

# Dissertation

Elektrophysiologische und bildgebende Untersuchungen zum Einfluss visueller Aufmerksamkeit auf die Objektwahrnehmung des Menschen

Daniela Gledhill

# Elektrophysiologische und bildgebende Untersuchungen zum Einfluss visueller Aufmerksamkeit auf die Objektwahrnehmung des Menschen

---

DISSERTATION

zur Erlangung des akademischen Grades  
Doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)

vorgelegt dem Fachbereich 2 (Biologie/Chemie)  
der Universität Bremen



von

Dipl. Biol. Daniela Gledhill  
geb. Högl, 18.03.1980 in Landshut

Bremen 2013



---

Betreuer: Dr. Detlef Wegener

Erstgutachter: Prof. Dr. Manfred Fahle

Zweitgutachter: Prof. Dr. Dr. Manfred Herrmann

Dissertationskolloquium: 01.03.2013



---

*Für meine Eltern  
und meine beiden Schätze*



---

# Publikationsliste

Folgende wissenschaftliche Artikel, Kurzbeiträge und Vorträge sind unter meiner Mitwirkung entstanden. Die vorliegende kumulative Dissertation beruht auf den mit einem (\*) gekennzeichneten Manuskripten.

## Artikel

(\*) **Gledhill D**, Grimsen C, Fahle M, Wegener D (2012) Human feature-based attention consists of two distinct processes

(\*) **Gledhill D**, Fahle M, Wegener D (2012) The influence of two distinct feature-based attention processes vary between the dimension of color and motion

(\*) **Gledhill D**, Franklin A, Fahle M. (2012) Neural correlates of categorical perception of color.

## Kurzbeiträge und Vorträge

(\*) **Gledhill D**, Fahle M, Wegener D (2011) The impact of temporal expectation on reaction times in visual attention. Symposium *Time and the Conscious Brain*, Hanse-Wissenschaftskolleg, Delmenhorst

(\*) **Gledhill D**, Fahle M, Wegener D (2011) The impact of temporal expectation on reaction times in visual attention. *Perception* 40, ECVF Abstract Supplement, page 106

**Högl D**, Wegener D, Fahle M (2009) On the time course of endogenous attention and its relation to object onset latencies. Summer School *Two Eyes – Two Ears – One System?* Bad Bederkesa

(\*) **Högl D**, Franklin A, Fahle M (2008) Neural basis of categorical perception of color. *Perception* 37, ECVF Abstract Supplement, page 18



**Högl D**, (2007) fMRI-correlates of motion perception and full attentional allocation in complex environments. *CAI-Symposium*, Center of Advanced Imaging, Magdeburg

**Högl D**, Trenner D, Fahle M (2007) fMRI-correlates of video game playing; Interdisciplinary Symposium on Neuroimaging, Hanse-Wissenschaftskolleg, Delmenhorst; Hanse Series Vol. 6: Herrmann, M. & Thiel, C. (Eds.). *Topics in Advanced Neuroimaging*, Oldenburg: bis-Publishers

# Inhaltsverzeichnis

<b>1 Visuelle Aufmerksamkeit</b>	<b>1</b>
1.1 Thematischer Überblick der vorliegenden Arbeit	1
1.2 Einblick in die frühe Aufmerksamkeitsforschung	2
1.3 Untersuchungsmethoden visueller Aufmerksamkeit	4
1.4 Grundlagen visueller Aufmerksamkeitsmechanismen	7
1.4.1 Die Selektionsfunktion visueller Aufmerksamkeit	7
1.4.2 Klassische Aufmerksamkeitstheorien	10
1.4.3 Ortsbasierte Aufmerksamkeit	12
1.4.4 Objektbasierte Aufmerksamkeitsmechanismen	16
1.4.5 Merkmals- und dimensionsbasierte Aufmerksamkeit	17
<b>2 Verwendete Methodik</b>	<b>25</b>
2.1 Psychophysik	26
2.2 Elektroenzephalografie	27
2.2.1 Elektrogenese des EEG-Signals	28
2.2.2 Aufnahme und Analyse elektrophysiologischer Daten	29
2.2.3 Ereigniskorrelierte Potentiale	32
2.3 Funktionelle Magnetresonanztomografie	36
2.3.1 Magnetische Resonanz und BOLD-Effekt	36
2.3.2 Auswertung struktureller Daten - „Cortical Surface-Based“-Alignment	37
2.3.3 Auswertung funktioneller Daten - „Region of Interest“-Analyse und Kartierung visueller Areale	39
2.4 Vergleich des elektrophysiologischen und bildgebenden Messverfahrens	42
<b>3 Motivation und Zusammenfassung der Studien</b>	<b>43</b>
3.1 Motivation und Überblick	43
3.2 EKP-Studien zur attributs- und dimensionspezifischen Komponente merkmalsbasierter Aufmerksamkeit	44
3.3 Funktionelle MR-Untersuchungen zur kategorischen Farbwahrnehmung	46
3.4 Einfluss zeitlicher Erwartung auf die Objekt-wahrnehmung in einer visuellen Aufmerksamkeitsaufgabe	47

<b>4 Human feature-based attention comprises two distinct processes</b>	<b>49</b>
4.1 Abstract	49
4.2 Main text	50
4.3 Methods Summary	56
4.4 Supplementary Material	58
4.4.1 Supplementary Methods	58
4.4.2 Supplementary Table	61
4.4.3 Supplementary Figure	62
<b>5 The influence of two distinct feature-based attention processes differs between the dimensions of color and motion</b>	<b>63</b>
5.1 Abstract	63
5.2 Introduction	64
5.3 Methods	68
5.3.1 Participants	68
5.3.2 Visual Stimulation	69
5.3.3 Procedure	70
5.3.4 Electrophysiological Recording	73
5.3.5 Data Analysis	74
5.4 Results	76
5.4.1 FBA effects on color processing	76
5.4.2 FBA effects on motion processing	80
5.4.3 Differences of FBA effects between color and motion processing	82
5.4.4 Differences of dimension-specific FBA effects depending on the spatial focus	83
5.4.5 Control Experiment	83
5.5 Discussion	85

---

<b>6</b>	<b>Neural correlates of categorical perception of color</b>	<b>89</b>
6.1	Abstract	89
6.2	Introduction	90
6.3	Materials and Methods	94
6.3.1	Participants	94
6.3.2	Apparatus and Set-up	95
6.3.3	Stimuli	95
6.3.4	Experimental design and procedure	96
6.3.5	Mapping procedures	98
6.3.6	Image acquisition	99
6.3.7	Imaging data analysis	99
6.4	Results	101
6.4.1	Behavioral data	101
6.4.2	fMRI data	103
6.5	Discussion	108
6.5.1	Color category effects when color is judged	108
6.5.2	Color category effects when shape is judged	110
6.5.3	Conclusions	112
<b>7</b>	<b>The impact of temporal expectation on reaction times and event-related potentials in visual attention</b>	<b>113</b>
7.1	Introduction	113
7.2	Visual stimulation	114
7.3	Electrophysiological measurements and data analysis	115
7.4	Experiment 1: Adjusted absolute change probability	115
7.4.1	Methods	115
7.4.2	Results	117
7.5	Experiment 2: Adjusted relative change probability	117
7.5.1	Methods	117
7.5.2	Results	117
7.6	Experiment 3: Adjusted absolute and relative change probability	118
7.6.1	Methods	119
7.6.2	Results	121
7.7	Summary and Discussion	121

<b>8 Literaturverzeichnis</b>	<b>123</b>
<b>9 Anhang</b>	<b>137</b>
Abkürzungsverzeichnis	
Danksagung	
Eigenständigkeitserklärung	

“Millions of items of the outward order are present to my senses  
which never properly enter into my experience.  
Why? Because they have no *interest* for me.  
*My experience is what I agree to attend to.*  
Only those items which I *notice* shape my mind -  
without selective interest, experience is an utter chaos.  
Interest alone gives accent and emphasis, light and shade,  
background and foreground - intelligible perspective, in a word.”  
William James (1890)

# Kapitel 1

## Visuelle Aufmerksamkeit

### 1.1 Thematischer Überblick der vorliegenden Arbeit

Die Untersuchung visueller Aufmerksamkeitsmechanismen rückt immer mehr in den Mittelpunkt der Forschung. Von allen in der Online-Bibliothek „Pubmed“ aufgeführten Publikationen zur visuellen Aufmerksamkeit wurde die

Hälfte allein innerhalb der letzten sieben Jahre veröffentlicht (waren es Mitte 2005 noch 1427 Beiträge, sind es 2012 bereits 2845; zum Zeitpunkt meiner Geburt im März 1980 waren es gerade mal 80). Diese Entwicklung ist unter anderem auf den technischen Fortschritt unterschiedlichster Messmethoden zurückzuführen, die auch in dieser Arbeit Verwendung fanden. Die überwiegende Menge an Veröffentlichungen befasst sich mit räumlichen Aufmerksamkeitsmechanismen, die es ermöglichen, unsere Wahrnehmung auf einen begrenzten Ausschnitt unserer Umgebung auszurichten und darin enthaltene Details bevorzugt zu verarbeiten. In einer ähnlichen Weise kann auch ein einzelnes Objekt attendiert werden und alle zugehörigen Objektmerkmale so von einer verbesserten Verarbeitung profitieren. Im Rahmen dieser Arbeit werden dagegen nicht-räumliche Aufmerksamkeitsmechanismen visueller Wahrnehmung untersucht. Indem wir entsprechend selektiv relevante *Merkmale* wie z.B. den Farbton der roten Mohnblume, aber auch die ganze *Merkmalsdimension (Dimension)* Farbe attendieren, können wir unser Verhalten optimieren und so die Mohnblume schneller lokalisieren.

Die vorliegende Dissertation gliedert sich wie folgt: Die ersten drei Kapitel liefern einen Einblick in den thematischen Hintergrund (Kapitel 1) sowie die verwendete Methodik (Kapitel 2) und geben eine Zusammenfassung der dieser Arbeit zugrundeliegenden Studien (Kapitel 3). Sie bilden die Grundlage für das Verständnis der anschließenden Kapitel (4 - 7), in denen die einzelnen Untersuchungsschwerpunkte detailliert beschrieben wurden. Während drei Studien in Publikationsform verfasst wurden (Kapitel 4 - 6), beinhaltet ein zusätzliches Kapitel die Ergebnisse einer Vorstudie, die an bisherige Ergebnisse anknüpft und Vorarbeiten sowie eine konkrete weitere Planung beinhaltet (Kapitel 7).

## **1.2 Einblick in die frühe Aufmerksamkeitsforschung**

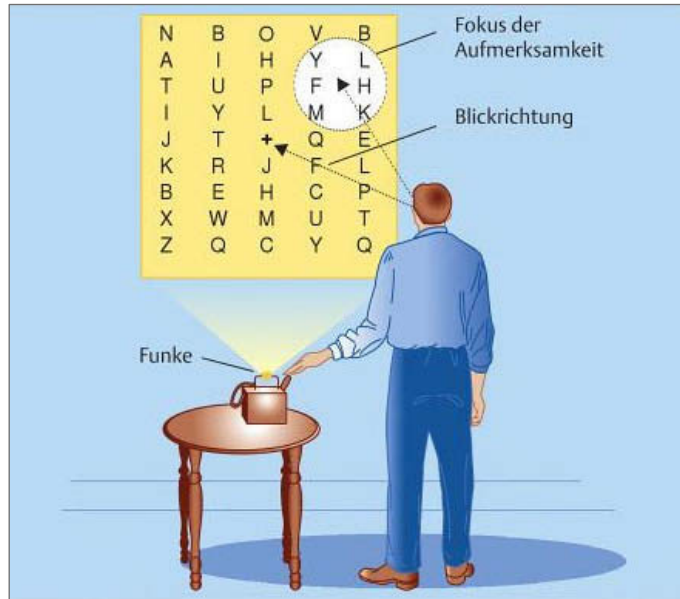
Der Psychologe und Philosoph William James nutzte Ende des vorletzten Jahrhunderts die Methode der Introspektion um Aufmerksamkeitsprozesse zu beschreiben und stellte fest, dass Selektionsprozesse die Grundlage visueller Wahrnehmung sind. Er formulierte die wohl bekannteste Definition von Auf-

merksamkeit: „*Every one knows what attention is. It is the taking possession by the mind, in clear and vivid form, of one out of what seem several simultaneously possible objects or trains of thought*” (James 1890).

Im Vergleich zu James' phänomenologischen Beschreibungen führte der Physiologe Hermann von Helmholtz (1867) erste experimentelle Untersuchungen durch indem er als erster *verdeckte räumliche Aufmerksamkeit* (engl. *covert attention*) nachweisen konnte. Das visuelle Attendieren eines Objektes wird primär mit der Durchführung von Augenbewegungen assoziiert um es anschließend fixieren zu können (*offene Aufmerksamkeit*, engl. *overt attention*). Die Ausrichtung räumlicher Aufmerksamkeit impliziert jedoch nicht unweigerlich eine Änderung der Augen-, Kopf- oder Körperhaltung, sondern entspricht eher einer mentalen Fokussierung auf relevante Informationen unserer Umwelt. In einem abgedunkelten Raum ließ Helmholtz seine Probanden den Mittelpunkt eines großen, mit Buchstaben bemalten Schirms fixieren und beleuchtete ihn kurzzeitig durch den elektrischen Funken einer Bogenlampe (Abbildung 1.1). Ohne die Augenposition vom Fixationsort zu lösen waren die Probanden in der Lage, Buchstaben in denjenigen Ausschnitten zu benennen, auf die sie zuvor ihre Aufmerksamkeit gerichtet hatten. Aufgrund ihrer räumlichen Limitation verglich man Aufmerksamkeit daraufhin mit einem „mentalen Scheinwerfer“, der visuelle Informationen gleich dem Lichtkegel einer Taschenlampe beleuchtet und sie somit in unser Bewusstsein rückt (engl. *Spotlight Model of Attention*; für eine detailliertere Diskussion siehe Unterkapitel 1.5.2 „*Ortsbasierte Aufmerksamkeit*“).

Erst Mitte des folgenden Jahrhunderts hat die Aufmerksamkeitsforschung erneut an Bedeutung gewonnen. In dieser Zeit wurden verschiedene Modelle entwickelt um den attentionalen Selektionsprozess zu erklären, d.h. auf welche Weise sensorische Information durch Aufmerksamkeitsprozesse gefiltert wird. Ein wichtiger Diskussionspunkt war dabei die Frage nach der Lokalisation der Filter innerhalb der visuellen Verarbeitungshierarchie.





**Abbildung 1.1** – Versuchsaufbau zum Nachweis verdeckter räumlicher Aufmerksamkeit nach Helmholtz (1867). Der Metapher zufolge werden ausschließlich Informationen innerhalb des „Lichtkegels der Taschenlampe“ bewusst wahrgenommen. In dunkler Umgebung fixierten die Probanden einen Punkt innerhalb einer Zusammenstellung verschiedener Buchstaben. Nach einer kurzen Beleuchtung der Abbildung konnten die Probanden ausschließlich diejenigen Buchstaben erkennen, auf deren Position sie zuvor ihre Aufmerksamkeit gerichtet hatten (aus Becker and Wunderlich 2007)

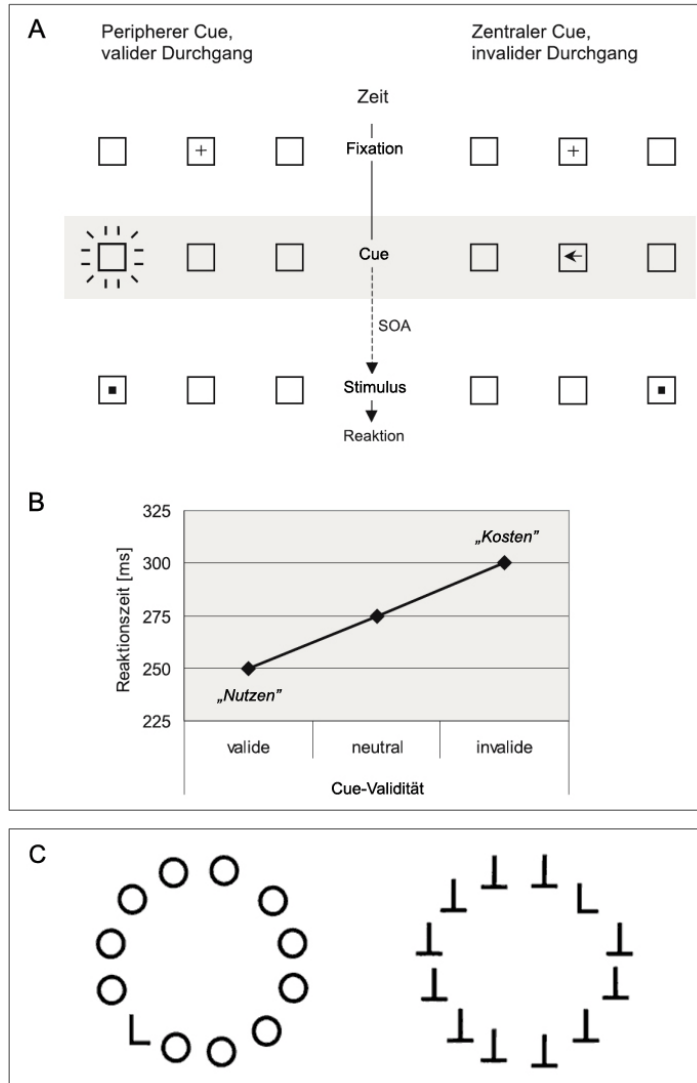
### 1.3 Untersuchungsmethoden visueller Aufmerksamkeit

Der Psychologe Stephen Palmer definierte den Begriff der Aufmerksamkeit als „*act of allocating mental resources selectively to some subset of processes, the result of which is relative facilitation of the selected process in speed and/or accuracy*“ (Palmer 1999). Indem wir Aufmerksamkeit selektiv ausrichten, können wir unser Verhalten optimieren. Anhand der bisherigen Beispiele ist ersichtlich, dass eine attentionale Fokussierung unserer visuellen Wahrnehmung sowohl auf einen begrenzten Ort in unserer Umgebung, ein Objekt, aber auch auf bestimmte Merkmale eines Reizes (engl. *stimulus*) möglich ist. Mithilfe experimenteller Ansätze lässt sich visuelle Aufmerksamkeit modulieren um zugrunde liegende neuronale Korrelate untersuchen zu können.

Ein Jahrhundert nachdem Helmholtz (1867) die Metapher eines *Spotlight of Attention* postulierte, entwickelte der Psychologe Michael I. Posner das wohl bekannteste experimentelle Design um verdeckte räumliche Aufmerksamkeitsausrichtung zu untersuchen, das *Spatial Cueing*-Paradigma (Posner 1980). Darin geht der eigentlichen Reizpräsentation ein Hinweisreiz (engl. *cue*) voraus, der Informationen über die voraussichtliche Position des Reizes beinhaltet (für einen Überblick siehe Abbildung 1.3 A - B). Eine entscheidende Variable ist dabei die Validität des Cues. Sie gibt die prozentuale Wahrscheinlichkeit an, mit der die Position des Zielreizes (engl. *target*) korrekt (valide) indiziert wird. Mithilfe dieser Manipulation ist es zum einen möglich, die Verarbeitung orts-basierter Informationen hinsichtlich unterschiedlich ausgerichteter Aufmerksamkeit zu vergleichen. Des Weiteren können Aussagen über Dauer der Neuausrichtung des Aufmerksamkeitsfokus infolge invalider Cues gemacht werden. Typischerweise zeigen die Verhaltensdaten im Vergleich zu einer neutralen Cue-Bedingung kürzere Reaktionszeiten für die Verwendung valider Cues (*Nutzen*) und verlängerte Antwortzeiten für invalide Informationen (*Kosten*).

