage* **11**(3): 210-216.
- Nonaka, H., M. Akima, T. Hatori, T. Nagayama, Z. Zhang and F. Ihara (2002). "The microvasculature of the human cerebellar meninges." *Acta Neuropathol* **104**(6): 608-614.
- Norman, K. A., S. M. Polyn, G. J. Detre and J. V. Haxby (2006). "Beyond mind-reading: multi-voxel pattern analysis of fMRI data." *Trends Cogn Sci* **10**(9): 424-430.
- Nothdurft, H. C. (1985). "Sensitivity for structure gradient in texture discrimination tasks." *Vision Res* **25**(12): 1957-1968.
- O'Craven, K. M. and N. Kanwisher (2000). "Mental imagery of faces and places activates corresponding stimulus-specific brain regions." *J Cogn Neurosci* **12**(6): 1013-1023.
- O'Craven, K. M., B. R. Rosen, K. K. Kwong, A. Treisman and R. L. Savoy (1997). "Voluntary attention modulates fMRI activity in human MT-MST." *Neuron* **18**: 591-598.
- O'Toole, A. J., F. Jiang, H. Abdi and J. V. Haxby (2005). "Partially distributed representations of objects and faces in ventral temporal cortex." *J Cogn Neurosci* **17**(4): 580-590.
- Ogawa, S., T. M. Lee, A. R. Kay and D. W. Tank (1990). "Brain magnetic resonance imaging with contrast dependent on blood oxygenation." *Proc Natl Acad Sci U S A* **87**(24): 9868-9872.
- Oksama, L. and J. Hyönä (2004). "Is multiple object tracking carried out automatically by an early vision mechanism independent of higher - order cognition? An individual difference approach." *Visual Cognition* **11**(5): 631-671.

- Oksama, L. and J. Hyönä (2008). "Dynamic binding of identity and location information: a serial model of multiple identity tracking." Cogn Psychol **56**(4): 237-283.
- Oliva, A. and A. Torralba (2001). "Modeling the Shape of the Scene: A Holistic Representation of the Spatial Envelope." International Journal of Computer Vision **42**(3): 145-175.
- Olson, I. R., J. C. Gatenby, H. C. Leung, P. Skudlarski and J. C. Gore (2004). "Neuronal representation of occluded objects in the human brain." Neuropsychologia **42**(1): 95-104.
- Palmer, J. (1994). "Set-size effects in visual search: the effect of attention is independent of the stimulus for simple tasks." Vision Research **34**(13): 1703-1721.
- Palmer, J., P. Verghese and M. Pavel (2000). "The psychophysics of visual search." Vision Research **2000**: 1227-1268.
- Palmer, S. E., J. L. Brooks and R. Nelson (2003). "When does grouping happen?" Acta Psychol (Amst) **114**(3): 311-330.
- Pan, K. and C. W. Eriksen (1993). "Attentional distribution in the visual field during same-different judgments as assessed by response competition." Perception & Psychophysics **53**(2): 134-144.
- Parks, N. A., D. M. Beck and A. F. Kramer (2013). "Enhancement and suppression in the visual field under perceptual load." Front Psychol **4**: 275.
- Pashler, H. (1987). "Detecting conjunctions of color and form: reassessing the serial search hypothesis." Perception & Psychophysics **41**(3): 191-201.
- Pashler, H. (1987). "Target-distractor discriminability in visual search." Percept Psychophys **41**(4): 385-392.
- Passingham, R. E. (1995). The Frontal Lobes and Voluntary Action, Oxford University Press.
- Pasternak, T. and M. W. Greenlee (2005). "Working memory in primate sensory systems." Nat Rev Neurosci **6**(2): 97-107.
- Pauling, L. and C. D. Coryell (1936). "The Magnetic Properties and Structure of Hemoglobin, Oxyhemoglobin and Carbonmonoxyhemoglobin." Proc Natl Acad Sci U S A **22**(4): 210-216.
- Pazo-Alvarez, P., F. Cadaveira and E. Amenedo (2003). "MMN in the visual modality: a review." Biol Psychol **63**(3): 199-236.
- Pegna, A. J., A. Khateb, M. M. Murray, T. Landis and C. M. Michel (2002). "Neural processing of illusory and real contours revealed by high-density ERP mapping." Neuroreport **13**(7): 965-968.
- Pereira, F., T. Mitchell and M. Botvinick (2009). "Machine learning classifiers and fMRI: a tutorial overview." Neuroimage **45**(1 Suppl): S199-209.