Seitdem Posner unter Verwendung dieses Paradigmas erste Ergebnisse veröffentlichte, wurden zahlreiche Varianten des Originaldesigns entwickelt. Diese sind jedoch nicht mehr auf rein räumliche Aufmerksamkeitsausrichtungen beschränkt. In einigen Experimenten der vorliegenden Arbeit (Kapitel 3 und 4) wurden ähnliche Cueing-Paradigmen verwendet, um Aufmerksamkeit auf bestimmte Reizmerkmale zu lenken. Die Orientierung des räumlichen Fokus spielte dabei nur eine sekundäre Rolle.

Ein zweites, in der Aufmerksamkeitsforschung ausführlich untersuchtes Paradigma wird durch das Beispiel in Abbildung 1 veranschaulicht, in dem eine rote Mohnblume inmitten eines bunten Tulpenfeldes abgebildet ist. Dieses Paradigma ist das der *Visuellen Suche*, welches insbesondere durch die Arbeiten von Anna Treisman und Garry Gelade (1980, siehe auch Abschnitt 1.5.3) bekannt wurde. Die Aufgabe der Probanden besteht in der Detektion des Zielreizes, das in eine Gruppe von Störelementen (engl. *distractors*) eingebettet ist (Abbildung 1.3 C). Der Zielreiz ist typischerweise in der Hälfte der präsentierten Reizdisplays vorhanden. Die gemessenen Reaktionszeiten sind von der Anzahl



**Abbildung 1.2** – Beispiele für zwei typische Versuchsparadigmen zur Untersuchung visueller Aufmerksamkeitsmechanismen. **(A)** Das *Spatial Cueing*-Paradigma nach Posner (1980) ist in Form eines peripheren (links) und zentralen (rechts) Cues gezeigt. Im Anschluss an die Fixationsphase kann entweder ein valider (z.B. links) oder invalider Cue (z.B. rechts) gezeigt werden. Die Reizpräsentation erfolgt nach einem zeitlich variierten Intervall (*Stimulus-Onset Asynchrony*, SOA). Die Reaktionszeiten **(B)** korrelieren mit der Validität des Cues. Sie sind für valide gecueete Durchgänge verkürzt (*Nutzen*) und für invalide gecueete Durchgänge verlängert (*Kosten*). **(C)** Beispiel einer visuellen Suchaufgabe. Das „L“ soll zwischen zwei verschiedenen Distraktortypen detektiert werden. Eine parallele Suche ermöglicht die Detektion inmitten verschiedener „O“s (links). Im Gegensatz dazu ist es schwieriger, das „L“ unter „T“s zu finden, so dass eine

serielle Suche erforderlich ist (rechts), (A, B: verändert nach Müller and Krummenacher 2006; C: aus Pollmann 2008).

der Distraktoren und der Größe des Displays abhängig und liefern Rückschlüsse auf den Schwierigkeitsgrad der Aufgabe und damit der visuellen Verarbeitung. Während einer einfachen Suchaufgabe eine parallele Verarbeitung zugrunde liegt, ist bei einer schwierigen Suche eine serielle Verarbeitung notwendig.

Standen anfänglich ausschließlich Verhaltensbeobachtungen wie die Messung von Reaktionszeiten im Mittelpunkt der Forschung, etablierten sich im Laufe der letzten Jahrzehnte sukzessiv neue Methoden, um den neuronalen Grundlagen attentiver Prozesse auf den Grund zu gehen. Neben Einzelzell-Ableitungen an Rhesusaffen, die Aufmerksamkeitseffekte direkt auf zellulärer Ebene messen können, haben sich im Laufe der letzten Jahrzehnte auch etliche nicht-invasive Untersuchungsmethoden beim Menschen etablieren können. Zwei funktionell bildgebende Verfahren wurden auch für die dieser Arbeit zugrunde liegenden Studien verwendet und werden im zweiten Kapitel „Verwendete Methoden“ beschrieben.

## 1.4 Grundlagen visueller Aufmerksamkeitsmechanismen

Die folgenden Abschnitte sollen einen Überblick über die Entwicklung verschiedener Aufmerksamkeitstheorien geben und die wichtigsten Ergebnisse bisheriger Studien zu orts- und objektbasierter sowie dimensions- und merkmalsbasierter Aufmerksamkeit vorstellen.

### 1.4.1 Die Selektionsfunktion visueller Aufmerksamkeit

Aufmerksamkeit ist unerlässlich für unser alltägliches Leben. Wir sind ständig einer unermesslichen Fülle von Umweltreizen ausgesetzt, weit mehr als wir verarbeiten können. Visuelle Aufmerksamkeit ermöglicht es uns, Informationen zu *selektieren*. Mit ihrer Hilfe fokussieren wir unsere Wahrnehmung auf wesentliche, interessante Aspekte, die für unser Verhalten relevant sind. Wie William James (1890, siehe o.g. Zitat) es schon vor über einem Jahrhundert beschrieben



**Abbildung 1.3** – Beispiele für die Präsenz Bottom-up- und Top-down-modulierter Aufmerksamkeitsmechanismen. Die allein auf einer Wiese stehende Mohnblume zieht durch ihre Salienz (rote Farbe) automatisch Aufmerksamkeit auf sich (links, aus <http://mandragores.deviantart.com>). Aufmerksamkeit kann aber auch zielgerichtet auf die Farbe Rot gelenkt werden, um diese bevorzugt zu verarbeiten und die Mohnblume auch in einer komplexen Umgebung zu lokalisieren (rechts, entnommen aus <http://johnbarger.photoshelter.com>).

hat, ist die visuelle Wahrnehmung also kein rein *passiver* Prozess, sondern beinhaltet gleichsam *aktive* Mechanismen, um Aufmerksamkeit zielgerichtet zu lenken.

Zwar änderte sich seither die Terminologie, aber auch nach dem heutigen Stand unterscheidet man zwischen zwei verschiedenen Aufmerksamkeitsprozessen, die miteinander interagieren (Corbetta and Shulman 2002). Zum einen können besonders saliente Reize automatisch und unmittelbar Aufmerksamkeit auf sich ziehen (engl. *Stimulus-driven*; *Bottom-up*-moduliert), (Treisman and Gelade 1980; Duncan 1984). Corbetta und Shulman erwähnten hierzu ein hübsches Beispiel wonach eine rote Mohnblume auf einer sonst grünen Wiese weitaus deutlicher hervorsticht als in einem Feld bunter Tulpen (Abbildung 1.3). Betrachten wir das erste Beispiel, ist die Verarbeitung der Mohnblume deutlich beschleunigt weil die rote Farbe inmitten einer andersfarbigen Umgebung eine höhere Salienz besitzt, Aufmerksamkeit auf sich zieht und damit bevorzugt verarbeitet wird (*Pop-out*-Effekt). Besteht zum anderen unsere Motivation darin,

eine einzelne Mohnblume in einem bunten Blumenmeer zu finden, erfolgt die Aufmerksamkeitszuweisung aus höheren Arealen. Die neuronale Antwort auf Reizmerkmale, wie z.B. die spezifische Blütenform, wird entsprechend unserer Verhaltensrelevanz moduliert (engl. *Goal-directed; Top-down*), (Desimone and Duncan 1995; Desimone 1998).

Die Interaktion dieser beiden Prozesse erfolgt bereits auf frühen visuellen Verarbeitungsstufen. Man unterscheidet verschiedene Top-down-modulierte Aufmerksamkeitsprozesse, die die neuronale Antwort eines attendierten Reizes verstärken (engl. *enhancement*), oder auch irrelevante Informationen unterdrücken (engl. *suppression*), (Treue and Maunsell 1996; Reynolds et al. 1999). Auf diese Weise können auch kognitive Mechanismen unsere Wahrnehmung beeinflussen. Rückt ein Objekt in unseren Aufmerksamkeitsfokus, d.h. attendieren wir es, nehmen wir dessen Eigenschaften (engl. *features*) bewusst wahr, um es identifizieren und dessen Bedeutung hinsichtlich unseres Verhaltens erkennen zu können. Dabei nehmen wir unsere Umwelt auf unterschiedliche Weise wahr, abhängig davon worauf unser Interesse fällt und wir unsere Aufmerksamkeit ausrichten.

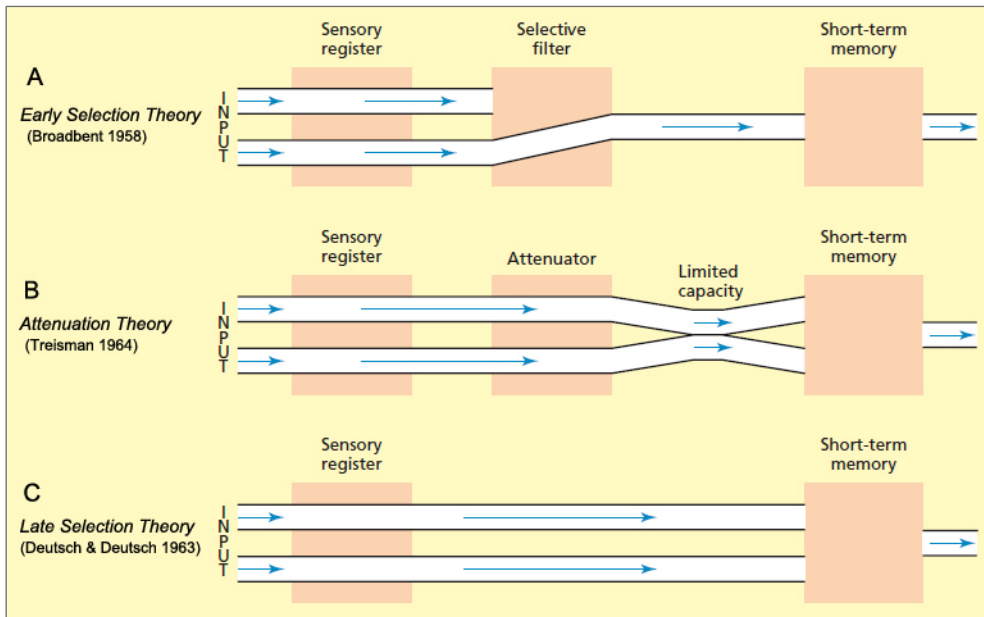
Visuelle Aufmerksamkeit ist also kein einheitlicher Mechanismus, sondern ein komplexes Zusammenspiel aus mehreren Komponenten, die durch zwei Charakteristika gekennzeichnet sind. Der Aspekt der *Intensität* kennzeichnet zeitliche Aspekte der Aufmerksamkeitszuweisung, anhand derer zwischen *ungerichteter Aufmerksamkeit* (engl. *alertness*), *Vigilanz* und *Daueraufmerksamkeit*, unterschieden werden kann. Die *ungerichtete Aufmerksamkeit* beinhaltet die allgemeine Wachheit, und die kurzfristige Reaktionsbereitschaft. *Vigilanz* und *Daueraufmerksamkeit* bezeichnen die Fähigkeit, Aufmerksamkeit langfristig aufrecht zu halten und sich auf häufige bzw. wenig verändernde Reize einzustellen. Der Aspekt der *Selektivität* trennt die *selektive (gerichtete oder fokussierte) Aufmerksamkeit* von der *geteilten Aufmerksamkeit*. Wie bereits zu Beginn des Kapitels beschrieben, sind wir in der Lage, unsere visuelle Wahrnehmung auch *selektiv* auf verhaltensrelevante Informationen unserer Umwelt zu beschränken und irrelevante zu ignorieren. Die *geteilte Aufmerksamkeit* entspricht darüber hinaus der Möglichkeit, zwei oder mehr präsentierte und verhaltensrelevante Reize parallel zu attendieren.

### 1.4.2 Klassische Aufmerksamkeits-theorien

Alan T. Welford (1952) konnte auf Basis experimenteller Befunde zeigen, dass die Verarbeitung auditiver Informationen einer begrenzten Kapazität unterliegt. Er prägte den Begriff der *psychologischen Refraktärperiode*, als denjenigen zeitlichen Abstand, der benötigt wird um die Verarbeitung eines Reizes abzuschließen. Innerhalb dieses Zeitraumes war die Verhaltensantwort auf einen nachfolgend präsentierten Reizes verzögert. Welford schlussfolgerte daraus eine serielle Verarbeitung sensorischer Informationen. Dieser Verarbeitungseingpass wurde bildlich mit einem Flaschenhals (engl. *bottleneck*) verglichen.

Donald E. Broadbent entwickelte daraus die *Filtertheorie der Aufmerksamkeit*. Er vermutete, dass Reizmerkmale bereits auf frühen Stufen der Verarbeitung gefiltert werden und dass dabei jeweils nur eine begrenzte Menge an Informationen verarbeitet werden könnte (Broadbent 1958). Sein Modell diente als Grundlage alternativer Filtertheorien, musste jedoch später modifiziert werden, da es einige Sachverhalte noch nicht ausreichend erklären konnte. Broadbents Idee eines frühen Selektionsmechanismus (engl. *Early Selection Theory*) widersprach experimentell bestätigten Beobachtungen wie den Ergebnissen einer Studie von Colin Cherry (1953), der den bekannten *Cocktailparty*-Effekt beschrieb. Dieser schildert die Fähigkeit, inmitten eines Stimmengewirrs vieler Personen einer einzelnen Stimme folgen zu können indem Nebengeräusche ausgeblendet werden. Hören wir jedoch z.B. den eigenen Namen am Nachbartisch wird unsere Aufmerksamkeit automatisch auf das andere Gespräch gezogen. Diese sofortige Umorientierung auf ein zuvor nicht-attendierte Gespräch ist ein Hinweis darauf, dass alle verfügbaren Informationen bis zu einer gewissen Verarbeitungsstufe zugänglich gemacht werden können und unterscheidet sich damit von Broadbents Alles-oder-nichts-Prinzip des *Early Selection*-Mechanismus, das von der (semantischen) Verarbeitung einer jeweils einzelnen Information ausgeht.

Anne Treisman (1964) überarbeitete Broadbents Modell und konnte anhand experimenteller Daten zeigen, dass nicht-beachtete Informationen lediglich abgeschwächt, aber nicht vollständig herausgefiltert werden. Gemäß ihrer *Abschwächungstheorie der Aufmerksamkeit* (engl. *Attenuation Theory*) werden nicht-attendierte Informationen entsprechend eines Mehr-oder-weniger-Prinzips



**Abbildung 1.4** – Schematischer Vergleich der Aufmerksamkeitstheorien **(A)** nach Broadbent (1958, Early Selection Theory), **(B)** Treisman (1964, Attenuation Theory) sowie **(C)** nach Deutsch und Deutsch (1963, Late Selection Theory), (verändert nach Eysenck and Keane 2010).

weitergeleitet. Auch nach Treismans Theorie befindet sich der Aufmerksamkeitsfilter auf einer frühen, perzeptuellen Verarbeitungsebene.

Anthony und Diana Deutsch (1963) vermuteten darüber hinaus eine zunächst vollständige (parallele) Verarbeitung aller Informationen und eine Filterung relevanter Inhalte auf einer relativ späten Ebene. Im Widerspruch zu Broadbents und Treismans Erklärungsmodellen stellten sie eine *Theorie der späten Selektion* (engl. *Late Selection Theory*) vor. Sie gingen davon aus, dass zunächst auch irrelevante Reize verarbeitet werden, eine Weiterverarbeitung (wie z.B. die Speicherung im Gedächtnis oder die Durchführung motorischer Reaktionen) aber ausschließlich auf Informationen begrenzt ist, die für das momentane Verhalten relevant sind. Die Theorie von Deutsch und Deutsch löste eine kontroverse Debatte zwischen einem frühen und späten aufmerksamkeitsgesteuerten Selektionsprozesses aus, die erst durch jüngere Forschungsarbeiten ausreichend geklärt werden konnte. Ein Vergleich dieser drei Aufmerksamkeitstheorien ist in Abbildung 1.4 dargestellt.



Eine Lösung dieser Kontroverse stellte Nilli Lavie mithilfe ihrer *Perceptual Load Theory of Attention* vor (Lavie 1995). Lavie untersuchte visuelle Selektionsmechanismen mithilfe einfacher und komplexer Verhaltensaufgaben. Während leichte Aufgaben wenig Aufmerksamkeitsressourcen benötigen, können aufgrund freier Kapazitäten irrelevante Informationen mitverarbeitet werden, so dass erst ein später Selektionsprozess notwendig wird. Zum Lösen einer komplexen Aufgabe sind dagegen größere Aufmerksamkeitsressourcen erforderlich. Eine frühe Selektion wird notwendig, um die Verarbeitung irrelevanter Informationen auf einer frühen sensorischen Verarbeitungsstufe zu blockieren. Demnach hängt der Selektionsort, d.h. die Art des Selektionsmechanismus, von den individuellen Anforderungen einer Aufgabe an die Aufmerksamkeitskapazität ab (engl. *attentional load*). Lavies Theorie wurde seitdem weiterentwickelt, erweitert und durch bildgebende Messverfahren bestätigt (u.a. Lavie et al. 2004; Rees et al. 1997).

#### 1.4.3 Ortsbasierte Aufmerksamkeit

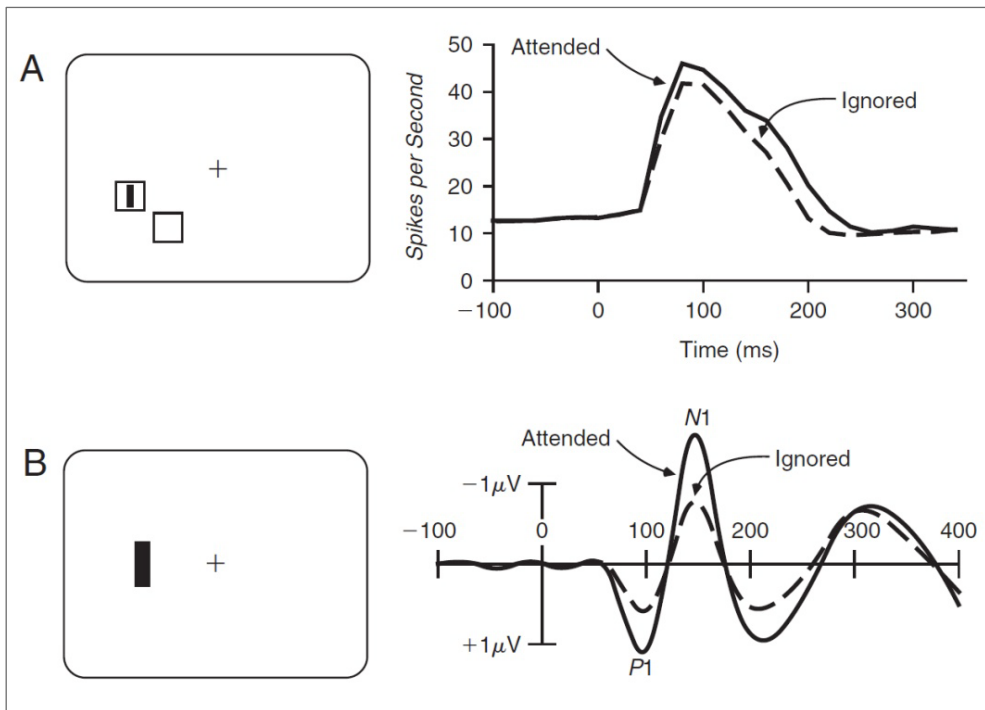
Posner definierte Aufmerksamkeit als ein „*spotlight*“ that enhances the efficiency of the detection of events within its beam“ (Posner et al. 1980). Trotz der enormen Popularität seiner Studien zur *ortsbasierten Aufmerksamkeit* hatte die Metapher eines räumlich begrenzten Spotlights einige Schwachpunkte und wurde einige Jahre später durch ein entscheidendes Charakteristikum erweitert, der Fähigkeit die Größe des Spotlights zu variieren. Das *Zoom Lens*-Modell nach Eriksen und St. James (1986) ist in gewissem Rahmen mit dem Zoom-Objektiv einer Kamera vergleichbar, das den Aufmerksamkeitsfokus an unterschiedlich große Ausschnitte der Umgebung anpassen kann. Mit zunehmender Größe des Ausschnittes verringert sich dabei die Präzision der visuellen Verarbeitung. Dies kann aber dennoch von großem Nutzen sein, um einen möglichst großen Überblick über eine visuelle Szene zu bekommen wie z.B. im Straßenverkehr hinter dem Steuer eines Autos. Alternativ beschrieb David LaBerge das *Gradient*-Modell, in dem die Verarbeitungsgenauigkeit ausgehend vom Mittelpunkt des Aufmerksamkeitsfokus kontinuierlich nach außen abnimmt (LaBerge 1983; LaBerge and Brown 1986; LaBerge et al. 1997). Der Neigungswinkel des Gradienten korreliert dabei mit der Aufgabenschwierigkeit. Das aktuellste

Modell der Verteilung räumlicher Aufmerksamkeit ist das *Mexican Hat*-Modell (Cave and Bichot 1999; Müller et al. 2005). Anhand von Reaktionszeitdaten konnten Notger Müller und Kollegen am Rande des Aufmerksamkeitsfokus einen inhibitorischen Ring nachweisen, in dem die visuelle Verarbeitung im Vergleich zur Mitte und auch der Peripherie gehemmt wird. Die Form des *Mexican Hat* variiert auch hier mit der Aufgabenschwierigkeit. Bei Einzelzelleitungen im Areal MT von Makaken (Wegener et al. 2004) sowie in Verhaltensversuchen am Menschen (Wegener et al. 2006) konnten Wegener und Kollegen zeigen, dass räumlich enger am Aufmerksamkeitsfokus liegende Distraktoren schlechter verarbeitet werden als weiter entfernt liegende und bestätigen damit Vorhersagen des *Mexican Hat*-Modells.

Die einzelnen Modelle zur Beschreibung des räumlichen Aufmerksamkeitsfokus unterscheiden sich mitunter erheblich und widersprechen sich zudem teilweise. Dennoch stimmen sie in einem entscheidenden Punkt überein. Alle Modelle setzen voraus, dass Aufmerksamkeit spezifisch einen Bereich unserer Umgebung selektiert, der einzelne oder auch mehrere Objekte oder Objektbestandteile, oder auch nichts beinhalten kann.

Einzelzelleitungen an Rhesusaffen konnten räumliche Aufmerksamkeits-effekte in verschiedenen visuellen Arealen nachweisen (MT, MST: Treue and Maunsell 1996; V1, V2 und V4: Motter 1993; Connor et al. 1996; Luck et al. 1997; Treue 2001). Die Ergebnisse zeigten, dass Aufmerksamkeit nicht generell das Antwortverhalten kortikaler Neuronen erhöht, sondern gezielt den Einfluss des attendierten Reizes verstärkt. Dies geschieht auf Kosten der Reize außerhalb des räumlichen Fokus, deren neuronale Antwort unterdrückt wird (Abbildung 1.5 A).

Vergleichbare Befunde wurden auch bei elektrophysiologischen Ableitungen am Menschen gefunden. Eine Studie von Hans-Jochen Heinze und Kollegen (1994) nutzte sowohl Ereignis-korrelierte Potentiale (EKP) als auch Positronen-Emissions-Tomografie (PET), um zeitliche Komponenten räumlicher Aufmerksamkeit zu untersuchen. Ihre Ergebnisse zeigten eine erhöhte neuronale Aktivierung räumlich attendierter Reize in extrastriären Arealen, die in einem Zeitbereich zwischen 80 und 130 ms nach Beginn der Reizpräsentation (engl. *stimulus-onset*) zu beobachten war. Dieser Effekt wurde auch von weiteren



**Abbildung 1.5** – Elektrophysiologische Studien räumlicher Aufmerksamkeit. **(A)** Einzelzell-Daten aus V4 an Rhesusaffen (Luck et al. 1997), die eine ähnliche Aufgabe lösten (links). Die neuronale Feuerrate des Neurons war deutlich erhöht, wenn das receptive Feld der Zelle innerhalb des räumlichen Fokus lag (*Attended*), im Vergleich zu einer Kontrollbedingung, in der der Reiz innerhalb des rezeptiven Feldes ignoriert werden musste (*Ignored*). **(B)** Im Rahmen eines typischen EKP-Experiments zur Untersuchung räumlicher Aufmerksamkeitsmechanismen wurden an zwei gegenüberliegenden Positionen Zielreize und Distraktoren (engl. *non-targets*) in schneller Abfolge präsentiert (links). Die Probanden waren angehalten, die an der attendierten Position zufällig präsentierten Zielreize zu detektieren. Die EKPs für innerhalb des Aufmerksamkeitsfokus liegende Zielreize (*Attended*) sind im Vergleich zur nicht-attendierten Position (*Ignored*) stärker ausgeprägt (rechts). Die Negativität ist in diesem Beispiel nach oben aufgetragen (verändert nach Luck and Vecera 2002).

Autoren berichtet (Corbetta et al. 1990; Mangun 1995; Hillyard et al. 1998), auch unter Verwendung funktioneller Magnetresonanztomografie (Mangun et al. 1998). Im Vergleich mit nicht-attendierten Reizen fand sich im Spannungsverlauf der EKPs eine stärkere Ausprägung früher Komponenten (P1, N1) für die Verarbeitung von Reizen innerhalb des Aufmerksamkeitsfokus (Abbildung 1.5 B). Eine stärkere Positivierung der P1-Komponente wird mit einer

verstärkten und spezifischeren Aktivierung extrastriärer kortikaler Areale erklärt (Hillyard et al. 1998). Gemäß des *Sensory Gain Control (amplification)*-Modells (Hillyard et al. 1998) handelt es sich um eine reizspezifische (Bottom-up) Modulation neuronaler Verarbeitung. Die Latenz der P1 verändert sich dagegen nicht. Während die bisherigen Ergebnisse den Ursprung der P1 im *Gyrus fusiformis* vermuten lassen, scheint die N1 im ventralen okzipito-temporalen Kortex lokalisiert zu sein (Heinze et al. 1994). Man nimmt an, dass die N1 an Diskriminationsaufgaben innerhalb des räumlichen Fokus beteiligt ist (Vogel and Luck 2000). Neben P1- und N1-Modulationen konnten zusätzliche Effekte räumlicher Aufmerksamkeitsmechanismen im Rahmen der N2-Komponente nachgewiesen werden (200 - 300 ms relativ zum Reizbeginn). Insgesamt können drei verschiedene Bestandteile der N2 beobachtet werden, die für visuelle Suchparadigmen typisch sind. Die bekannteste ist die sog. N2pc-Komponente, die der Bezeichnung nach an posterioren Elektrodenpositionen sichtbar ist und an zum Zielreiz kontralateralen Hemisphäre stärker ausgeprägt ist als auf der ipsilateralen Seite (engl. *N2 posterior contralateral*). Sie reflektiert die Ausrichtung räumlicher Aufmerksamkeit auf den Ort des Zielreizes und womöglich die Unterdrückung umliegender Distraktoren (Luck and Hillyard 1994; Eimer 1996). Die N2pc scheint aus zwei Subkomponenten zu bestehen, die einen frühen parietalen (180 - 220 ms) und einen späteren okzipito-temporalen Anteil (250 - 300 ms) aufweisen und entsprechend die Aufmerksamkeitsorientierung auf den Zielreiz und die eigentliche Reizunterscheidung reflektieren (Hopf et al. 2000).

Eine Unterdrückung verhaltensirrelevanter Distraktoren konnte auch bei Einzelzelleableitungen an Rhesusaffen nachgewiesen werden. Leonardo Chelazzi und Kollegen fanden Effekte im ventralen visuellen Verarbeitungsweg, dem inferioren temporalen (IT) Kortex sowie V4 (IT: Chelazzi et al. 1993; Chelazzi et al. 1998; V4: Chelazzi et al. 2001). Diese Top-down-Modulation spricht für das *Biased Competition*-Modell von Robert Desimone und John Duncan (1995). Nach diesem Modell konkurrieren Reize miteinander um begrenzte Verarbeitungsressourcen. Die Rolle der Aufmerksamkeit ist dabei die Selektion des Verarbeitungsschwerpunktes. Sie verstärkt dabei den Einfluss verhaltensrelevanter Reize indem zum einen die neuronale Antwort derjenigen Reize

erhöht wird, auf die wir unsere Aufmerksamkeit legen, und zum anderen die Verarbeitung irrelevanter Reize unterdrückt wird.

#### *1.4.4 Objektbasierte Aufmerksamkeitsmechanismen*

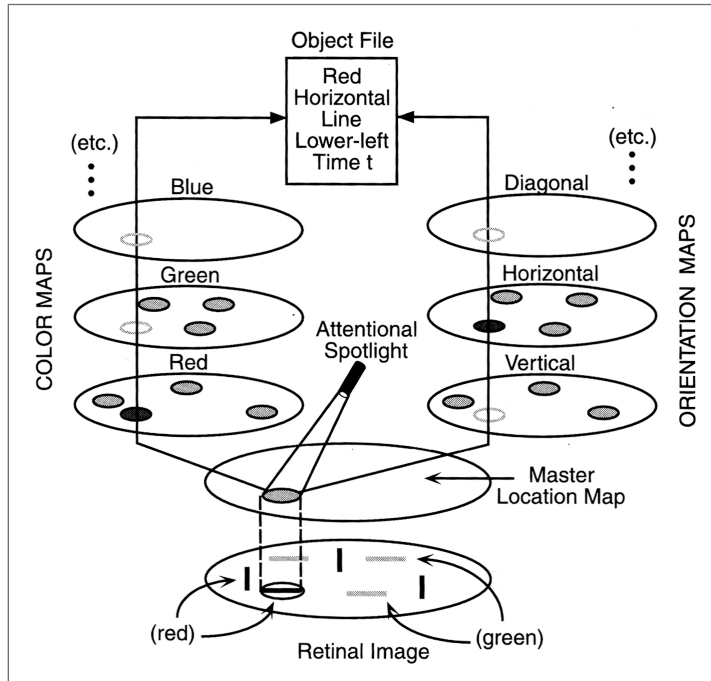
Die Ergebnisse aus Posners Experimenten ließen zunächst vermuten, dass die Selektion visueller Informationen grundsätzlich auf einen räumlichen Mechanismus zurückzuführen ist. Eine alternative Betrachtungsweise wurde von John Duncan als *objektbasierte Aufmerksamkeit* vorgestellt (1984). In seiner einflussreichen Publikation postulierte er, dass unabhängig vom räumlichen Fokus, Aufmerksamkeit auch auf ein einzelnes Objekt gerichtet werden kann. Dass dies auch möglich ist, wenn zwei Objekte am gleichen Ort präsentiert werden, konnten Kathleen M. O’Craven und Kollegen (1999) in einer fMRT-Studie zeigen. Die darin verwendeten Reize bestanden aus zwei transparent überlagerten Objekten (Haus und Gesicht, siehe Abbildung 1.6), von denen abwechselnd eines geringfügig bewegt wurde. Die Probanden waren instruiert, ihre Aufmerksamkeit selektiv auf eines der beiden Objekte oder auch auf die Bewegung selbst zu lenken. Mittels fMRT konnten die Autoren Aktivitätsänderungen in kortikalen Verarbeitungsarealen messen (Haus: parahippocampal place area, PPA; Gesicht: fusiform face area, FFA; Bewegung: medial/medial superior temporal cortex, MT/MST). Obwohl beide Objekte an derselben Position präsentiert wurden, fanden die Autoren Aktivitätsunterschiede abhängig von der Aufmerksamkeitsinstruktion. Betrachteten die Probanden beispielsweise ein bewegtes Gesicht und attendierten die Bewegung an sich, wurde neben Aktivierungen in MT/MST auch ein Signalanstieg in der Gesichts-verarbeitenden FFA registriert. Die Ergebnisse sprechen für die Selektion eines einzelnen Objektes und können nicht mithilfe reiner ortsbasierter Aufmerksamkeitstheorien erklärt werden. Zudem zeigen die Daten eine zusätzliche Selektion (*Ko-Selektion*) nicht-attendierter und irrelevanter Merkmale, die durch das *Integrated Competition*-Modell objektbasierter Aufmerksamkeit (Duncan 1996; Duncan et al. 1997) erklärt werden kann und auch durch weitere Studien belegt wurde (Blaser et al. 2000; Rodriguez et al. 2002; Schoenfeld et al. 2003).



**Abbildung 1.6** – Reiz zur Untersuchung objektbasierter Aufmerksamkeitsprozesse wie er in der fMRT-Studie von O’Craven und Kollegen (1999) verwendet wurde. Die beiden Objekte (Haus und Gesicht) von denen jeweils eines statisch war und das andere geringfügig bewegt wurde, waren transparent überlagert. Die Probanden attendierten das Haus, das Gesicht oder die Bewegung an sich.

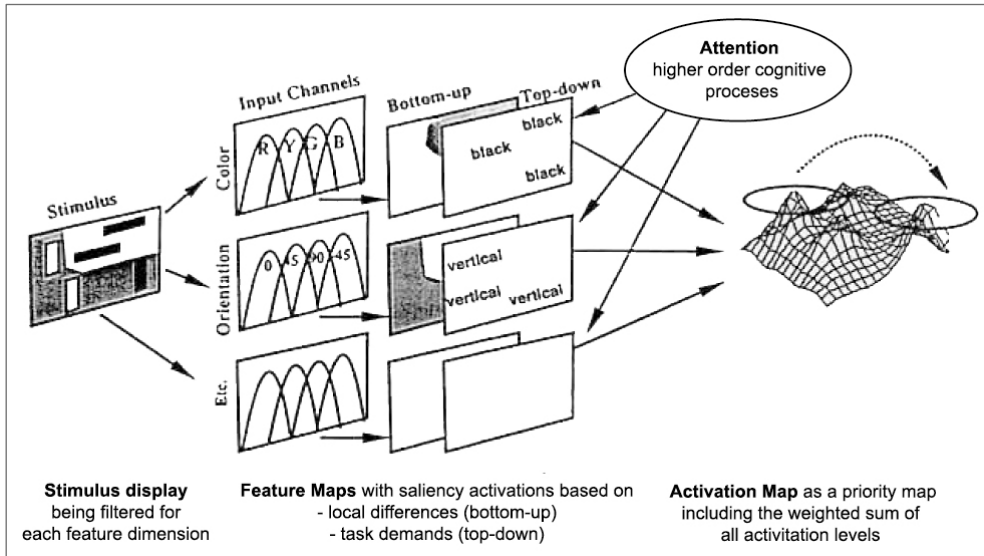
#### 1.4.5 Merkmals- und dimensionsbasierte Aufmerksamkeit

Orts- und objektbasierte Aufmerksamkeitsmechanismen decken nicht den gesamten Rahmen visueller Aufmerksamkeit ab. Das exakte Zusammenspiel mit *dimensions-* und *merkmalsbasierten Mechanismen* ist noch nicht abschließend geklärt. Mithilfe einiger Modelle wurde versucht, Aspekte dieser Interaktion herauszuarbeiten. Die *Merkmalsintegrationstheorie* (engl. *Feature Integration Theory*) visueller Aufmerksamkeit (Treisman and Gelade 1980; Treisman 1988; Treisman and Sato 1990) wurde ausgehend von Paradigmen der visuellen Suche entworfen und beschreibt eine hierarchische Gliederung des Selektionsprozesses, in der ortsbasierten Mechanismen eine höhere Priorität gegenüber nicht-räumlichen Prozessen zukommt. Darin erfolgt zunächst eine nicht-aufmerksamkeitsgesteuerte (präattentive), parallele Verarbeitung aller innerhalb des Gesichtsfeldes dargebotenen Merkmale wobei Repräsentationskarten (engl. *feature maps*) für jede Dimension (z.B. Farbe oder Orientierung) erstellt werden (Abbildung 1.7). Innerhalb des Aufmerksamkeitsfokus werden die zuvor getrennt repräsentierten Merkmale in Form einer Hauptkarte (engl. *master location map*) zu einheitlichen Objektrepräsentationen integriert, d.h. es erfolgt die Bindung (engl. *binding*) objektspezifischer Merkmale um so ein einheitliches Bild unserer Umwelt inner-



**Abbildung 1.7** – Schema der Merkmalsintegrationstheorie (u.a. Treisman 1988). Alle präsentierten Reize werden zunächst in Form von dimensionsspezifischen Repräsentationskarten, z.B. für Farbe und Orientierung (*Color Maps*, *Orientation Maps*) analysiert. Dieser erste Verarbeitungsschritt erfolgt präattentiv. In einem zweiten, attentiven Schritt wird innerhalb des räumlichen Fokus (*Attentional Spotlight*) anschließend eine Hauptkarte erstellt und so Merkmale zu einem Objekt integriert (*Master Location Map*) erstellt (aus Palmer 1999).

halb des räumlichen Fokus zu ermöglichen. Treisman und Gelade beschrieben die Rolle räumlicher Aufmerksamkeit hierbei als „*the 'glue' which integrates the initially separate features into unitary objects*“ (Treisman and Gelade 1980). Nachfolgende experimentelle Ergebnisse widersprachen einigen Details der Merkmalsintegrationstheorie. So entwickelten Jeremy M. Wolfe und Kollegen mit ihrem *Guided Search*-Modell eine alternative Theorie für visuelle Suchaufgaben (Wolfe 1994; Wolfe et al. 1989) und erweiterten sie um die Möglichkeit eines frühen Top-Down-Einflusses innerhalb der ersten Verarbeitungsstufe. Treisman und Kollegen gingen im Gegensatz dazu von einem rein präattentiven Prozess aus. Ihr Modell basiert auf der Annahme, dass im ersten Schritt dimensionsbasierte Aktivitätskarten aller vorhandenen Elemente der visuellen



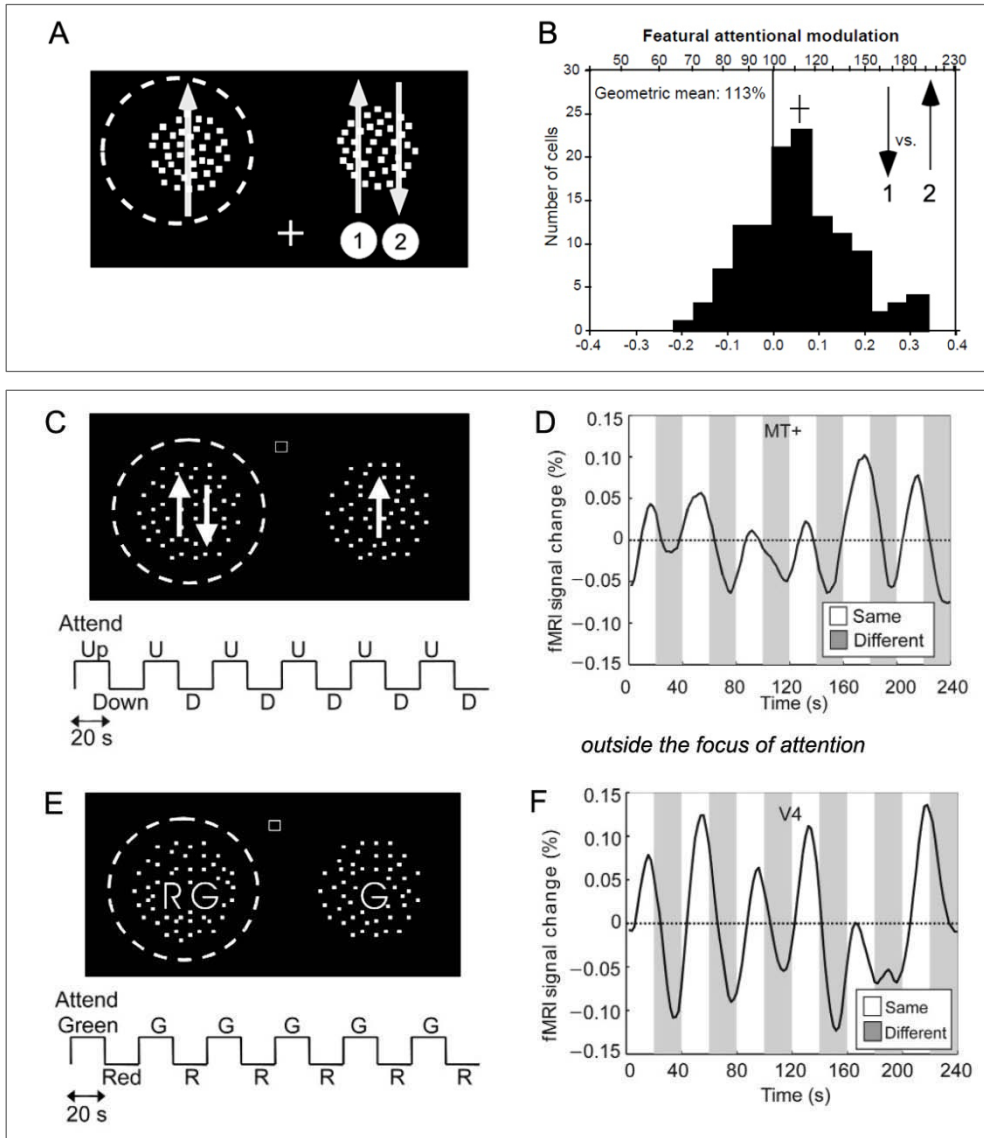
**Abbildung 1.8** – Funktionelle Architektur des *Guided Search*-Modells (verändert nach Wolfe 1994). Die dargebotenen Reize werden in dimensionsbasierte Merkmalskarten (*Feature Maps*) übersetzt, in denen jedem Element ein individuelles Aktivitäts-(Salienz)-Niveau zugewiesen wird. Dieser Prozess ist u.a. über Top-down-modulierte Prozesse möglich und erlaubt im Rahmen einer summierten Aktivitätskarte (*Activation Map*) eine Einschränkung des Suchraumes.