- Petersen, S. E., M. Corbetta, F. M. Miezin and G. L. Shulman (1994). "PET studies of parietal involvement in spatial attention: comparison of different task types." Canadian Journal of Experimental Psychology **48**(2): 319-338.
- Petrides, M. and D. N. Pandya (2002). "Comparative cytoarchitectonic analysis of the human and the macaque ventrolateral prefrontal cortex and corticocortical connection patterns in the monkey." Eur J Neurosci **16**(2): 291-310.
- Peuskens, H., K. G. Claeys, J. T. Todd, J. F. Norman, P. Van Hecke and G. A. Orban (2004). "Attention to 3-D shape, 3-D motion, and texture in 3-D structure from motion displays." J Cogn Neurosci **16**(4): 665-682.
- Pinsk, M. A., G. M. Doniger and S. Kastner (2004). "Push-pull mechanism of selective attention in human extrastriate cortex." J Neurophysiol **92**(1): 622-629.
- Polyn, S. M., V. S. Natu, J. D. Cohen and K. A. Norman (2005). "Category-specific cortical activity precedes retrieval during memory search." Science **310**(5756): 1963-1966.
- Posner, M. I. (1980). "Orienting of attention." Q J Exp Psychol **32**(1): 3-25.
- Posner, M. I. and Y. Cohen (1984). Components of visual orienting. Attention and performance X. H. Bouma and D. Bowhuis. New Jersey, Lawrence Erlbaum, Hillsdale: 531-556.
- Posner, M. I. and S. Dehaene (1994). "Attentional networks." Trends Neurosci **17**(2): 75-79.
- Posner, M. I. and S. E. Petersen (1990). "The attention system of the human brain." Annual Review of Neurosciences **13**: 25-42.
- Posner, M. I., S. E. Petersen, P. T. Fox and M. E. Raichle (1988). "Localization of cognitive operations in the human brain." Science **240**: 1627-1631.
- Posner, M. I. and C. R. R. Snyder (1975). Attention and cognitive control. Information Processing and Cognition: The Loyola Symposium. R. L. Solso, Lawrence Erlbaum.
- Posner, M. I., J. A. Walker, F. A. Friedrich and R. D. Rafal (1987). "How do the parietal lobes direct covert attention?" Neuropsychologia **25**(1A): 135-145.
- Pratt, J. and A. B. Sekuler (2001). "The effects of occlusion and past experience on the allocation of object-based attention." Psychon Bull Rev **8**(4): 721-727.
- Puce, A., T. Allison, M. Asgari, J. C. Gore and G. McCarthy (1996). "Differential sensitivity of human visual cortex to faces, letterstrings, and textures: a functional magnetic resonance imaging study." J Neurosci **16**(16): 5205-5215.
- Puce, A., T. Allison, J. C. Gore and D. C. McCarthy (1995). "Face perception studied by functional MRI." Hum Brain Mapp: 59.
- Pylyshyn, Z. (1989). "The Role of Location Indexes in Spatial Perception: A Sketch of the FINST Spatial-index Model." Cognition **32**: 65-97.