Szene erstellt werden Für jede Dimension wie z.B. Farbe oder Orientierung beinhalten diese nicht nur die Lokalisation verschiedener Merkmale, sondern teilen jedem Element zusätzlich ein eigenes Aktivitätsniveau zu. Suchen wir in einem Reizdisplay beispielsweise nach einem schwarzen, horizontal orientierten Balken, so werden innerhalb einer merkmalsbasierten Verarbeitung alle schwarzen und horizontalen Objekte hervorgehoben (Abbildung 1.8). Aufmerksamkeit wird auf diese Weise auf Elemente mit dem höchsten Aktivitätsniveau gerichtet. Aus diesem Grund wird vermutet, dass Reaktionszeiten für die Detektion von Elementen verlängert sind, wenn sie in einem oder auch mehreren Merkmalen mit den Distraktoren übereinstimmen (Duncan and Humphreys 1989). Entsprechend des *Guided Search*-Modells können Aufmerksamkeitsprozesse noch vor der Ausrichtung des räumlichen Fokus den Suchraum deutlich einschränken und so zu einer effizienteren, d.h. schnelleren Suche verhelfen. Eine modifizierte Version der *Merkmalsintegrations-theorie* (Treisman and Sato 1990) umfasste eine vergleichbare Neuinterpretation.



Neuronale Mechanismen merkmalsbasierter Selektion konnten bei Einzelzellableitungen an Rhesusaffen (Motter 1994; Treue and Martinez Trujillo 1999), mithilfe von PET- und fMRT-Untersuchungen (PET: Corbetta et al. 1990; fMRT: Saenz et al. 2002; Saenz et al. 2003) und anhand nicht-invasiver elektrophysiologischer Messungen beim Menschen (Anllo-Vento and Hillyard 1996; Müller et al. 2006b) nachgewiesen werden.

Sowohl die *Merkmalsintegrationstheorie* als auch das *Guided Search*-Modell implizieren eine Einschränkung nicht-räumlicher Selektionsmechanismen auf den Aufmerksamkeitsfokus. Merkmalsbasierte Selektionsmechanismen konnten jedoch auch außerhalb des Aufmerksamkeitsfokus experimentell nachgewiesen werden und agieren damit auf einer lokalisationsunabhängigen globalen Ebene. Stefan Treue und Julio C. Martinez-Trujillo (1999) entwarfen das *Feature Similarity Gain*-Modell, das die aufmerksamkeitsgesteuerte Verarbeitung von Merkmalen innerhalb einer Dimension erklärt. Nach diesem Modell beeinflusst Aufmerksamkeit die Empfindlichkeit insbesondere solcher Neuronen, deren präferierte Reizeigenschaft mit dem attendierten Merkmal übereinstimmen. Die Ergebnisse ihrer Studie zeigen entsprechende merkmalspezifische Modulationen in MT/V5 bei Rhesusaffen (Abbildung 1.9 A - B). Innerhalb des rezeptiven Feldes (RF) bewegungsempfindlicher Neurone wurde eine Punktwolke präsentiert, die sich in die präferierte Richtung (Vorzugsrichtung) der Neuronen bewegte und von den Tieren ignoriert wurde. Indessen attendierten sie eine Punktwolke in der kontralateralen Gesichtsfeldhälfte, die sich entweder in die im Vergleich zur Vorzugsrichtung des Distraktors gleiche oder in die entgegengesetzte Richtung (anti-präferierte Richtung, Nullrichtung) bewegen konnte. Treue und Martinez-Trujillo konnten eine Modulation der neuronalen Antwort der abgeleiteten Zellen feststellen wenn sich die attendierte Bewegungsrichtung außerhalb des Aufmerksamkeitsfokus änderte. Bewegten sich die Elemente der kontralateralen Punktwolke in die anti-präferierte Richtung, konnte eine unterdrückte Zellantwort innerhalb des RF gemessen werden. Mit zunehmender Übereinstimmung (engl. *similarity*) der beiden Bewegungsrichtungen erhöhten sich die Feuerraten systematisch und zeigten eine multiplikative Verstärkung der Feuerraten wenn sich beide Reize in die präferierte Richtung bewegten. Die Ergebnisse demonstrieren, dass merkmals-



**Abbildung 1.9** – Neuronale Korrelate merkmalsbasierter Aufmerksamkeit in bewegungs- und farbempfindlicher Arealen. **(A, B)** Einzelzellableitungen am Rhesusaffen (verändert nach Treue and Martinez Trujillo 1999). **(A)** Schematische Darstellung des Reizdisplays mit einer innerhalb des RF (gestrichelter Kreis) liegenden Punktwolke (ipsilateral), die mit einem gestrichelten Kreis gekennzeichnet ist und deren Punkte sich in der präferierten Richtung (Pfeil nach oben) des Neurons bewegen. Die Tiere attendierten die kontralateral präsentierte Punktwolke und detektierten dort eine kurzzeitige Geschwindigkeitsänderung. Während sich die Punkte der ipsilateralen Punktwolke immer in die gleiche Richtung bewegten, wurde die Bewegungsrichtung innerhalb der kontralateralen Punktwolke zwischen der präferierten (1) und anti-präferierten Richtung (2) variiert. **(B)** Ergebnisse für 131 abgeleitete Zellen in Form eines Histo-

gramms für die Abhängigkeit ihrer neuronalen Antwort von der attendierten Bewegungsrichtung. Das Diagramm zeigt eine Verschiebung nach rechts und beschreibt damit eine um im Mittel 13% höhere neuronale Antwort wenn die attendierte Bewegung in die Vorzugsrichtung im Vergleich zur Gegenrichtung (Nullrichtung) orientiert ist. **(C - F)** fMRT-Messungen beim Menschen für farb-attendierte (oben) und bewegungsattendierte Bedingungen (unten), (verändert nach Saenz et al. 2002). **(C, E)** Schematische Darstellung der Reizdisplays, die aus je zwei bilateral positionierten Punktwolken bestanden. Die Elemente der attendierten Punktwolke (gestrichelter Kreis) bestanden aus je zwei Merkmalen der entsprechenden Dimension (Bewegung: nach oben/unten; Farbe: rot/grün). Die Probanden attendierten die Elemente beider Merkmale im Wechsel, so dass die Merkmale beider Punktwolken abwechselnd übereinstimmten. **(D, F)** Die fMRT-Ergebnisse für die *nicht-attendierte* Punktwolke zeigten eine höhere Aktivierung in den Arealen MT/MST bzw. V4 wenn das identische Merkmal innerhalb des räumlichen Fokus attendiert wurde und weisen damit auf einen räumlich unabhängigen merkmalsbasierten Effekt hin.

basierte Aufmerksamkeitsmechanismen nicht nur auf den räumlichen Fokus beschränkt sind, sondern im gesamten Gesichtsfeld nachgewiesen werden können und mit einer selektiven Verstärkung verhaltensrelevanter Merkmale und gleichzeitiger Unterdrückung irrelevanter Merkmale einhergehen. Vergleichbare Ergebnisse an Rhesusaffen wurden auch für farbempfindliche Neuronen im extrastriären Kortex (V4) gezeigt (Motter 1994).

Belege für den räumlich unabhängigen merkmalsbasierten Aufmerksamkeitsmechanismus erbrachten auch fMRT-Messungen von Melissa Saenz und Kollegen (2002; 2003). In bewegungs- bzw. farbempfindlichen Arealen fanden sie neuronale Korrelate globaler merkmalsbasierter Aufmerksamkeitseffekte (Abbildung 9, C - F). Sie präsentierten ihren Probanden zwei bilateral präsentierte Punktwolken und ließen sie an einem der beiden Objekte eine Diskriminationsaufgabe durchführen. In zwei verschiedenen Bedingungen attendierten die Probanden dafür eine Bewegungsrichtung oder einen Farbton. Gleichzeitig konnten sie die Aktivierung für die jeweils kontralaterale Punktwolke messen. Stimmte die nicht-attendierte Punktwolke mit dem attendierten Merkmal überein, stellten sie eine Aktivitätserhöhung im zugehörigen Verarbeitungsareal fest. Die Ergebnisse lieferten einen zusätzlichen Nachweis für den globalen Effekt merkmalsbasierter Selektion.

Das im Rahmen von EEG-Studien am häufigsten beschriebene Korrelat nicht-räumlicher Aufmerksamkeit ist die *Selektionsnegativität* (engl. *Selection Negativity, SN*), die sich ungefähr 140 bis 180 ms nach Reizbeginn einstellt, sich über etwa 200 ms erstreckt (Harter and Aine 1984) und insbesondere an posterioren Elektrodenpositionen sichtbar ist. Die SN-Komponente scheint wesentlich mit der selektiven Verarbeitung attendierter Reizmerkmale zu korrelieren, die eine ausgeprägtere Amplitude hervorrufen als nicht-attendierte Merkmale und darüber hinaus auch für globale merkmalsbasierte Aufmerksamkeitsmechanismen gefunden wurden (Anllo-Vento and Hillyard 1996; Keil and Müller 2010). Die SN wurde für verschiedene nicht-räumliche Merkmale untersucht wie z.B. Bewegung und Farbe (Anllo-Vento and Hillyard 1996; Farbe: Hillyard and Munte 1984; Müller and Keil 2004).

Eine bekannte Theorie dimensionsbasierter Aufmerksamkeit ist der *Dimension Weighting Account* von Hermann J. Müller und Kollegen (Müller et al. 1995; Müller et al. 2003; Found and Müller 1996). Sie ist eine Erweiterung des *Guided Search*-Modells (s.o.) und wurde ebenfalls im Hinblick auf visuelle Suchaufgaben entwickelt. Das Modell basiert im Wesentlichen auf Experimenten, in denen der zu detektierende Zielreiz inmitten einiger Distraktoren nicht fest definiert war, sondern sich in einer Abfolge einzelner Versuchsdurchgänge änderte. Im Vergleich zu Experimenten, in denen das Merkmal des Zielreizes innerhalb einer Dimension variiert wurde (z.B. rot, blau), waren die Verhaltensdaten verlangsamt, wenn sich zusätzlich auch die Dimension des Zielreizes änderte (z.B. rot, horizontal; *cross-dimensional costs*). Zusätzlich zeigten sich Effekte innerhalb der Abfolge verschiedener Durchgänge. Sollten in aufeinanderfolgenden Versuchsdurchgängen konstant Zielreize der gleichen Dimension detektiert werden, zeigten sich im Vergleich zu auftretenden Dimensionswechslern kürzere Reaktionszeiten (*dimension-specific inter-trial effects*). Aus den beiden Effekten entwickelten die Autoren ihr *Dimension Weighting*-Modell, das von einer zusätzlichen Gewichtung (engl. *weighting*) der dimensionsbasierten Aktivitätskarten noch vor der Merkmalsintegration ausgeht. Je stärker die Dimension des Zielreizes gewichtet wird, desto schneller wird ein Merkmalsunterschied innerhalb dieser Dimension für den Probanden sichtbar und Reaktionszeiten sind in aufeinanderfolgenden Durchgängen

verkürzt. Findet nun ein Dimensionswechsel zwischen einzelnen Versuchsdurchgängen statt, ist ein zeitaufwendiger *re-weighting*-Prozess notwendig um noch vor der Verarbeitung des Merkmals diejenige Dimension zu ermitteln, die den Zielreiz neu definiert und seine Detektion nimmt mehr Zeit in Anspruch. Alternativ könnte der Zielreiz auch zu einem späteren Zeitpunkt, d.h. bereits verarbeitet, aufgrund der geringeren Gewichtung seiner zugehörigen Dimension später selektiert werden und somit später detektiert werden. In beiden Varianten wird von einer Verschiebung der dimensional Gewichtung (engl. *weight shift*) ausgegangen, die einen Einfluss auf die Verarbeitung des nachfolgenden Zielreizes hat. Das Modell geht somit von einer Modulation der dimensional Salienz aus, die abhängig von ihrer Verhaltensrelevanz gewichtet wird. Die Autoren gehen von einem überwiegend präattentiven, perzeptuellen Mechanismus aus, der aber auch durch Top-down induzierte Kenntnis über die voraussichtliche Dimension des Zielreizes moduliert werden kann.

“In addition to mathematical techniques for determining the latent components in an ERP waveform, it is also possible to use the world's most powerful pattern analyzer, the *human brain*.”

Stephen J. Luck (2005)

“You know, hemoglobin is a wonderful substance. *I like it*. It's a red substance that brings color into the cheeks of girls, and in the course of my hemoglobin investigation I look about a good bit to appreciate it.”

Linus Pauling (1966)

## Kapitel 2

# Verwendete Methodik

Die dieser Arbeit zugrunde liegenden Untersuchungen visueller Aufmerksamkeitsprozesse kombinieren Psychophysik mit elektrophysiologischen und bildgebenden Messverfahren. Im folgenden Kapitel werden die Grundlagen dieser drei experimentellen Methoden kurz vorgestellt.

## 2.1 Psychophysik

Gustav T. Fechner etablierte den Begriff der *Psychophysik* bereits im vorletzten Jahrhundert. In seinem Werk *Elemente der Psychophysik* definierte er damit die Beziehung „zwischen körperlicher und geistiger, physischer und psychischer, Welt“ (1860). In anderen Worten, die Psychophysik versucht die individuelle, subjektive Wahrnehmung mit physikalischen Reizeigenschaften unserer Umwelt in einen messbaren Rahmen zu bringen. Die perzeptuelle Wahrnehmung des Einzelnen kann so mithilfe von experimentellen Verhaltensdaten messbar gemacht werden. Entsprechend beschäftigt sich die Psychophysik mit der Verhaltensleistung bei unterschiedlichen experimentellen Wahrnehmungsaufgaben und lässt anhand der gemessenen Daten Rückschlüsse auf zugrunde liegende neuronale Mechanismen zu.

Psychophysikalische Methoden wurden ursprünglich entwickelt, um Wahrnehmungsschwellen zu ermitteln. Als Begründer dieses Konzeptes beschrieb Fechner in seinem Buch eine Schwelle als „den Punkt, wo die Mercklichkeit eines Reizes oder eines Reizunterschiedes beginnt und schwindet“ (1860). Ein heller Punkt ist leicht auf einem dunklen Hintergrund erkennbar. Wird seine Intensität immer weiter herabgesetzt, wird er zunehmend schwieriger zu detektieren. Dabei gibt es keinen festen Intensitätswert, an dem der Punkt nicht mehr wahrgenommen werden kann, sondern einen Bereich, in dem ein langsamer Übergang zwischen Sichtbarkeit und Unsichtbarkeit stattfindet. Es gibt keinen linearen Zusammenhang zwischen sensorischer Wahrnehmung und den physikalischen Reizeigenschaften. Vielmehr folgt die Wahrnehmung einer sigmoiden Kurvenform, der sogenannten psychometrischen Funktion (Logarithmus- bzw. Exponentialfunktion).

Die Bestimmung von Wahrnehmungsschwellen steht jedoch nicht im Mittelpunkt der vorliegenden Untersuchungen und wird aus diesem Grund nicht detaillierter behandelt. Der psychophysikalische Anteil dieser Arbeit beschränkt sich auf die Verwendung fest definierter Reizeigenschaften, die in verschiedene Detektions-, Diskriminations- und Identifikationsaufgaben eingebettet sind. Die Detektion beschreibt die alleinige Erkennung der Anwesenheit eines Reizes bzw. einer Reizeigenschaft (Kapitel 7). Die

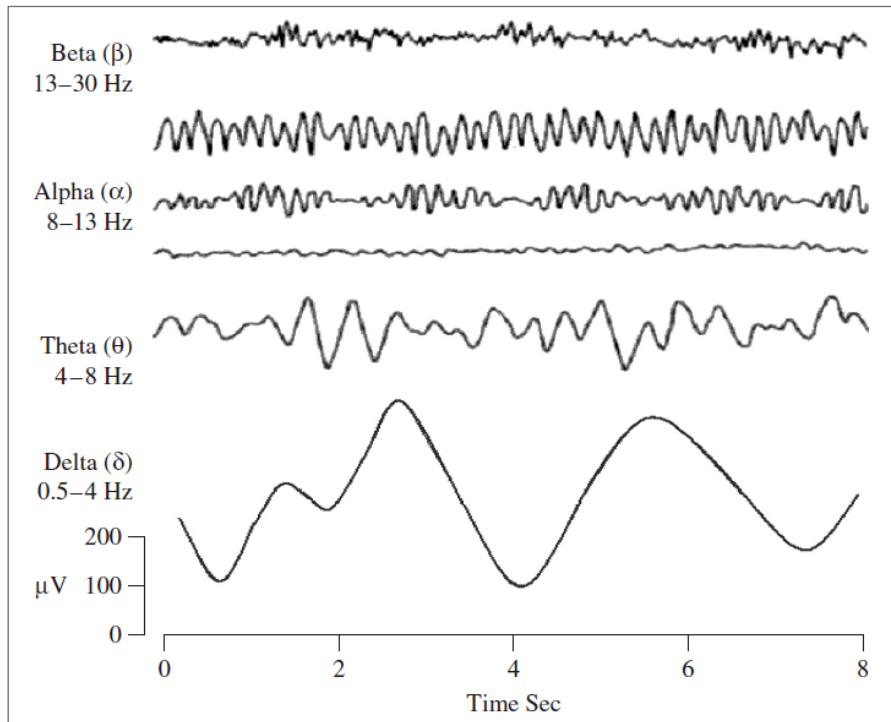
Diskrimination und Identifikation gehen über diesen Schritt hinaus und erfordern zudem die Beurteilung des präsentierten Reizes. Dabei können entweder zwei bestimmte Reizeigenschaften unterschieden (diskriminiert) werden (Kapitel 6) oder auch eine zuvor festgelegte Eigenschaft mit mehreren präsentierten Reiztypen verglichen werden (Kapitel 4 und 5). Die Verhaltensdaten beinhalten die Messung prozentual richtiger Verhaltensantworten in Abhängigkeit bestimmter Reizeigenschaften sowie die Messung von Reaktionszeiten, welche zwischen unterschiedlichen Experimentalbedingungen verglichen werden.