- Pylyshyn, Z. (2001). "Visual indexes, preconceptual objects, and situated vision." *Cognition* **80**: 127-158.
- Pylyshyn, Z. (2004). "Some puzzling findings in multiple object tracking: I. Tracking without keeping track of object identities." *Visual Cognition* **11**(7): 801-822.
- Pylyshyn, Z. (2006). "Some puzzling findings in multiple object tracking (MOT): II. Inhibition of moving nontargets." *Visual Cognition* **14**(2): 175-198.
- Pylyshyn, Z., J. Burkell, B. Fisher, C. Sears, W. Schmidt and L. Trick (1994). "Multiple parallel access in visual attention." *Can J Exp Psychol* **48**(2): 260-283.
- Pylyshyn, Z. and R. W. Storm (1988). "Tracking Multiple Independent Targets: Evidence for a Parallel Tracking Mechanism." *Spatial Vision* **3**: 1-19.
- Rabi, I. I., J. R. Zacharias, S. Millman and P. Kusch (1938). "A New Method of Measuring Nuclear Magnetic Moment." *Physical Review* **53**(4): 318-318.
- Remington, R. and L. Pierce (1984). "Moving attention: evidence for time-invariant shifts of visual selective attention." *Perception & Psychophysics* **35**(4): 393-399.
- Remington, R. W., J. C. Johnston and S. Yantis (1992). "Involuntary attentional capture by abrupt onsets." *Percept Psychophys* **51**(3): 279-290.
- Rensink, R. A. and J. T. Enns (1995). "Preemption effects in visual search: evidence for low-level grouping." *Psychol Rev* **102**(1): 101-130.
- Rensink, R. A. and J. T. Enns (1998). "Early completion of occluded objects." *Vision Res* **38**(15-16): 2489-2505.
- Reynolds, J. H., L. Chelazzi and R. Desimone (1999). "Competitive mechanisms subserve attention in macaque areas V2 and V4." *Journal of Neuroscience* **19**(5): 1736-1753.
- Reynolds, J. H., T. Pasternak and R. Desimone (2000). "Attention increases sensitivity of V4 neurons." *Neuron* **26**: 703-714.
- Richard, A. M., H. Lee and S. P. Vecera (2008). "Attentional spreading in object-based attention." *J Exp Psychol Hum Percept Perform* **34**(4): 842-853.
- Rock, I. and L. Brosgole (1964). "Grouping Based on Phenomenal Proximity." *J Exp Psychol* **67**: 531-538.
- Rodriguez, E., N. George, J. P. Lachaux, J. Martinerie, B. Renault and F. J. Varela (1999). "Perception's shadow: long-distance synchronization of human brain activity." *Nature* **397**(6718): 430-433.
- Roelfsema, P. R., V. A. Lamme, H. Spekreijse and H. Bosch (2002). "Figure-ground segregation in a recurrent network architecture." *J Cogn Neurosci* **14**(4): 525-537.
- Roitman, J. D., E. M. Brannon and M. L. Platt (2007). "Monotonic coding of numerosity in macaque lateral intraparietal area." *PLoS Biol* **5**(8): e208.

- Romani, A., R. Callieco, E. Tavazzi and V. Cosi (2003). "The effects of collinearity and orientation on texture visual evoked potentials." Clin Neurophysiol **114**(6): 1021-1026.
- Rorden, C., C. Guerrini, R. Swainson, M. Lazzeri and G. C. Baylis (2008). "Event related potentials reveal that increasing perceptual load leads to increased responses for target stimuli and decreased responses for irrelevant stimuli." Front Hum Neurosci **2**: 4.
- Rowe, J. B., I. Toni, O. Josephs, R. S. Frackowiak and R. E. Passingham (2000). "The prefrontal cortex: response selection or maintenance within working memory?" Science **288**(5471): 1656-1660.
- Rushworth, M. F., T. Paus and P. K. Sipila (2001). "Attention systems and the organization of the human parietal cortex." J Neurosci **21**(14): 5262-5271.
- Russell, R., P. Sinha, M. Nederhouser and I. Biederman (2004). "The importance of pigmentation for face recognition." Journal of Vision **4**: 418.
- Saenz, M., G. T. Buracas and G. M. Boynton (2002). "Global effects of feature-based attention in human visual cortex." Nat Neurosci **5**(7): 631-632.
- Sagi, D. and B. Julesz (1985). "Fast noninertial shifts of attention." Spat Vis **1**(2): 141-149.
- Sagi, D. and B. Julesz (1986). "Enhanced detection in the aperture of focal attention during simple discrimination tasks." Nature **321**(6071): 693-695.
- Saiki, J. (2003). "Feature binding in object-file representations of multiple moving items." J Vis **3**(1): 6-21.
- Sams, M., K. Alho and R. Naatanen (1983). "Sequential effects on the ERP in discriminating two stimuli." Biol Psychol **17**(1): 41-58.
- Sarnthein, J., H. Petsche, P. Rappelsberger, G. L. Shaw and A. von Stein (1998). "Synchronization between prefrontal and posterior association cortex during human working memory." Proc Natl Acad Sci U S A **95**(12): 7092-7096.
- Schoenfeld, M., J. M. Hopf, A. Martinez, H. Mai, C. Sattler, A. Gasde, H. J. Heinze and S. Hillyard (2007). "Spatio-temporal Analysis of Feature-Based Attention." Cereb Cortex **17**(10): 2468-2477.
- Schoenfeld, M. A., J. M. Hopf, C. Merkel, H. J. Heinze and S. A. Hillyard (2014). "Object-based attention involves the sequential activation of feature-specific cortical modules." Nat Neurosci **17**(4): 619-624.
- Schoenfeld, M. A., C. Tempelmann, A. Martinez, J. M. Hopf, C. Sattler, H. J. Heinze and S. A. Hillyard (2003). "Dynamics of feature binding during object-selective attention." Proc Natl Acad Sci U S A **100**: 11806-11811.
- Schoenfeld, M. A., M. Woldorff, E. Duzel, H. Scheich, H. J. Heinze and G. R. Mangun (2003). "Form-from-motion: MEG evidence for time course and processing sequence." J Cogn Neurosci **15**(2): 157-172.

- Scholl, B. J. (2001). "Objects and attention: the state of the art." *Cognition* **80**(1-2): 1-46.
- Scholl, B. J. and Z. W. Pylyshyn (1999). "Tracking multiple items through occlusion: clues to visual objecthood." *Cognit Psychol* **38**(2): 259-290.
- Scholl, B. J., Z. W. Pylyshyn and J. Feldman (2001). "What is a visual object? Evidence from target merging in multiple object tracking." *Cognition* **80**(1-2): 159-177.
- Scholte, H. S., J. Jolij, J. J. Fahrenfort and V. A. Lamme (2008). "Feedforward and recurrent processing in scene segmentation: electroencephalography and functional magnetic resonance imaging." *J Cogn Neurosci* **20**(11): 2097-2109.
- Schroger, E. (1997). "On the detection of auditory deviations: a pre-attentive activation model." *Psychophysiology* **34**(3): 245-257.
- Schyns, P. G. and A. Oliva (1994). "From blobs to boundary edges: evidence for time- and spatial-scale-dependent scene recognition." *Psychological Science* **5**(4): 195-200.
- Sears, C. R. and Z. W. Pylyshyn (1993). Multiple object tracking and visual processing. *Technical Report*. C. f. C. Science, University of Western Ontario. **67**.
- Sears, C. R. and Z. W. Pylyshyn (2000). "Multiple object tracking and attentional processing." *Can J Exp Psychol* **54**(1): 1-14.
- Serences, J. T. and G. M. Boynton (2007). "Feature-based attentional modulations in the absence of direct visual stimulation." *Neuron* **55**(2): 301-312.
- Serences, J. T., J. Schwarzbach, S. M. Courtney, X. Golay and S. Yantis (2004). "Control of object-based attention in human cortex." *Cereb Cortex* **14**(12): 1346-1357.
- Sereno, A. B. and S. C. Amador (2006). "Attention and memory-related responses of neurons in the lateral intraparietal area during spatial and shape-delayed match-to-sample tasks." *J Neurophysiol* **95**(2): 1078-1098.
- Sereno, A. B. and J. H. Maunsell (1998). "Shape selectivity in primate lateral intraparietal cortex." *Nature* **395**(6701): 500-503.
- Sereno, M. I., A. M. Dale, J. B. Reppas, K. K. Kwong, J. W. Belliveau, T. J. Brady, B. R. Rosen and R. B. Tootell (1995). "Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging." *Science* **268**: 889-893.
- Servos, P., M. A. Goodale and G. K. Humphrey (1993). "The drawing of objects by a visual form agnostic: contribution of surface properties and memorial representations." *Neuropsychologia* **31**(3): 251-259.
- Shaw, M. and P. Shaw (1977). "Optimal allocation of cognitive resources to spatial location." *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* **3**: 201-211.
- Shepard, R. N. (1964). "Attention and the metric structure of the stimulus space." *Journal of Mathematical Psychology* **1**(1): 54-87.