Indem sie die subjektive Wahrnehmung des Einzelnen anhand von Verhaltensexperimenten erfasst, kann die Psychophysik ausgehend von objektiv messbaren Daten indirekt auf zugrunde liegende Verarbeitungsmechanismen schließen. Im Gegensatz dazu beschäftigt sich die Sinnesphysiologie direkt mit der neuronalen Verarbeitung eines physikalischen Reizes, also einer sensorischen Wahrnehmung. Als Ergänzung zu psychophysikalischen Ansätzen werden nicht-invasive Messmethoden verwendet um die sensorische Wahrnehmung des Menschen besser verstehen zu können. Diese Kombination findet sich auch in der vorliegenden Arbeit wieder, in der Verhaltensexperimente mit nicht-invasiven elektrophysiologischen und bildgebenden Messverfahren verknüpft wurden.

## 2.2 Elektroenzephalografie

Die Elektroenzephalografie ist eine nicht-invasive und direkte Methode, die es erlaubt, die elektrische Aktivität des Gehirns zu messen. Dies ist möglich, da Nervenzellen Informationen als elektrische Signale verarbeiten und weiterleiten. Erstmals beschrieb Hans Berger in seiner Publikation „Über das Elektroencephalogramm des Menschen“ (1929) die Möglichkeit, Ableitungen an der menschlichen Kopfoberfläche durchzuführen und unterschiedliche Wellenformen. Im kontinuierlichen Kurvenverlauf der elektrischen Aktivität, dem *Elektroencephalogramm* (EEG) konnte Berger zwei verschiedene Wellenformen klassifizieren, die alpha- und beta-Wellen. Abhängig von ihrem Frequenzband lassen sich inzwischen mehrere typische Wellenformen definie-





**Abbildung 2.1** – Übersicht unterschiedlicher niederfrequenter EEG-Wellenformen (aus Sanei and Chambers 2007) mit Ausnahme des Gamma-( $\gamma$ )-Frequenzbandes (30 - 100 Hz) aufgetragen über die Zeit in Sekunden.

ren, die auf einen entsprechenden Wachheitsgrad zurückzuführen sind (Abbildung 2.1).

### 2.2.1 Elektrogenese des EEG-Signals

Die im EEG sichtbaren elektrischen Signale werden durch die synchrone Aktivität einer großen Anzahl von Neuronen hervorgerufen. Im Gegensatz zu Aktionspotentialen ( $< 1\text{ms}$ ) können sich postsynaptische Potentiale mit einer Dauer von bis zu mehreren Hundert Millisekunden summieren und so ein messbares Signal erzeugen (Luck 2005; 2012; Kirschstein 2008). Auch die räumliche Summation spielt eine wesentliche Rolle. Die parallel zueinander und senkrecht zur Kortexoberfläche angeordneten Pyramidenzellen sind in der Lage, mit ihren apikalen Dendriten effektive Dipole zu bilden und sind somit wesentlich für die Erzeugung eines EEG-Signals verantwortlich. Die gemessenen elektrischen Signale variieren wiederum mit der Faltung des Kortex und

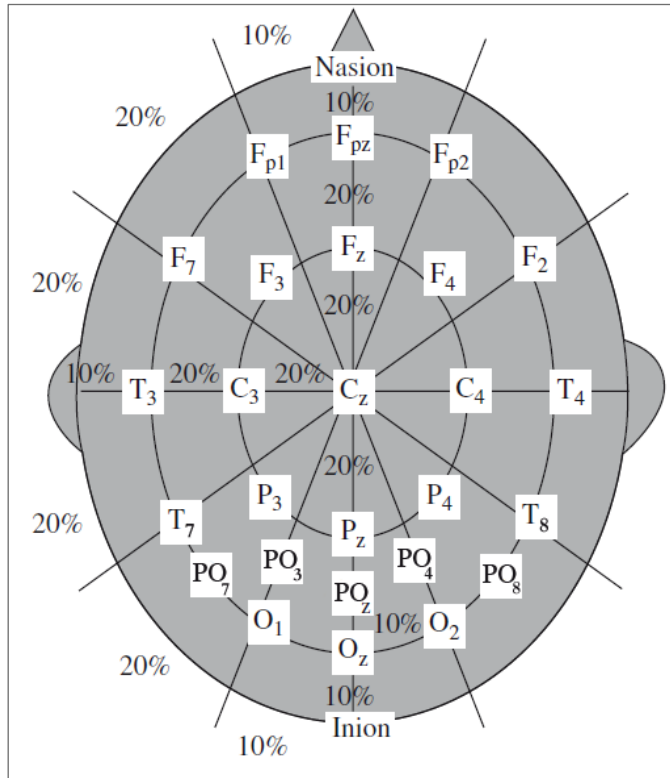
unterscheiden sich abhängig davon ob sich die aktiven Neurone in einem Gyrus („Windung“) oder Sulcus („Furche“) befinden. Eine identische Verteilung elektrischer Signale kann damit mitunter auf unterschiedliche neuronale Generatoren zurückzuführen sein und erschwert die räumliche Lokalisation eines aktivierten Hirnareals (siehe auch Kapitel 6.4 „Vergleich des elektrophysiologischen und bildgebenden Messverfahrens“).

Da elektrische Spannung nicht an einem einzelnen Messpunkt abgegriffen werden kann, stellt auch das EEG-Signal immer eine Potentialdifferenz zwischen zwei Elektroden dar, einer Messelektrode (aktive Elektrode, A) und einer Referenzelektrode (R). Als Referenzpunkt für diese beiden Elektroden werden zusätzlich Potentialschwankungen relativ zu einer dritten Elektrode gemessen, der sogenannten „Erde“ (E). Unter Verwendung eines Differenzverstärkers wird die Differenz der AE-Spannung und der RE-Spannung (AE minus RE) verstärkt und durch die Subtraktion das elektrische Umgebungsrauschen während der Messung teilweise eliminiert. Auf die Referenzelektrode wird noch ausführlicher im Laufe des anschließenden Abschnitts eingegangen.

### *2.2.2 Aufnahme und Analyse elektrophysiologischer Daten*

Die Beschreibung des experimentellen Aufbaus und der Datenanalyse bezieht sich auf die dieser Arbeit zugrunde liegenden Versuchsreihen und versucht damit das generelle Prinzip der elektrophysiologischen Methode zu erläutern.

Die Positionierung der Elektroden erfolgt meist nach standardisierten Vorgaben wie dem internationalen 10-20-System (Jasper 1958), das auf prozentualen Abständen relativ zum jeweiligen Kopfumfang zwischen den einzelnen Elektroden basiert. Auf diese Weise ist es möglich, die Elektrodenverteilung auf individuelle Kopfgrößen anzupassen und somit Messungen zwischen Probanden vergleichbar zu machen (Abbildung 2.2). Die Anzahl der in dieser Arbeit verwendeten Kopfelektroden von 25 Stück liegt im unteren Bereich, ist jedoch für die Analyse von ereigniskorrelierten Potentialen, die im anschließenden Abschnitt beschrieben werden, vollkommen ausreichend. Die Benennung der Elektrodenpositionen folgt einem einfachen Schema (American Electroencephalographic Society 1994). Entsprechend der Kortexareale beginnt jeder Elektrodenname mit ein oder zwei Buchstaben (z.B. F für frontal oder PO



**Abbildung 2.2** – Das internationale 10-20 System der Elektrodenpositionierung mit einem Fokus auf posteriore Kortextareale (verändert nach Sanei and Chambers 2007).

für parieto-okzipital) und endet mit einer Zahl oder dem Buchstaben „z“ für das englische Wort „zero“. Ausgehend von den mittleren Elektrodenpositionen (z.B. Fz, POz) erhöht sich die angegebene Zahl mit zunehmendem Abstand von der Mittellinie und kennzeichnet Positionen über der linken Hemisphäre mit ungeraden und Positionen über der rechten Hemisphäre mit geraden Zahlen. Neben den verwendeten Kopfelektroden sind noch einige weitere Messpunkte üblich. Das *Elektrookulogramm* (EOG) bildet die Spannungsdifferenz zwischen zwei am Auge gegenüberliegenden Elektroden und visualisiert Augenbewegungen und Blinzeln. Elektroden hinter den Ohren (Mastoid) oder auf den Ohrfläppchen werden oftmals als Bezugspunkte für die Referenz genutzt (A1 und A2).

Für eine einfache und schnelle Positionierung werden meist Elektrodenkappen verwendet, auf denen die Elektroden entweder einzeln fixiert werden

oder in welchen sie bereits fest angebracht sind. In den nachfolgend vorgestellten Experimenten wurden EEG-Messungen mithilfe von gesinterten (Ag/AgCl) Ringelektroden durchgeführt, die auf einer dem Kopfumfang der einzelnen Probanden entsprechende Kappe fixiert wurden (EASYCAP, München).

Um eine elektrische Verbindung zur Kopfhaut herzustellen, werden Elektrolytpasten verwendet um die Impedanz<sup>1</sup> (den Widerstand) auf ein Maximum von 5-10  $\mu\Omega$  zu reduzieren und unerwünschte Störsignale möglichst auszuschließen. Letztere werden als Artefakte bezeichnet und erschweren die Auswertung der Daten erheblich. Dazu zählen unter anderem Artefakte durch Muskelbewegungen, lineare Drifts, aber auch rauschige EEG-Signale aufgrund einer zu hohen Impedanz. Im Rahmen der Nachbearbeitung der Messdaten lassen sie sich weitgehend mit inzwischen sehr präzisen Korrekturalgorithmen detektieren und korrigieren oder auch von der weiteren Analyse ausschließen. Umso wichtiger ist es jedoch, nach „*Hansen's Axiom: there is no substitute for good data*“ (Luck 2005) vorzugehen und sich um die Aufnahme sauberer, Artefaktfreier Signale zu bemühen als sich im Nachhinein auf verschiedene Korrekturmöglichkeiten zu verlassen. Manche Störsignale lassen sich auch bei einer sehr sorgfältigen Messvorbereitung nicht eliminieren, können zum Teil aber über entsprechende Instruktionen für die Versuchsteilnehmer umgangen werden. Beispielsweise können Probanden angeleitet werden, während der einzelnen Versuchsdurchgänge einen Punkt zu fixieren und die Augen offen zu halten. Hierbei kann eine Fixationskontrolle mithilfe eines Kamerasystems hilfreich sein, um Augenbewegungen und Blinzeln schon während des Versuchsdurchlaufs zu detektieren, etwaige Durchgänge zu wiederholen und um die Daten schon vor Beginn der Auswertung von diesen Artefakttypen zu befreien.

Die für die Datenaufnahme fungierende Referenzelektrode (z.B. Cz) kann in der späteren Analyse geändert werden, d.h. die Signale können re-referenziert werden. Die gewählte Referenz ist in der EEG-Literatur nicht standardisiert und

---

<sup>1</sup> Die Impedanz wird auch als Wechselstromwiderstand bezeichnet und mit dem Buchstaben „Z“ gekennzeichnet (Luck 2005).

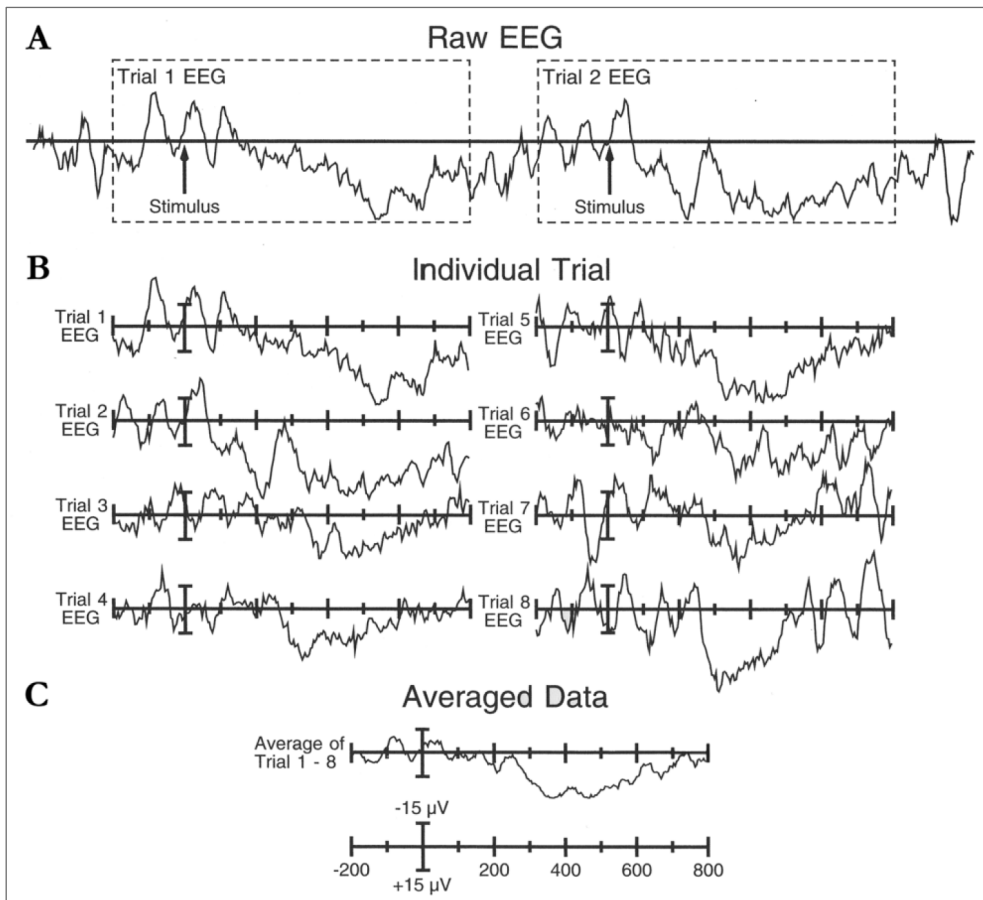
variiert damit zwischen den Studien. Das in dieser Arbeit genutzte gemittelte Signal der Ohrelektroden ist, wie auch eine Mittelung aller Elektroden, der wohl gebräuchlichste Bezugspunkt für die Referenz. Jeder Bezugspunkt bringt Vor- und Nachteile mit sich, die vor der Analyse der Daten gegeneinander abgewogen werden müssen.

Nach dem Abgreifen der elektrischen Signale werden die Daten zunächst verstärkt und gefiltert bevor sie durch einen Analog-Digital-Wandler digitalisiert und letztlich gespeichert werden (Fabiani et al. 2000). Die „Auflösung“ der digitalen Daten ist durch die Abtastrate charakterisiert, der Anzahl an Datenpunkten pro Sekunde (Hz). Nach dem Nyquist-Kriterium können dabei nur Frequenzen sicher erfasst werden, die kleiner sind als die Hälfte der Abtastrate. Empfohlen wird eine Abtastrate der dreifachen Frequenz verglichen mit der höchsten in den EEG-Daten enthaltenen Signalfrequenz (Luck 2005).

Neben der Betrachtung des Roh-EEGs mit seiner anteiligen Mischung unterschiedlicher Frequenzen können unter anderem auch Wellenformen untersucht werden, die durch spezifische Ereignisse ausgelöst (evoziert) werden, welche nachfolgend beschrieben werden.

### 2.2.3 Ereigniskorrelierte Potentiale

Das EEG ist in der Lage, die elektrische Aktivität des Gehirns mit einer erstaunlich guten zeitlichen Auflösung im Millisekundenbereich zu registrieren und ermöglicht damit eine sehr exakte zeitliche Charakterisierung und Unterscheidung verschiedener Wahrnehmungs- und Aufmerksamkeitsprozesse. Anhand der kontinuierlichen „rohen“ EEG-Signale ist es jedoch schwierig, neuronale Prozesse zu identifizieren, die auf eine spezifische Reizdarbietung zurückzuführen sind, da sie von der *Spontanaktivität* überlagert wird, einer komplexen Mischung relativ unspezifischer, nicht reizgebundener Hirnaktivitäten. Um EEG-Signale in Bezug auf ein bestimmtes Ereignis, wie beispielsweise eine Reizpräsentation oder auch die Verhaltensantwort des Probanden, sichtbar zu machen, ist eine Mittelungstechnik möglich (Abbildung 2.3). Dafür ist es notwendig, Versuchsbedingungen mehrfach zu präsentieren und die EEG-Bereiche (Epochen) zu mitteln, die zeitlich mit dem untersuchten Ereignis korrelieren. Aus dem Verfahren resultiert das *ereigniskorrelierte Potential*



**Abbildung 2.3** – Beispieldaten für das Mittelungsverfahren zur Bildung von EKP (verändert nach Luck 2005): aus den Rohdaten entnommene Epochen korreliert zum Reizbeginn („Stimulus“, **A**), variierende Zeitverläufe acht verschiedener Durchgänge im Vergleich (**B**), das gebildete EKP aus allen gezeigten Einzeldurchgänge (**C**). In einem realen Versuch wird mindestens die zehnfache Anzahl an Durchgängen gemittelt. Negativität ist in dieser Abbildung nach oben aufgetragen.

(EKP), das zeitlich an ein bestimmtes Ereignis gebunden ist und in Vorbereitung oder als Antwort dessen auftritt (Fabiani et al. 2000). Ein höheres Signal-Rausch-Verhältnis ergibt sich dabei durch eine größere Anzahl an Messwiederholungen, um so einen geringeren Anteil von verbleibender Spontanaktivität (Rauschen) zu erzielen. Die exakte zeitliche Korrelation mit Ereignissen während der Versuchsdurchführung wird ermittelt, indem Zeitmarker, z.B. für das Erscheinen des Reizes oder eine spezifische Reizänderung, zusammen mit dem EEG-Signal aufgezeichnet werden, die mit

einem Code versehen, Rückschlüsse auf den jeweiligen Ereignistyp zulassen wie z.B. den Beginn der Reizpräsentation einer bestimmten Versuchsbedingung.

Die Amplituden des EKP sind mit einer Größe von einigen Mikrovolt ( $\mu\text{V}$ ) im Vergleich zum EEG mit etwa  $50 \mu\text{V}$  verhältnismäßig klein (Fabiani et al. 2000). Da sie eine Potentialdifferenz zwischen zwei Messpunkten darstellen, variieren sie mit der Elektrodenposition und der Referenzelektrode. Aus diesem Grund wird für eine bessere Charakterisierung des EKPs oftmals die Potentialverteilung über die Kopfoberfläche in die Analyse mit einbezogen.

Ein EKP besteht aus einer Abfolge positiver und negativer Spannungsmaxima (*Peaks*), die die Summe zugrunde liegender latenter Komponenten darstellen und den Informationsfluss durch das Gehirn widerspiegeln (Luck 2005). Ganz unterschiedliche Zusammensetzungen aus beteiligten Komponenten können somit eine identische EKP-Welle hervorrufen, d.h. Komponenten stimmen nicht notwendigerweise mit den sichtbaren Peaks überein. Demzufolge liegt die Schwierigkeit der Interpretation eines EKPs in der richtigen Identifikation der aufeinanderfolgenden Komponenten um Aussagen über den Einfluss verschiedener neuronaler Mechanismen zu treffen (siehe Anfangszitat von Steven Luck). Umso kritischer scheint folglich die Analyse von Peaks über deren Amplitude und der zeitlichen Verzögerung (der Latenz<sup>2</sup>) zu sein. Diese Messverfahren sind problematisch, da sie oftmals ein verzerrtes Bild der Amplituden und des zeitlichen Verlaufes der Komponenten wiedergeben (Luck 2005). In der Tat gibt es kein einfaches und allgemeingültiges Verfahren, um latente Komponenten eines EKPs zu messen, da sie sich zeitlich und räumlich überlappen. Das Design eines Experiments ist mitunter ausschlaggebend, um letztlich Modifikationen einer bestimmten Komponente untersuchen zu können. Zusätzlich kann es hilfreich sein, sich auf wenige, große Komponenten zu konzentrieren, die sich über Differenz-EKPs isolieren lassen. Bekannt ist überdies das „*Hillyard Principle – Always compare ERPs elicited by the same physical stimuli, varying only the psychological conditions*“ (Luck 2005), welches dafür plädiert,

---

<sup>2</sup> Die Latenz entspricht dem Zeitraum zwischen dem Stattfinden einer Aktion (Reizung) und der darauf folgenden Reaktion bzw. im Sinne der EEG-Thematik der zeitlichen Differenz zwischen dem Auftreten des untersuchten Ereignisses und dem Auftreten einer EKP-Änderung.

identische Reize im Hinblick auf unterschiedliche experimentelle Bedingungen zu untersuchen, um so mögliche Störvariablen auszuschließen. Ein alternatives Messverfahren von EKP-Komponenten ist die Ermittlung von mittleren Amplituden in einem definierten Zeitfenster. Dies ist – wie die Messung von Peak-Amplituden – zwar anfällig für das Problem überlappender Komponenten, jedoch kann dieser Nachteil über eine Verkleinerung des beobachteten Zeitfensters deutlich verringert werden, da der gemittelte Amplitudenwert nicht von einzelnen Spannungsmaxima abhängig ist.

Die Polarität der EKP-Darstellung ist nicht einheitlich. Weit verbreitet ist jedoch die kartesische Konvention, positive Peaks nach oben aufzutragen (Luck 2012). Die Benennung der Peaks richtet sich objektiv nach ihrer positiven oder negativen Ausrichtung sowie ihrer Latenz (z.B. P100, positiver Peak 100 ms nach Ereignisbeginn) oder auch schlicht nach ihrer Position in der Reihenfolge im Verlauf der EKP-Welle (z.B. P1 als erster positiver Peak). Die Nummerierung der Peaks scheint dabei zweckmäßiger zu sein, da die Latenz einer Komponente beträchtlich zwischen verschiedenen Experimenten, Bedingungen, aber auch zwischen einzelnen Elektrodenpositionen variieren kann (Luck 2005).

Im Vergleich dazu bezieht sich die funktionelle Beschreibung einzelner Komponenten auf ihre psychologische Interpretation und unterscheidet damit zwischen *exogenen* (z.B. P1) und *endogenen* Komponenten (z.B. P3) (Key et al. 2005). Damit weist sie auf die anteilige Abhängigkeit von exogenen oder/und endogenen Faktoren hin.

Die EKPs verschiedener Versuchsbedingungen fluktuieren um einen etwas unterschiedlichen Nullpunkt. Daher ist vor der weiteren Auswertung eine Normierung der Daten notwendig, die sogenannte *Baselinekorrektur*. Darin wird der Durchschnittswert eines Intervalls vor dem Ereignisbeginn (z.B. -100 bis 0 ms) vom eigentlichen untersuchten EKP-Bereich abgezogen und der Vergleich von EKPs auf einem einheitlichen Level möglich.

Die statistische Analyse der EKP-Daten, die in dieser Arbeit verwendet wurde, ist im Vergleich zu einigen anderen Verfahren etwas zeitaufwendiger, bietet dafür aber eine sehr präzise und anschauliche Möglichkeit, eine gesamte EKP-Welle zu quantifizieren. Die einzelnen Epochen zwischen -100 und



500 ms werden dabei zunächst in eine Reihe von Zeitfenstern (z.B. 10 ms-Intervalle) eingeteilt. Gemittelte Amplitudenwerte für jedes Intervall werden anschließend für jede Versuchsbedingung und Elektrode für jeden Probanden mithilfe einer Varianzanalyse (engl. analysis of variance, ANOVA) und post-hoc paarweisen Vergleichen statistisch verglichen. Die Werte werden gegebenenfalls nach Greenhouse-Geisser (ANOVA) bzw. nach Bonferroni (paarweise Vergleiche) korrigiert. Eine genaue Beschreibung der Latenz und der Dauer bestimmter Effekte ist also über diejenigen Zeitfenster möglich, die einen signifikanten Effekt zeigen.

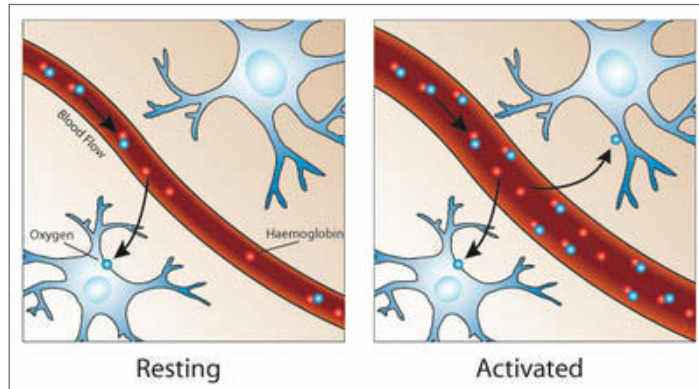
## 2.3 Funktionelle Magnetresonanztomografie

Hämodynamische Verfahren wie die funktionelle Magnetresonanztomografie (fMRT, funktionelle Kernspintomografie) messen die elektrische Aktivität des Gehirns nicht direkt, sondern nutzen einen sekundären Effekt, den erhöhten Stoffwechselumsatz aktiver Neurone. In hochauflösenden anatomischen Aufnahmen kann die Sauerstoffkonzentration im durchbluteten Gewebe sichtbar gemacht werden.

### 2.3.1 Magnetische Resonanz und BOLD-Effekt

Die magnetische Resonanz (MR) ist ein Effekt, der 1946 von Edward M. Purcell und Felix Bloch unabhängig voneinander entdeckt und publiziert wurde (Purcell et al. 1946; Bloch et al. 1946). Anfang der siebziger Jahre konnten mit Hilfe der MR-Technik Bilder von Weichteilstrukturen erstellt werden, deren Kontrast die der bisherigen Verfahren übertraf.

Bei der klinischen MRT wird mit Wasserstoffkernen, einfachen Protonen, des menschlichen Körpers gearbeitet und dabei die Tatsache ausgenutzt, dass Protonen einen Spin haben und sich damit wie magnetische Kreisel verhalten. Diese Kreisel führen in einem starken äußeren Magnetfeld eine Präzessionsbewegung aus. Indem man kurze Pulse elektromagnetischer Wellen einstrahlt, werden die Kerne für kurze Zeit selbst zum Sender elektromagnetischer Wellen. Diese können innerhalb dreidimensionaler Pixel, den „*Voxeln*“, gemessen, analysiert und visualisiert werden.



**Abbildung 2.4** – Der BOLD-Effekt. Eine gesteigerte Durchblutung in aktivierten Hirnarealen („Activated“) erhöht die Konzentration an oxygeniertem Hämoglobin. Die Konzentration an desoxygeniertem Hämoglobin sinkt und führt zu einer Erhöhung des BOLD-Signals (aus <http://www.fmrib.ox.ac.uk>).

Die fMRT beruht auf dem „*Blood Oxygenation Level Dependent*“- (BOLD)-Effekt, der der Bezeichnung nach „vom Sauerstoffgehalt des Blutes abhängig“ ist. Linus Pauling und Charles Coryell entdeckten 1936, dass die magnetischen Eigenschaften des Hämoglobins mit dessen Sauerstoffbeladung variieren (Pauling and Coryell 1936, siehe Anfangszitat von Linus Pauling). Im Jahr 1990 konnten diese (hämodynamischen) Änderungen erstmals durch Seiji Ogawa und Kollegen kernspintomografisch erfasst werden (Ogawa et al. 1990).

Durch die Aktivierung von Kortexarealen wird die Stoffwechselrate der beteiligten Neurone gesteigert und damit der regionale zerebrale Blutfluss erhöht. In stärker durchbluteten Geweben erhöht sich die Konzentration an sauerstoffbeladenem (oxygeniertem) Hämoglobin in den venösen Gefäßen, da die Zellen weniger Sauerstoff verbrauchen als bereitgestellt wird. Der Anteil des unbeladenen (desoxygenierten) Hämoglobins nimmt ab und bewirkt eine messbare Signaländerung (Abbildung 2.4).

### 2.3.2 Auswertung struktureller Daten – „Cortical Surface-Based“-Alignment

Die Basis der fMRT bilden anatomische Aufnahmen, strukturelle MR-Bilder, auf denen lokale Änderungen der Sauerstoffkonzentration im durchbluteten

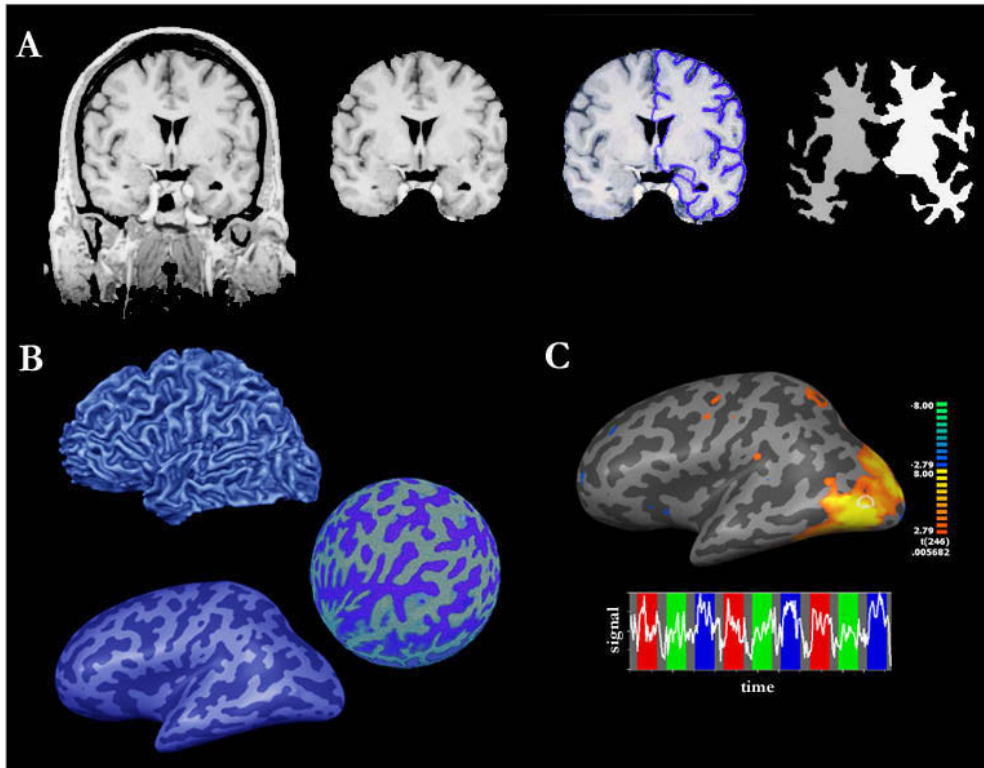
Nervengewebe dargestellt und auf diese Weise beteiligte Hirnareale identifiziert werden können.

In einem ersten Schritt wird eine hochauflösende, strukturelle Aufnahme in einen standardisierten dreidimensionalen (3D) Raum übertragen, d.h. in ihrer Ausrichtung entlang der vorderen und hinteren Kommissur (ACPC-Linie<sup>3</sup>) korrigiert und in das bewährte *Talairach*-Koordinatensystem transformiert (Talairach and Tournoux 1988). Für eine zusätzliche 3D-Visualisierung kann im Anschluss eine Segmentierung des Kortex vom umgebenden Kopfgewebe und von der weißen Substanz vorgenommen werden. Mithilfe eines speziellen Algorithmus lassen sich die entstehenden Kortex-Repräsentationen (KR) ausdehnen um Sulci ebenso wie Gyri für eine spätere Betrachtung von Aktivierungen sichtbar zu machen (Goebel 2000), (Abbildung 2.5 A - B).

Für Gruppenanalysen können die individuellen KR mithilfe des sogenannten „*Cortical Surface-Based Alignment*“ (Cortex-based Alignment, CBA) sogar noch detaillierter standardisiert werden und nicht nur Größenunterschiede der einzelnen Gehirne berücksichtigen, sondern auch individuelle strukturelle Besonderheiten (Dale et al. 1999; Fischl et al. 1999). Hierfür werden die KR der beiden Hemisphären in eine Kugelform (engl. „Sphere“) transformiert, mögliche Verzerrungen korrigiert und auf ein Standardmodell vereinheitlicht (Abbildung 2.5 C). Im Anschluss können die standardisierten Spheres innerhalb einer untersuchten Probandengruppe anhand ihrer individuellen Oberflächenstrukturen ausgerichtet werden. Die kortikalen Strukturen der einzelnen Hemisphären werden damit aufeinander ausgerichtet (aligned) und führen so zur Bezeichnung des Verfahrens, dem CBA. Die für jede Hemisphäre über die Gruppe gemittelte Spheres können anschließend in KR re-transformiert und die gemessenen Aktivierungen einer Gruppenstudie so auf ein sehr spezifisch normalisiertes Kortexmodell projiziert werden.

---

<sup>3</sup> Kommissuren stellen Querverbindungen zwischen den beiden Hemisphären dar. Die lineare Verbindung zwischen der vorderen Kommissur (engl. anterior commissur, AC) und hinteren Kommissur (engl. posterior commissur, PC) wird als ACPC-Linie bezeichnet.



**Abbildung 2.5** – Erstellung von Kortexmodellen anhand der linken Hemisphäre (Brain Innovation BV). **(A)** Schrittweise Segmentierung der Kortexoberfläche vom umliegenden Kopfgewebe und der weißen Substanz mit anschließender Trennung der Hemisphären. **(B)** Normalisierung von Einzeldaten mithilfe des CBA-Verfahrens: Transformation individueller 3D-Rekonstruktion über ein standardisiertes Kugelmodell. Die Erstellung der Kortexmodelle in dieser und der folgenden Abbildung erfolgte mithilfe von BrainVoyager QX (Brain Innovation, Maastricht, NL). **(C)** Darstellung funktioneller Daten auf einem individuellen 3D-Modell.

### 2.3.3 Auswertung funktioneller Daten – „Region of Interest“-Analyse und Kartierung visueller Areale

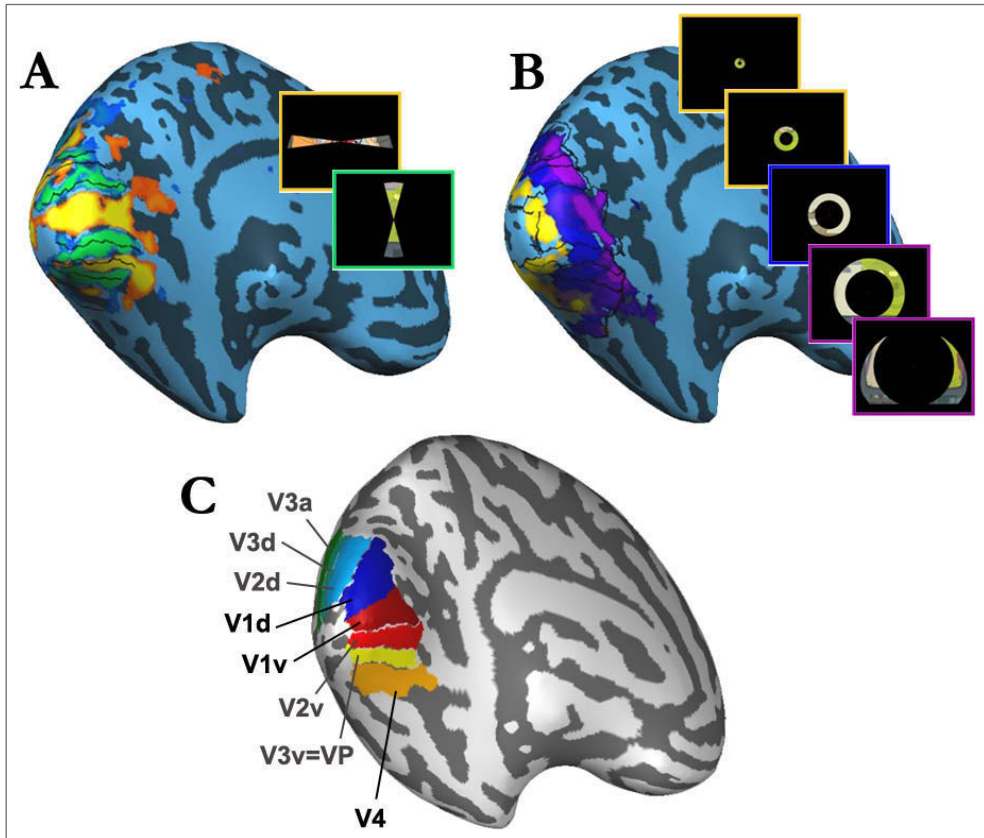
Die Auswertung funktioneller Daten erfolgt mithilfe statistischer Methoden wie dem meistgenutzten *allgemeinen linearen Modell* (engl. general linear model, GLM), welches die gemessenen Daten mit einem zuvor definierten Ablaufprotokoll unterschiedlicher Versuchsbedingungen kombiniert.

In einem Versuchsprotokoll werden Präsentationsbeginn und -dauer unterschiedlicher experimenteller Bedingungen festgelegt. Ein darauf basierendes Modell, „die hämodynamische Funktion“, wird anschließend an den Zeitverlauf des BOLD-Signals angepasst und beschreibt, wie gut die Messdaten durch das Gesamtmodell erklärt werden können. Für jedes Voxel werden t-Tests durchgeführt um anhand statistischer Schwellenwerte (z.B.  $p < 0,05$ ) ein aktiviertes Kortexareal über die Anzahl aktivierter Voxel definieren zu können.

Einzelergebnisse werden entweder auf den MR-Bildern oder auf individuellen kortikalen Modellen dargestellt. Die funktionellen Daten mehrerer Probanden können unter Verwendung der im vorigen Unterkapitel beschriebenen strukturellen Normalisierungsverfahren auf standardisierte KR projiziert werden. Kortikale Areale wie beispielsweise frühe visuelle Areale sind nicht exakt auf bestimmte anatomische Beschaffenheiten des Kortex festgelegt, d.h. die Präsentation identischer visueller Reize aktiviert bei verschiedenen Probanden räumlich leicht unterschiedliche Areale. Das vielleicht präziseste Verfahren der Gruppenanalyse von fMRT-Daten dürfte daher die „*region of interest*“- (ROI)-Analyse sein, bei der nur exakt definierte Kortexbereiche untersucht werden. Jedoch ist die ROI-Analyse auf gewisse experimentelle Randbedingungen beschränkt.

In einigen vom Hauptexperiment getrennten fMRT-Messungen können spezielle visuelle Reize präsentiert werden, deren evozierte kortikale Aktivierung die Lokalisation verarbeitender visueller Areale ermöglicht. Auf diese Weise können für jeden Probanden individuelle ROIs festgelegt und so bestimmte kortikale Areale kartiert werden und später Gruppenanalysen anhand individuell lokalisierter ROIs durchgeführt werden. Dieses Verfahren ist durch die retinotopie Organisation des Kortex besonders für frühe visuelle Areale geeignet (Abbildung 2.6), kann aber auch dazu genutzt werden, spätere Verarbeitungsareale zu lokalisieren, sofern sie durch geeignete Reize aktiviert werden können (für eine ausführlichere Beschreibung siehe u.a. Grill-Spector et al. 1998).

Die ROI-Analyse ist zwar ein sehr genaues Verfahren, um Aktivitäten zwischen Probanden vergleichbar zu machen, ist jedoch nur unter bestimmten Bedingungen einsetzbar. Zum einen können nicht zwangsläufig alle bekannten Verarbeitungsareale durch passende Reize ausreichend kartiert werden. Zum



**Abbildung 2.6** – Kartierung früher visueller Areale auf Basis der retinotopischen Organisation des Kortex. Darstellung auf Kortexmodellen einer linken Hemisphäre. **(A)** Reizmuster zur Abgrenzung der visuellen Areale und **(B)** Messung der Exzentrizitäten. **(C)** Die aus den beiden Aktivierungskarten resultierenden Lokalisierungen primärer visueller Areale. Das Vorgehen ist vergleichbar mit der Studie von Grill-Spector und Kollegen (1998) und wurde auf diese Weise für die fMRT-Studie im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendet.

anderen handelt es sich bei der Kartierung der Areale um ein größtenteils subjektives Verfahren, das eine gewisse Erfahrung voraussetzt. Der Vorteil der höheren statistischen Aussagekraft (Power) ist gleichzeitig ein Nachteil, da die Gestaltung der Datenanalyse des Hauptexperimentes auf die gewählten ROIs eingeschränkt ist und man womöglich außerhalb liegende Aktivitätsunterschiede vernachlässigt, die für die Beantwortung der Fragestellung wichtig sein könnten.