- Shepherd, M. and H. J. Müller (1989). "Movement versus focusing of visual attention." Percept.Psychophys. **46**(2): 146-154.
- Shiffrin, R. M. and W. E. Schneider (1977). "Controlled and automatic human information processing: Perceptual learning, automatic attending, and a general theory." Psychological Review **84**: 128-190.
- Shomstein, S. and M. Behrmann (2006). "Cortical systems mediating visual attention to both objects and spatial locations." Proc Natl Acad Sci U S A **103**(30): 11387-11392.
- Shpaner, M., M. M. Murray and J. J. Foxe (2009). "Early processing in the human lateral occipital complex is highly responsive to illusory contours but not to salient regions." Eur J Neurosci **30**(10): 2018-2028.
- Shulman, G. L., M. P. McAvoy, M. C. Cowan, S. V. Astafiev, A. P. Tansy, G. d'Avossa and M. Corbetta (2003). "Quantitative analysis of attention and detection signals during visual search." J Neurophysiol **90**(5): 3384-3397.
- Shulman, G. L., J. M. Ollinger, M. Linenweber, S. E. Petersen and M. Corbetta (2001). "Multiple neural correlates of detection in the human brain." Proc Natl Acad Sci U S A **98**(1): 313-318.
- Shulman, G. L., R. W. Remington and J. P. McLean (1979). "Moving attention through visual space." J Exp Psychol Hum Percept Perform **5**(3): 522-526.
- Shulman, G. L., J. Wilson and J. B. Sheehy (1985). "Spatial determinants of the distribution of attention." Perception & Psychophysics **37**(1): 59-65.
- Silver, M. A., D. Ress and D. J. Heeger (2005). "Topographic maps of visual spatial attention in human parietal cortex." J Neurophysiol.
- Singer, W. and C. M. Gray (1995). "Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis." Ann Rev. Neurosci. **18**: 555-586.
- Slagter, H. A., B. Giesbrecht, A. Kok, D. H. Weissman, J. L. Kenemans, M. G. Woldorff and G. R. Mangun (2007). "fMRI evidence for both generalized and specialized components of attentional control." Brain Res **1177**: 90-102.
- Sohn, W., S. C. Chong, T. V. Pappathomas and Z. Vidnyanszky (2005). "Cross-feature spread of global attentional modulation in human area MT+." Neuroreport **16**(12): 1389-1393.
- Spiridon, M. and N. Kanwisher (2002). "How distributed is visual category information in human occipito-temporal cortex? An fMRI study." Neuron **35**(6): 1157-1165.
- Spitzer, H., R. Desimone and J. Moran (1988). "Increased attention enhances both behavioral and neuronal performance." Science **240**: 338-340.
- Spivey, M. J. and M. J. Spirn (2000). "Selective visual attention modulates the direct tilt aftereffect." Percept Psychophys **62**(8): 1525-1533.

- Stanley, D. A. and N. Rubin (2003). "fMRI activation in response to illusory contours and salient regions in the human lateral occipital complex." Neuron **37**(2): 323-331.
- Stanton, G. B., C. J. Bruce and M. E. Goldberg (1995). "Topography of projections to posterior cortical areas from the macaque frontal eye fields." J Comp Neurol **353**(2): 291-305.
- Steeves, J. K., G. K. Humphrey, J. C. Culham, R. S. Menon, A. D. Milner and M. A. Goodale (2004). "Behavioral and neuroimaging evidence for a contribution of color and texture information to scene classification in a patient with visual form agnosia." J Cogn Neurosci **16**(6): 955-965.
- Stefanics, G., M. Kimura and I. Czigler (2011). "Visual mismatch negativity reveals automatic detection of sequential regularity violation." Front Hum Neurosci **5**: 46.
- Stevens, M. C., V. D. Calhoun and K. A. Kiehl (2005). "fMRI in an oddball task: effects of target-to-target interval." Psychophysiology **42**(6): 636-642.
- Stoppel, C. M., C. N. Boehler, H. Strumpf, H. J. Heinze, T. Noesselt, J. M. Hopf and M. A. Schoenfeld (2011). "Feature-based attention modulates direction-selective hemodynamic activity within human MT." Hum Brain Mapp **32**(12): 2183-2192.
- Stoppel, C. M., C. N. Boehler, H. Strumpf, R. M. Krebs, H. J. Heinze, J. M. Hopf and M. A. Schoenfeld (2012). "Spatiotemporal dynamics of feature-based attention spread: evidence from combined electroencephalographic and magnetoencephalographic recordings." Journal of Neuroscience **32**(28): 9671-9676.
- Stoppel, C. M., C. N. Boehler, H. Strumpf, R. M. Krebs, H. J. Heinze, J. M. Hopf and M. A. Schoenfeld (2013). "Distinct representations of attentional control during voluntary and stimulus-driven shifts across objects and locations." Cereb Cortex **23**(6): 1351-1361.
- Stormer, V. S., S. C. Li, H. R. Heekeren and U. Lindenberger (2013). "Normal aging delays and compromises early multifocal visual attention during object tracking." J Cogn Neurosci **25**(2): 188-202.
- Strother, S., S. La Conte, L. Kai Hansen, J. Anderson, J. Zhang, S. Pulapura and D. Rottenberg (2004). "Optimizing the fMRI data-processing pipeline using prediction and reproducibility performance metrics: I. A preliminary group analysis." Neuroimage **23 Suppl 1**: S196-207.
- Suganuma, M. and K. Yokosawa (2006). "Grouping and trajectory storage in multiple object tracking: impairments due to common item motions." Perception **35**(4): 483-495.
- Sylvester, C. M., G. L. Shulman, A. I. Jack and M. Corbetta (2007). "Asymmetry of anticipatory activity in visual cortex predicts the locus of attention and perception." J Neurosci **27**(52): 14424-14433.
- Tallon-Baudry, C. (2003). "Oscillatory synchrony and human visual cognition." J Physiol Paris **97**(2-3): 355-363.