## 2.4 Vergleich des elektrophysiologischen und bildgebenden Messverfahrens

Das EEG besitzt eine ausgesprochen hohe zeitliche Präzision, weist jedoch ein geringes räumliches Auflösungsvermögen auf. Dies lässt sich zwar zu einem bestimmten Maß durch neuere Methoden wie die *Quellenanalyse* kompensieren, ist jedoch in erster Linie auf die Kombination mit anderen Messmethoden angewiesen, die eine deutlich bessere räumliche Zuordnung der beteiligten Gehirnstrukturen zulassen. Bei hämodynamischen Messverfahren wie der fMRT verhält es sich genau umgekehrt. Das BOLD-Signal ist ein indirekter Indikator der Aktivität kortikaler Areale, da es erst sekundär mit einer Latenz von etwa zwei Sekunden anhand der erhöhten Sauerstoffversorgung gemessen wird (Logothetis 2002). Die Stärke der fMRT liegt in ihrer wesentlich besseren räumlichen Auflösung im Millimeterbereich.

Durch stetige technische Fortschritte werden die Nachteile der beiden Methoden zwar zusehends kleiner, bleiben aufgrund ihrer jeweiligen physiologischen Funktionsweise jedoch innerhalb eines gewissen Rahmens bestehen. Abhängig von der Fragestellung wird zweifellos entweder das EKP für die Untersuchung der zeitlichen Dynamik neuronaler Mechanismen bzw. die fMRT für die räumliche Lokalisation des Signals herangezogen oder beide Verfahren werden miteinander kombiniert. Die Kombination einer hohen zeitlichen und räumlichen Auflösung kann lediglich im Rahmen von Einzelzelleitungen erreicht werden, ist durch die Anzahl erforderlicher Elektroden jedoch auf lokal begrenzte Bereiche des Gehirns beschränkt. Dabei handelt es sich um ein invasives Messverfahren, das überwiegend auf Tierexperimente beschränkt ist.

„Die *Neugier* steht immer an  
erster Stelle eines Problems,  
das gelöst werden will.“

Galileo Galilei (16./17. Jhd)

## Kapitel 3

# Motivation und Zusammenfassung der Studien

### 3.1 Motivation und Überblick

So augenscheinlich einfach wir uns durch unsere Umwelt bewegen und mit ihr interagieren, so komplex sind die zugrunde liegenden neuronalen Mechanismen unserer visuellen Wahrnehmung. Unser Gehirn arbeitet dabei äußerst effizient,



um unser Verhalten schnell und optimal an veränderte Verhältnisse anpassen zu können. Aufmerksamkeit ist dabei ein wichtiges Instrument unserer Wahrnehmung, das wir im Allgemeinen spielend beherrschen. Sie ist keine starre Einheit unserer Wahrnehmung, sondern ein äußerst flexibles Konstrukt, mit dem wir uns auf wesentliche Informationen unserer Umgebung fokussieren können.

Die Studien im Rahmen dieser Dissertationsarbeit sollen einen kleinen Teil dazu beitragen, aufmerksamkeitsgesteuerte Wahrnehmungsprozesse besser zu verstehen. Der Schwerpunkt liegt auf der Untersuchung *selektiver Aufmerksamkeit* und deren Einfluss auf die visuelle Wahrnehmung *einzelner Objektmerkmale* (z.B. farbige Eigenschaften, z.B. Mohnrot, Rosenrot), die zu *Kategorien* zusammengefasst (Rot) und in Form von *Dimensionen* (Farbe) vereint werden können.

Die Ergebnisse psychophysikalischer und bildgebender Methoden zeigen Verarbeitungsunterschiede einzelner Objektmerkmale abhängig von merkmals- und dimensionsbasierten Aufmerksamkeitseffekten (Kapitel 4 und 5). Das sechste Kapitel beschreibt mögliche neuronale Korrelate der kategorischen Wahrnehmung von Farbe. Der Inhalt des letzten Kapitels ist nicht in Publikationsform verfasst (Kapitel 7). Es beinhaltet vorläufige Ergebnisse einer Versuchsreihe zum Einfluss zeitlicher Erwartung auf Verhaltens- und elektrophysiologische Daten einer visuellen Aufmerksamkeitsaufgabe.

### **3.2 EKP-Studien zur attributs- und dimensionspezifischen Komponente merkmalsbasierter Aufmerksamkeit**

Besteht die Aufgabe darin, ein rotes Objekt innerhalb einer Reihe andersfarbiger oder bewegter Reize zu detektieren, beziehen sich die dafür notwendigen Aufmerksamkeitsprozesse auf zwei verschiedene Merkmalsebenen: das Attribut („rot“) und die Dimension („Farbe“). Bisherige EKP-Studien beschäftigten sich bereits mit dem *attributspezifischen* Aspekt merkmalsbasierter Aufmerksamkeit und beschrieben dessen lokalisationsunabhängigen Effekt (Anllo-Vento and Hillyard 1996; Zhang and Luck 2009; Stoppel et al. 2012). Wird Aufmerksamkeit selektiv auf ein bestimmtes Attribut (z.B. „rot“) ausgerichtet,

profitieren auch diejenigen Merkmale von einer präferierten Verarbeitung, die nicht im räumlichen Fokus liegen, sofern sie mit dem attendierten Merkmal übereinstimmen. Auf Basis der zusätzlichen *dimensionspezifischen* Definition eines Objektmerkmals („Farbe“) vermuteten wir zudem eine grundlegende Wahrnehmungspräferenz der jeweils aufgabenrelevanten Dimension, die in gleicher Weise global agierend zu einer verbesserten Verarbeitung aller dimensionenzugehöriger verhaltensrelevanter Attribute führt.

Das vierte und fünfte Kapitel der Dissertationsarbeit befassen sich mit elektrophysiologischen Korrelaten dieser beiden Komponenten merkmalsbasierter Aufmerksamkeit (Kapitel 4) und vergleichen ihren Einfluss auf die Verarbeitung farb- und bewegungsdefinierter Objekte (Kapitel 5). Das experimentelle Design beinhaltete ein *Delayed-match-to-sample*-Paradigma, das durch eine zeitlich verzögerte (engl. *delayed*) Präsentation des zum Cue passenden Zielreizes (engl. *match-to-sample*) gekennzeichnet ist. Die einzelnen Reize bestanden aus je einer farbdefinierten und einer bewegungsdefinierten Punktvolke (engl. *random dot pattern*), die bilateral präsentiert wurden. Die Aufgabe der Probanden bestand in der Detektion einer zuvor durch einen Cue (z.B. „rot“) definierten Punktvolke in einer der beiden Gesichtsfeldhälften, während ein in der Mitte des Bildschirms dargebotener Punkt fixiert werden sollte. Dem Zielreiz gingen bis zu drei weitere Reizpräsentationen voraus, deren evozierte Potentiale hinsichtlich unterschiedlicher Aufmerksamkeitszuweisungen verglichen wurden. Um den globalen Aspekt der beiden Prozesse zu untersuchen, wurden entsprechend der Übereinstimmung zwischen dem Merkmalscue und der jeweils außerhalb des räumlichen Fokus liegenden Punktvolke drei Bedingungen definiert. Eine nicht-attendierte Punktvolke (z.B. „rot“) konnte entweder mit dem Cue übereinstimmen („rot“, *Attribut-attendiert*), sich von ihm innerhalb der aufgabenrelevanten Dimension unterscheiden („blau“, *Dimension-attendiert*), oder auch nicht in der Dimension übereinstimmen („Bewegung nach oben“, *nicht-attendiert*). Der *dimensionspezifische* Effekt folgte aus dem inter-dimensionalen Vergleich (Dimension-attendiert vs. nicht-attendiert), der *attributspezifische* Effekt aus dem intra-dimensionalen Vergleich (Attribut-attendiert vs. Dimension-attendiert).

Die EKP-Ergebnisse bestätigten unsere Vermutung und belegten die Präsenz beider merkmalsbasierter Aufmerksamkeitskomponenten, die in ihrem räumlich-zeitlichen Aktivierungsmuster deutlich voneinander abweichen. EKP-Amplituden veranschaulichen neben *attributspezifischen* Verarbeitungsunterschieden eine ebenso global nachweisbare, *dimensionspezifische* Komponente. Demzufolge scheint die Verarbeitung nicht-attendierter Attribute von der Aufgabenrelevanz ihrer Dimension abhängig zu sein und ermöglicht auf diese Weise eine zusätzliche Optimierung unserer Verhaltensleistung. Für beide Dimensionen konnte darüberhinaus ein räumlich-unabhängiger Einfluss der *attribut-* und *dimensionspezifischen* Aufmerksamkeitskomponenten nachgewiesen werden. Jedoch unterschieden sich die Aktivierungsmuster in Abhängigkeit vom räumlichen Fokus und zeigten einen entgegengesetzten Effekt zwischen der Verarbeitung von farb- und bewegungsdefinierten Objekten.

### **3.3 Funktionelle MR-Untersuchungen zur kategorischen Farbwahrnehmung**

Wir können Farben *kategorisch* wahrnehmen, d.h. verschiedene Farbtöne lassen sich zu Kategorien zusammenfassen, die die Benennung farbiger Objekte und Objektmerkmale vereinfachen.

Das sechste Kapitel beschäftigt sich mit dem Einfluss von *Farbkategorien* auf die Diskrimination farbiger Objekte. In früheren Publikationen zeigten Verhaltensdaten eine schnellere oder bessere Unterscheidung zweier Farbtöne, wenn diese benachbarten Kategorien (z.B. Blau und Grün; *between-category*) zugeordnet waren als wenn beide Farben aus einer gemeinsamen Kategorie stammten (z.B. Blau1 und Blau2; *within-category*), auch wenn der physikalische Abstand der einzelnen Farbtöne identisch war (z.B. Bornstein and Korda 1984). In der vorliegenden Studie konnten diese Ergebnisse anhand eines bisher nicht untersuchten Aufgabentyps repliziert werden. Die verwendete Arbeitsgedächtnisaufgabe (*n-back memory*) beinhaltete den Vergleich des jeweils dargebotenen Objektes mit dem direkt zuvor präsentierten Reiz. Parallel dazu wurden fMRT-Messungen durchgeführt, um die neuronalen Korrelate dieses Kategorisierungseffektes zu lokalisieren.

Als Reize fungierten zentral und nacheinander präsentierte Quadrate, von denen jedes durch seine Orientierung (Quadrat, Raute) und seinen Farbton (blau, grün) definiert war. Die Bedingungen resultierten aus dem Verhältnis von vier an der blau-grünen Kategoriegrenze (Bornstein and Monroe 1980) symmetrisch angeordneten Farbtönen, von denen die mittleren beiden Farben die *between-category*-Bedingung bildeten und die jeweils äußeren die *within-category*-Bedingungen. Die Aufgabe der Probanden bestand aus dem Vergleich des aktuellen mit dem davor präsentierten Reiz. Dabei konnten sie selektiv dessen Farbe oder Form attendieren und beurteilen.

Die Verhaltensdaten bestätigen bisherige Ergebnisse der kategorischen Farbwahrnehmung und offenbaren eine vereinfachte Diskrimination farbiger Objekte, deren Farben sich in ihrer Kategorie unterschieden. Die fMRT-Daten liefern Hinweise auf neuronale Korrelate der kategorischen Wahrnehmung von Farbe (*between-category* vs. *within-category*) in sprachverarbeitenden Arealen sowie im primären visuellen Kortex. Die Ergebnisse stimmen mit der Sichtweise von Siok und Kollegen (2009) überein, die von einem Top-down-gesteuerten Verarbeitungsmechanismus der kategorischen Farbwahrnehmung ausgehen. Bemerkenswert ist darüberhinaus die Abhängigkeit des Aktivitätsmusters von der Manipulation der jeweiligen Aufmerksamkeitszuweisung (Farbe vs. Form), obwohl die Reizdarbietung für beide Versuchsbedingungen identisch war.

### **3.4 Einfluss zeitlicher Erwartung auf die Objektwahrnehmung in einer visuellen Aufmerksamkeitsaufgabe**

Die *zeitliche Komponente* spielt bei der Zuweisung räumlicher und nicht-räumlicher Aufmerksamkeit eine nicht zu unterschätzende Rolle. Zeitliche Information, z.B. über das Erscheinen eines visuellen Reizes, kann nützlich sein, um Verhaltensleistungen zu verbessern. In einem experimentellen Rahmen kann der Zeitpunkt einer Merkmalsänderung mithilfe eines Cues angekündigt werden und beschleunigt dann den Detektionsprozess (e.g. Coull 2009; Vangkilde et al. 2012). Im Gegensatz dazu hat auch die zeitliche Struktur des Versuchsablaufes einen Einfluss auf die *zeitliche Erwartung* eines Ereignisses und damit auch auf das Antwortverhalten.

Das siebte Kapitel beinhaltet vorläufige Ergebnisse einer Versuchsreihe, in der das zeitliche Auftreten einer Farbänderung anhand unterschiedlicher Auftretenswahrscheinlichkeiten variiert wurde. Die Reize bestanden aus zwei bilateral präsentierten Objekten. Während die Probanden einen zentralen Punkt fixierten, lenkte ein valider Cue ihre räumliche Aufmerksamkeit auf das Objekt, dessen Farbe sich im Laufe des Durchgangs änderte. Die zeitliche Erwartung wurde zum einen über den zeitlichen Abstand zwischen dem Beginn der Reizdarbietung und dem Farbwechsel verändert und zum anderen über die Präsentationshäufigkeit unterschiedlich langer Versuchsdurchgänge variiert.

Vorläufige Ergebnisse in Form von Reaktionszeiten und EKP-Daten zeigen erhebliche Unterschiede in der Verarbeitung physikalisch identischer Merkmalsänderungen in Abhängigkeit von unterschiedlichen Auftretenswahrscheinlichkeiten. Bereits anhand der bisherigen Ergebnisse lässt sich zeigen, dass die Struktur des experimentellen Designs einen äußerst kritischen Faktor für die Interpretation von Verhaltens- und elektrophysiologischen Daten darstellt.

# Kapitel 4

## Human feature-based attention comprises two distinct processes

Daniela Gledhill<sup>1</sup>, Cathleen Grimsen<sup>1</sup>, Manfred Fahle<sup>1,2</sup>, Detlef Wegener<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Center for Cognitive Science, Department of Human Neurobiology, University of Bremen, Germany

<sup>2</sup> The Henry Wellcome Laboratories for Vision Sciences, Department of Optometry & Visual Science, City University, United Kingdom

<sup>3</sup> Brain Research Institute, Center for Cognitive Sciences, University of Bremen, Germany

---

### 4.1 Abstract

In human and non-human primates, goal-directed behavior requires the selection of relevant pieces of information from the multitude of simultaneous sensory inputs (Reynolds and Chelazzi 2004; Knudsen 2007). *Feature-based attention* (FBA) plays a crucial role in this selection by improving the neuronal representation of an attended stimulus feature (Treue and Martinez Trujillo 1999; Saenz et al. 2002; Anillo-Vento and Hillyard 1996; Zhang and Luck 2009; Haenny et al. 1988; McAdams and Maunsell 2000; Serences and Boynton 2007; Müller et al. 2006a). Current hypotheses on the mechanisms of FBA include the feature-similarity gain model according to which FBA acts through enhancing the responses of neurons preferring the attended feature attribute (Treue and Martinez Trujillo 1999). However, since each attribute (e.g. ‘blue’) belongs to a certain dimension (e.g. ‘color’), stimulus features encompass two aspects, *attribute* and *dimension*, for which the underlying attention-dependent mechanisms

may differ substantially. Yet, it is unclear whether attending to a feature dimension elicits attention-dependent neuronal modulations independent from the *attribute-specific* effects of FBA. Here, we show that in the human brain either of these feature aspects, attribute and dimension, is associated with a distinct attention-dependent process. Spatially non-attended stimuli matching the target's feature dimension elicited event-related potentials (ERPs) substantially different from those to non-attended stimuli even if their feature attribute was opposite to the attended attribute. This spatially independent, globally effective dimension-based modulation of neural signals was prominent at a large number of electrodes, revealed distinct spatiotemporal characteristics, and preceded and accompanied *attribute-specific* FBA effects. Our findings place important constraints on current FBA models and suggest the existence of *dimension-specific* but *attribute-unspecific* top-down signals from areas involved in attentional control. Thus, they help to resolve existing ambiguities and contradictions regarding the timing and origin of FBA mechanisms (Schoenfeld et al. 2007; McGinnis and Keil 2011).

## 4.2 Main text

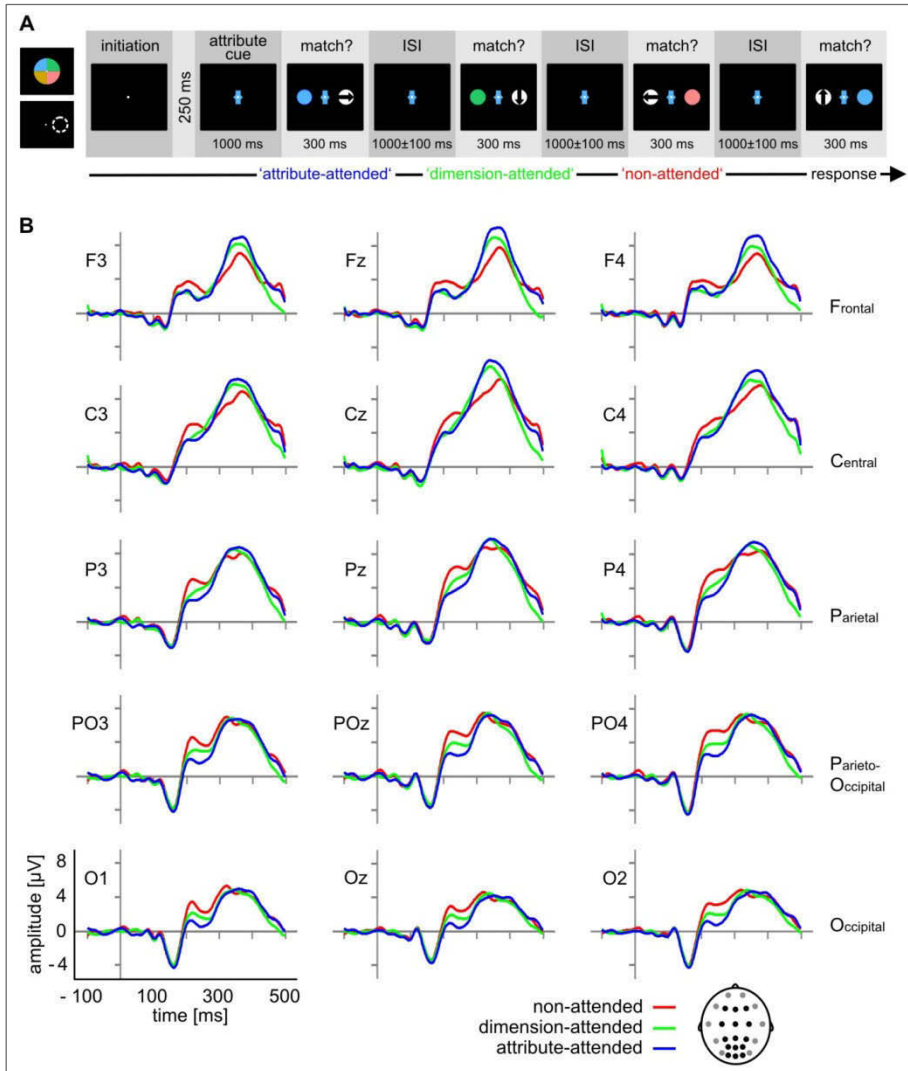
We studied the neuronal processes underlying FBA by using a delayed-match-to-sample task that allowed the distinction between *attribute-* and *dimension-specific* effects. Main stimuli (templates) consisted of two isoluminant random dot patterns (RDPs) presented bilaterally, with each template containing one color-defined, static and one motion-defined, achromatic RDP. Participants were required to detect a target RDP that was cued by location (left, right), dimension (color, motion), and attribute (one of four colors and motion directions), while keeping gaze at the fixation point (monitored online by video-oculography). Target RDPs appeared following a successive presentation of up to three templates. Within a single trial, pre-target intervals contained RDPs at the unattended location that either shared the target's attribute, the target's dimension, or none of these, thereby defining three experimental conditions ('attribute-attended', 'dimension-attended', and 'non-attended') (Figure 4.1 A). To increase attentional demand, we included additional non-template stimuli

containing random RDP combinations (e.g. ‘green-static’ together with ‘red-static’) as well as RDPs that were defined in both dimensions (e.g. ‘blue-moving up’), and 25% of trials ended without target appearance. For each template stimulus, we also used a mirrored version in which the position of the two RDPs was exchanged and attention was directed to the other side, thus avoiding a spatial bias in stimulation. Participants had to press a button as fast as possible whenever they detected the target RDP at the spatially pre-cued position. Mean accuracy of the task was  $83.8 \pm 5.1\%$  and mean reaction time was  $380 \pm 36$  ms. For data analysis, we only considered template stimuli presented during pre-target intervals. Stimulus pools for the attribute-, dimension-, and non-attended condition consisted of identical stimuli and task conditions (Figure 4.3). Only the specific pairing of templates and cues differed between stimulus pools. A control experiment verified that these differences in template-cue pairing did not cause significant changes in the grand average ERPs.