- Tallon-Baudry, C., O. Bertrand, F. Peronnet and J. Pernier (1998). "Induced gamma-band activity during the delay of a visual short-term memory task in humans." J Neurosci **18**(11): 4244-4254.
- Tanaka, K., H.-A. Saito, Y. Fukada and M. Moriyma (1991). "Coding visual images of objects in the inferotemporal cortex of the macaque monkey." Journal of Neurophysiology **66**(1): 170-189.
- Tarr, M. J., D. Kersten, Y. Cheng and B. Rossion (2001). "It's a Pat! Sexing faces using only red and green." Journal of Vision **1**: 337.
- Thulborn, K. R., J. C. Waterton, P. M. Matthews and G. K. Radda (1982). "Oxygenation dependence of the transverse relaxation time of water protons in whole blood at high field." Biochim Biophys Acta **714**(2): 265-270.
- Todd, J. J., D. Fougny and R. Marois (2005). "Visual short-term memory load suppresses temporo-parietal junction activity and induces inattentive blindness." Psychol Sci **16**(12): 965-972.
- Tong, F. (2003). "Primary visual cortex and visual awareness." Nat Rev Neurosci **4**(3): 219-229.
- Tootell, R. B., J. B. Reppas, K. K. Kwong, R. Malach, R. T. Born, T. J. Brady, B. R. Rosen and J. W. Belliveau (1995). "Functional analysis of human MT and related visual cortical areas using magnetic resonance imaging." J Neurosci **15**(4): 3215-3230.
- Treisman, A. (1996). "The binding problem." Current Opinion in Neurobiology **6**: 171-178.
- Treisman, A. and G. Gelade (1980). "A feature-integration theory of attention." Cognitive Psychology **12**: 97-136.
- Treisman, A. and S. Gormican (1988). "Feature analysis in early vision: evidence from search asymmetries." Psychological Review **95**(1): 15-48.
- Treisman, A. and S. Sato (1990). "Conjunction search revisited." Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance **16**(3): 459-478.
- Treisman, A. and H. Schmidt (1982). "Illusory conjunctions in the perception of objects." Cognit Psychol **14**(1): 107-141.
- Treisman, A., M. Sykes and G. Gelade (1977). Selective attention and stimulus integration. Potomac, MD, Erlbaum.
- Treisman, A. M. (1964). "Selective Attention in Man." Br Med Bull **20**: 12-16.
- Treue, S. and J. C. Martinez-Trujillo (1999). "Feature-based attention influences motion processing gain in macaque visual cortex." Nature **399**(6736): 575-579.
- Tripathy, S. P. and B. T. Barrett (2004). "Severe loss of positional information when detecting deviations in multiple trajectories." J Vis **4**(12): 1020-1043.

- Tsal, Y. (1983). "Movements of attention across the visual field." J Exp Psychol Hum Percept Perform **9**(4): 523-530.
- Tsal, Y. and N. Lavie (1993). "Location dominance in attending to color and shape." J Exp Psychol Hum Percept Perform **19**(1): 131-139.
- Tsotsos, J. K. (1990). "Analyzing vision at the complexity level." Behavioral and Brain Sciences **13**: 423-469.
- Tsotsos, J. K., S. M. Culhane, W. Y. K. Wai, Y. Lai, N. Davis and F. Nuflo (1995). "Modeling visual attention via selective tuning." Artificial Intelligence **78**: 507-545.
- Ungerleider, L. G. and M. Mishkin (1982). Two cortical visual systems. Analysis of visual behavior. D. J. Ingle, M. A. Goodale and R. J. W. Mansfield. Cambridge, MIT Press: 549-586.
- Valdes-Sosa, M., A. Cobo and T. Pinilla (2000). "Attention to object files defined by transparent motion." J Exp Psychol Hum Percept Perform **26**(2): 488-505.
- Vallar, G. and D. Perani (1986). "The anatomy of unilateral neglect after right-hemisphere stroke lesions. A clinical/CT-scan correlation study in man." Neuropsychologia **24**(5): 609-622.
- Vandenberghe, R., D. R. Gitelman, T. B. Parrish and M. M. Mesulam (2001). "Functional specificity of superior parietal mediation of spatial shifting." Neuroimage **14**(3): 661-673.
- Vanduffel, W., D. Fize, H. Peuskens, K. Denys, S. Sunaert, J. T. Todd and G. A. Orban (2002). "Extracting 3D from motion: differences in human and monkey intraparietal cortex." Science **298**(5592): 413-415.
- Vanrullen, R. and J. Dubois (2011). "The psychophysics of brain rhythms." Front Psychol **2**: 203.
- Vecera, S. P. (1997). "Grouped arrays versus object-based representations: reply to Kramer et al. (1997)." Journal of Experimental Psychology: General **126**(1): 14-18.
- Vecera, S. P. and M. J. Farah (1994). "Does visual attention select objects or locations?" Journal of Experimental Psychology: General **123**(2): 146-160.
- Vergheze, P. (2001). "Visual search and attention. a signal detection theory approach." Neuron **31**(4): 523-535.
- Vossel, S., C. M. Thiel and G. R. Fink (2006). "Cue validity modulates the neural correlates of covert endogenous orienting of attention in parietal and frontal cortex." Neuroimage **32**(3): 1257-1264.
- Vuontela, V., P. Rama, A. Raninen, H. J. Aronen and S. Carlson (1999). "Selective interference reveals dissociation between memory for location and colour." Neuroreport **10**(11): 2235-2240.

- Walther, D. and C. Koch (2006). "Modeling attention to salient proto-objects." Neural Netw **19**(9): 1395-1407.
- Wandell, B. A., A. A. Brewer and R. F. Dougherty (2005). "Visual field map clusters in human cortex." Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci **360**(1456): 693-707.
- Wannig, A., V. Rodriguez and W. A. Freiwald (2007). "Attention to surfaces modulates motion processing in extrastriate area MT." Neuron **54**(4): 639-651.
- Watson, D. G. and G. W. Humphreys (1997). "Visual marking: prioritizing selection for new objects by top-down attentional inhibition of old objects." Psychol Rev **104**(1): 90-122.
- Wertheimer, M. (1923). "Untersuchungen zur Lehre von der Gestalt. II." Psychologische Forschung **4**(1): 301-350.
- Westerhausen, R., M. Moosmann, K. Alho, S. O. Belsby, H. Hamalainen, S. Medvedev, K. Specht and K. Hugdahl (2010). "Identification of attention and cognitive control networks in a parametric auditory fMRI study." Neuropsychologia **48**(7): 2075-2081.
- White, I. M. and S. P. Wise (1999). "Rule-dependent neuronal activity in the prefrontal cortex." Exp Brain Res **126**(3): 315-335.
- Winkler, I., E. Schroger and N. Cowan (2001). "The role of large-scale memory organization in the mismatch negativity event-related brain potential." J Cogn Neurosci **13**(1): 59-71.
- Wojciulik, E. and N. Kanwisher (1999). "The generality of parietal involvement in visual attention." Neuron **23**(4): 747-764.
- Woldorff, M. G., P. T. Fox, M. Matzke, J. L. Lancaster, S. Veeraswamy, F. Zamarripa, M. Seabolt, T. Glass, J. H. Gao, C. C. Martin and P. Jerabek (1997). "Retinotopic organization of early visual spatial attention effects as revealed by PET and ERSs." Human Brain Mapping **5**: 280-286.
- Woldorff, M. G., M. Liotti, M. Seabolt, L. Busse, J. L. Lancaster and P. T. Fox (2002). "The temporal dynamics of the effects in occipital cortex of visual-spatial selective attention." Brain Res Cogn Brain Res **15**(1): 1-15.
- Wolfe, J. M., K. R. Cave and S. L. Franzel (1989). "Guided search: an alternative to the feature integration model for visual search." Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance **15**: 419-433.
- Wolfe, J. M. and T. S. Horowitz (2004). "What attributes guide the deployment of visual attention and how do they do it?" Nat Rev Neurosci **5**(6): 495-501.
- Wolfe, J. M., S. S. Place and T. S. Horowitz (2007). "Multiple object juggling: changing what is tracked during extended multiple object tracking." Psychon Bull Rev **14**(2): 344-349.

- Woods, D. L., R. T. Knight and D. Scabini (1993). "Anatomical substrates of auditory selective attention: behavioral and electrophysiological effects of posterior association cortex lesions." Brain Res Cogn Brain Res **1**(4): 227-240.
- Xu, Y. and M. M. Chun (2006). "Dissociable neural mechanisms supporting visual short-term memory for objects." Nature **440**(7080): 91-95.
- Xu, Y., N. B. Turk-Browne and M. M. Chun (2007). "Dissociating task performance from fMRI repetition attenuation in ventral visual cortex." J Neurosci **27**(22): 5981-5985.
- Yantis, S. (1992). "Multielement visual tracking: attention and perceptual organization." Cognit Psychol **24**(3): 295-340.
- Yantis, S. and J. Jonides (1996). "Attentional capture by abrupt onsets: new perceptual objects or visual masking?" Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance **22**(6): 1505-1513.
- Yantis, S. and J. T. Serences (2003). "Cortical mechanisms of space-based and object-based attentional control." Curr Opin Neurobiol **13**(2): 187-193.
- Yoshino, A., M. Kawamoto, T. Yoshida, N. Kobayashi, J. Shigemura, Y. Takahashi and S. Nomura (2006). "Activation time course of responses to illusory contours and salient region: a high-density electrical mapping comparison." Brain Res **1071**(1): 137-144.
- Zeki, S., J. D. G. Watson, C. J. Lueck, K. J. Friston, C. Kennard and R. S. J. Frackowiak (1991). "A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex." Journal of Neuroscience **11**(3): 641-649.
- Zeki, S. M. (1976). "The functional organization of projections from striate to prestriate cortex in the rhesus monkey." Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology **40**: 591-600.
- Zhang, X., Y. Wang, S. Li, L. Wang and S. Tian (2005). "Distinctive conflict processes associated with different stimulus presentation patterns: an event-related potential study." Exp Brain Res **162**(4): 503-508.
- Zhang, Y., Y. Wang, H. Wang, L. Cui, S. Tian and D. Wang (2001). "Different processes are involved in human brain for shape and face comparisons." Neurosci Lett **303**(3): 157-160.
- Zimba, L. D. and H. C. Hughes (1987). "Distractor-target interactions during directed visual attention." Spat Vis **2**(2): 117-149.

Danksagung

Die Ergebnisse dieser Arbeit sind über einen mehrjährigen Zeitraum hinweg zusammengetragen worden. Ich möchte mich im Besonderen bei Herrn Prof. Dr. Mircea Ariel Schoenfeld bedanken, welcher mich in dieser Zeit nicht nur wissenschaftlich begleitet hat, sondern dem ich darüber hinaus auch persönlich zu großem Dank verpflichtet bin.

Der wissenschaftliche Diskurs mit Kollegen war mir während der Ausarbeitung der Dissertation immer eine große Hilfe. Besonders bedanke ich mich hierfür bei Prof. Dr. Jens-Max Hopf sowie Dr. Christian Stoppel.

Für die geduldige Unterstützung bei der Durchführung unzähliger Experimente danke ich Laura Hermann, Steffi Bachmann, Renate Blobel sowie Denise Scheermann.

Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die von mir eingereichte Dissertation mit dem Titel:

„Die Untersuchung serieller und paralleler Mechanismen zur attentionalen Verfolgung mehrerer bewegter Objekte im Raum durch elektrophysiologische sowie funktionelle Messungen.“

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

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