For a large number of electrodes, ranging from frontal to occipital sites, the results reveal a significant difference between the ERPs of the attribute-, dimension-, and non-attended condition (Figure 4.1 B). These differences were particularly prominent between 200 - 250 ms after stimulus onset. This time period includes the frequently reported selection negativity (SN), an event-related measure for attended features that consists of a broad negative potential deflection predominantly occurring over posterior scalp locations (Anllo-Vento and Hillyard 1996; Keil and Müller 2010; Hillyard and Anllo-Vento 1998). In accordance with the literature, ERP amplitudes reached the lowest values within this time period when the spatially unattended location was stimulated with an RDP identical to the target RDP (attribute-attended condition). In contrast, the ERP reached the most positive values when the spatially unattended location was stimulated with an RDP defined within the non-attended, behaviorally irrelevant stimulus dimension (e.g. an achromatic moving stimulus when attention was directed to the color ‘red’).

The critical experimental condition, however, is to present an RDP which is defined in the same dimension as the target, but consists of a different attribute (e.g. a stationary green RDP when attention was directed to ‘red’, or an RDP moving downwards, when attention was directed to ‘moving up’). In this case, if

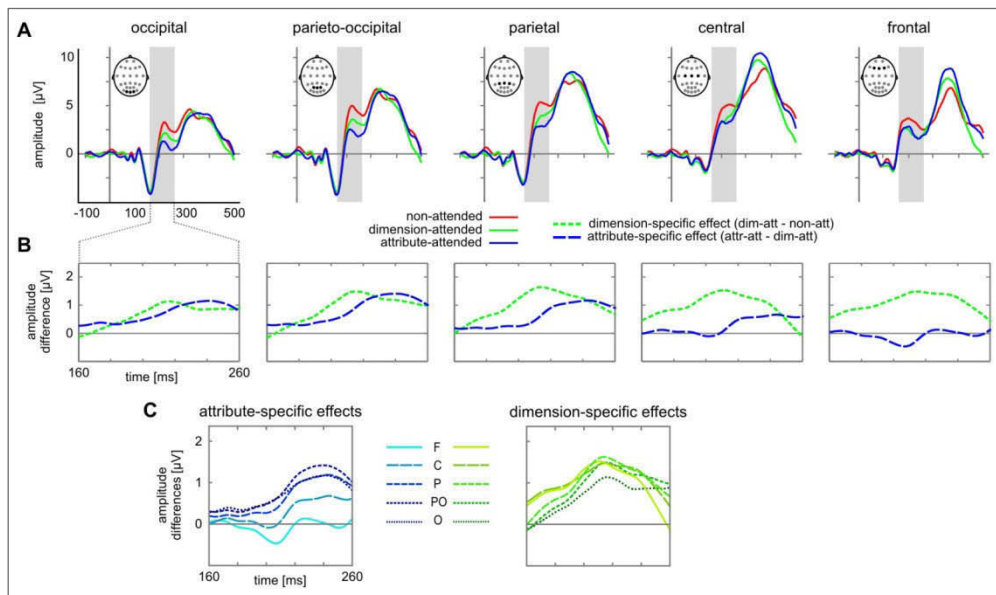




**Figure 4.1 – Task design and main results. (A)** Example trial of the delayed-match-to-sample task used in this study. Target location was kept constant for a block of 64 trials and target dimension was kept constant for sub-blocks of 16 trials each. For visualisation purposes, RDPs are shown as simplified discs (cf. Fig 4.3 A, B for examples of real stimuli). At the beginning of each trial, a foveally presented cue indicated the target attribute (specific color or a gray arrow pointing towards a specific motion direction). Prior to target appearance, one to three template stimuli were presented of which the spatially non-attended RDP either shared the target’s attribute, the target’s dimension, or none of these (attribute-attended, dimension-attended, non-attended condition). **(B)** Grand average ERPs ( $n = 10$ ) of 15 individual electrodes at five levels of anteriority. Positivity is plotted upwards.

FBA consists of a neuronal mechanism that is specific for the feature attribute, we expect an ERP similar to the non-attended condition, since the target at the unattended location does not share the attended feature attribute. On the contrary, if FBA predominantly boosts the attended dimension, we expect an ERP similar to the attribute-attended condition, since in both cases RDPs are defined within the attended dimension. However, our results clearly show that none of these alternatives is true. Instead, for occipital, parieto-occipital, and parietal electrodes the ERP of the dimension-attended condition is situated in-between the ERPs of the non-attended and the attribute-attended condition. At frontal and central electrodes, ERPs for the dimension- and attribute-attended condition were different from the non-attended condition, but show a strong overlap, indicating that attending the correct attribute did not further increase the attentional effect obtained by attending into the correct dimension. Thus, dimension-based attentional modulation is a widespread and strong attentional effect ranging from frontal to occipital electrode sites. *Attribute-specific* effects develop on top of this (since each stimulus sharing the target's feature attribute necessarily also shares the attended feature dimension) and are restricted to occipital-to-parietal electrodes, but absent at more anterior electrodes.

To investigate the strength of attentional modulation for *dimension-* and *attribute-specific* effects separately, we defined regions-of-interest (ROI) for each level of anteriority by averaging over the corresponding ERPs (Figure 4.2 A). For dimension-based effects, we subtracted the ERP of the dimension-attended condition from the ERP of the non-attended condition, and for attribute-based effects we subtracted the ERP of the attribute-attended condition from the ERP of the dimension-attended condition. Figure 4.2 B illustrates these differences. *Dimension-specific* attentional effects are clearly visible at all electrode sites, whereas *attribute-specific* attentional effects are mainly traceable at occipital, parieto-occipital, and parietal electrodes, but absent at frontal electrodes. Beside these different spatial characteristics the two FBA effects have a clearly different time course, with *dimension-specific* effects preceding the *attribute-specific* effects (Figure 4.2 C). This pattern of results was confirmed statistically by comparing ERP mean amplitudes of the three conditions in time intervals of 10 ms each,



**Figure 4.2 – Spatiotemporal profile of dimension- and attribute-specific effects.** **(A)** ERPs averaged over 5 ROIs ranging from frontal to occipital electrodes. Gray-shaded areas indicate the time window of the SN component used for statistical analysis. **(B)** Difference ERPs for the time period of 160 ms to 260 ms after stimulus onset, illustrating dimension- and attribute-specific FBA effects per ROI. **(C)** Same difference ERPs as in **(B)**, but superimposing data from different ROIs to visualize spatiotemporal characteristics of dimension- and attribute specific effects.

using repeated-measurement ANOVAs and Bonferroni corrected post-hoc tests (Table 4.1,  $F$ -statistics in Table 4.2). For dimension-based attentional effects, a trend for more negative ERP amplitudes develops first over frontal electrodes and reaches significance about 200 ms after stimulus onset. Significant differences between the two conditions last for about 40 – 50 ms and are visible at all ROIs. In contrast, amplitude differences between the dimension-attended and the attribute-attended condition first develop over occipital electrodes, with a trend for more negative ERPs in the attribute-attended condition arising after 210 ms following stimulus onset and becoming significant at 220 ms. These *attribute-specific* FBA effects last for about 40 ms and are restricted to occipital-to-parietal ROIs.

Can these results be explained by factors independent from attention? Comparing the dimension- and attribute-attended condition against the non-

**Table 4.1 – Statistical analysis.**  $p$ -values obtained by Bonferroni-corrected post-hoc t-tests expressing dimension- and attribute-specific FBA effects over 10 ms time intervals between 160 – 260 ms following stimulus onset.

Comparison	ROI	Onset of analysed time intervals within SN component [ms]										
		160	170	180	190	200	210	220	230	240	250	260
<b>Dimension-specific effects</b> (dimension-attended vs. non-attended)	F			.077	.055	.042	.020	.009	.003	.014		
	C				.063	.014	.032	.041	.068			
	P					.028	.020	.019	.043	.088		
	PO					.056	.023	.021	.047			
	O					.047	.023	.047	.099		.075	
<b>Attribute-specific effects</b> attribute-attended vs. dimension-attended	F											
	C								.095			
	P							.034	.013	.019	.058	
	PO							.024	.008	.010	.015	
	O						.067	.039	.018	.021	.010	.088
									trend: $p \leq .01$	$p \leq .05$	$p \leq .01$	

attended condition necessarily requires to compare data obtained from trials where participants performed e.g. a color match against trials where they performed a motion match (or vice versa), which basically could have been of different attentional demand. However, we pooled our data across both tasks, and used equal numbers of trials for both (Figure 4.3 C). Thus, even if the non-attended condition would have been the easier condition for half of the trials, it would have been the more difficult one for the other half. Pooling over trials from both conditions thus eliminates any subtle differences in attentional demand. Hence, differences in task difficulty are unlikely to explain our results.

Previous psychophysical (Saenz et al. 2003; Baldassi and Verghese 2005), neuroimaging (Corbetta et al. 1990; Saenz et al. 2002), and electrophysiological (Treue and Martinez Trujillo 1999; Anllo-Vento and Hillyard 1996; Haenny et al. 1988; McAdams and Maunsell 2000; Müller et al. 2006a; Martinez-Trujillo and Treue 2004; David et al. 2008) studies have mainly concentrated on the effects of FBA for processing specific feature attributes. Treue and colleagues (Treue and Martinez Trujillo 1999; Martinez-Trujillo and Treue 2004; Maunsell and Treue 2006) suggested the ‘feature-similarity gain model’ by which FBA selectively enhances the responses of neurons representing the attended feature attribute (e.g. ‘motion upwards’) and thus, increases the effective contrast between the attended feature attribute and other, unattended attributes. *Dimension-specific* effects, however, have not been found in recent single-cell

studies in macaque area MT, or could be designated to only a small number of neurons (Katzner et al. 2009; Chen et al. 2012), and current hypotheses and models on how FBA exerts its modulatory effects are restricted to *attribute-specific* aspects (Maunsell and Treue 2006; Corchs and Deco 2004; Zirnsak and Hamker 2010). In contrast, a few imaging and electrophysiological studies have used the term FBA for describing attentional effects that seemed to boost neuronal activity in a feature dimension (Found and Müller 1996; Schoenfeld et al. 2007; Chawla et al. 1999; Schubö and Müller 2009), but these studies did not investigate a possible contribution of *attribute-specific* effects. The current work clearly demonstrates that FBA in fact comprises both *dimension-* and *attribute-specific* effects. The underlying neuronal processes are effective in a global, spatially independent manner. The distinct spatiotemporal dynamics of both processes suggest that FBA first increases neuronal activity within those cortical modules that are specialized for the attended feature dimension, whereas *attribute-specific* attentional effects seem to develop on top of these within the respective visual modules. This interpretation is in accordance with recent experimental and computational work on attentional baseline shifts following allocation of spatial attention, suggesting that increases in the activity of visual neurons serve to increase the feature-specificity of these neurons (Chawla et al. 1999; Chawla et al. 2000). The present work shows that such baseline shifts may not be limited to spatial attention but also constitute an inherent property of FBA, which promotes enhanced stimulus discriminability within the task-relevant cortical feature domain.

### 4.3 Methods Summary

Stimuli consisted of pairs of isoluminant RDPs (diameter: 6.4 deg; eccentricity: 7.0 deg) displayed on a dark background (viewing distance: 45 cm). Template stimuli consisted of one color-defined (static, color coherence: 60%) and one motion-defined RDP (achromatic, motion coherence: 90%), respectively. Non-template RDP pairs had one or two dimensions in common.

The main experiment (11 participants, mean age: 26.0 years) consisted of a delayed match-to-sample task, with target location and dimension kept constant

blockwise. Trial initiation by button press and fixation was followed by presentation of the attribute cue. After 1000 ms, up to three stimuli preceded the target with each being presented for 300 ms and separated by a jittered inter-stimulus interval of 900 - 1100 ms (Figure 4.1 A). About 25% of the trials ended without target appearance. Pre-target templates contained either an RDP sharing the target's attribute, dimension, or none of these at the spatially uncued location. The control experiment (7 participants, mean age: 25.3 years) consisted of a simple detection task with the same set of stimuli being passively viewed.

Maintenance of fixation (1.5 deg) was monitored online using video-oculography. All participants received a training run prior to recordings and were unaware of the purpose of the experiments.

EEG was recorded from 25 electrode sites with a focus on posterior locations (500 Hz sampling rate; 0.5 - 120 Hz bandpass-filtered). Pre-target template intervals of the three experimental conditions (attribute-, dimension-, and non-attended) were used to build stimulus pools of identical RDP pairs. ERPs of these pools were averaged time-locked to stimulus onset and referenced to the average of both mastoids. Trials contaminated by excessive muscle activity or amplitudes exceeding  $\pm 70 \mu\text{V}$  were rejected. ANOVAs and Bonferroni-corrected post-hoc comparisons were used to test for differences in ERP amplitude over successive 10 ms intervals pooled over five levels of anteriority.

### **Acknowledgements**

The authors like to thank all volunteers who participated in the study. We greatly acknowledge Carina Volk and Fingal Orlando Galashan for support in data acquisition and data analysis, respectively, Dennis Trenner for technical support, and Sunita Mandon and Andreas Kreiter for critical comments on the manuscript. D.W. was supported by grant KR 1844/1-2 from the German Research Foundation and D.G. was supported by a PhD grant from the University of Bremen.

## 4.4 Supplementary Material

### 4.4.1 *Supplementary Methods*

Participants. Eleven (7 female, mean age: 26.0 years, range: 22 - 31 years) and seven (5 female, mean age: 25.3 years, range 22 - 28 years) volunteers were paid for their participation in the main and the control experiment, respectively. All were right-handed and were tested for normal or corrected-tonormal vision (Bach 1996b), and for normal color and stereo vision. Participants received detailed task instructions, but remained naive to the actual purpose of the experiment. Prior to electrophysiological recordings, all participants performed a training block. The study conformed to the Code of Ethics of the World Medical Association (Declaration of Helsinki) and was approved by the local authorities.

Visual stimulation. Stimuli consisted of RDPs pairs presented on a dark background. Each RDP (diameter: 6.4 deg; eccentricity: 7.0 deg) contained approximately 160 elements (each 0.1 deg in diameter). Color-defined RDPs (red, green, blue, and yellow) were static and displayed with a color coherence of 60%. Remaining dots were composed of seven other uniformly distributed colors. Motion-defined RDPs were achromatic and drifting at 2.5 deg/s in one of four directions (0, 90, 180, and 270 deg). Motion coherence was 90% due to higher detection difficulty. The remaining 10% of dots were moving in seven different directions separated by 45°. Color hues including the gray value of the moving RDP were kept isoluminant (25.2 cd/m<sup>2</sup>). A third type of RDPs either contained both a main color and main motion direction or none of them (e.g. “red-90 deg”, “gray-static”).

Template stimuli consisted of a chromatic-static and an achromatic-moving RDP (e.g. “green-static” and “gray-270 deg”). Non-template stimuli contained all other possible RDP types and combinations (e.g. “green- 180 deg” with “red-90 deg”). Templates and non-templates were presented in a ratio of 3:1, but only templates entered analysis.

Stimuli were displayed on a Samsung SyncMaster 1100 MB monitor (NVIDIA GeForce 8500GT; 1280 × 1024 pixel; 100 Hz) in a darkened room. A constant viewing distance of 45 cm was provided by a head-chin rest. Main-

tenance of fixation within 1.5 deg was monitored online using a videooculography system (WAT-902H2-Supreme; Minolta Objective Lens MD 50 mm 1:1.7).

Procedure. The main experiment consisted of a delayed match-to-sample task requiring detection of either a color-defined or a motion-defined target stimulus. Target location (left/right) was kept constant in blocks of 64 trials each, and the target's feature dimension (color/motion) was kept constant in subblocks of 16 trials. Target feature attributes were cued at the beginning of each trial and varied from trial to trial. About 25% of the trials ended without target appearance. Trials with behavioral errors (false alarms, misses, eye movements deviating more than 1.5 deg from the fixation point) were repeated later in the same sub-block. Each session consisted of eight blocks, resulting in a total of 512 correctly performed trials. Each trial was initiated by central fixation (white spot, 0.4 deg square) and button press. The attribute cue (colored circle or gray arrow of identical luminance and size) appeared with a delay of 250 ms at the center of the screen (with the central fixation point superimposed on it) and remained visible for the entire trial. Following the cue period of 1000 ms, sequences of one to four RDP pairs (templates and/or non-templates) were presented. Each RDP pair was shown for 300 ms and was separated from the subsequent RDP pair by a jittered inter-stimulus interval (ISI) of  $1000 \pm 100$  ms (10 ms steps) length. Trials of different lengths (i.e. consisting of a sequence of 1, 2, 3, or 4 RDP pairs) were presented in equal quantity. Non-template stimuli were included to avoid that participants would categorise both types of RDPs by just one main feature, i.e. either color/motion being present or absent. Pre-target templates differed in the degree of correspondence between the feature attribute cue and the main feature attribute of the spatially uncued RDP (Figure 4.3). For example, for an attribute cue defining a red target, the spatially uncued RDP would be either defined by the same attribute ("red"), by a different attribute of the same dimension (e.g. "green"), or by an attribute of the uncued dimension ("motion direction of 270 deg"), thus giving rise to the three experimental conditions of attribute-attended, dimension-attended, and non-attended RDPs, respectively, at the spatially unattended location.



The stimulus pools used for analysis of attribute- and dimension-specific effects of FBA consisted of identical stimuli that only differed regarding the combinations of template stimuli and attribute cues (Figure 4.3 C). To make sure that this combination differences have no influence on ERP data, we carried out a control experiment that consisted of a simple detection task in which the same set of template/attribute cue combinations as in the main experiment was passively viewed. The control experiment was carried out in a separate EEG session and consisted of 360 trials in total. Following trial initiation by fixation and button press, the central feature cue appeared and remained visible until trial end. This cue was behaviorally irrelevant for the purpose of the task. With a delay of 1000 ms, RDPs were displayed for 400 ms. Separated by an ISI of  $900 \pm 100$  ms the same stimuli were presented a second time and 300 to 800 ms later (jittered in 50 ms steps) a circle appeared at a pseudo-random position of the screen (0.3 deg in diameter, 12.7 - 22.7 deg eccentricity) which had to be detected as fast as possible. ERPs to the first stimulus presentation were compared depending on the relation between the attribute cue and one of the RDPs (identical to the main experiment, cf. Figure 4.3 C).

For both experiments, very fast responses were rewarded by auditory feedback. Trials were separated by a blank inter-trial-interval of 1500 ms.

Electrophysiological Recording. The EEG was recorded continuously (500 Hz sampling rate, 0.5-120 Hz band-pass filtered) from 25 Ag/AgCl electrodes (Fp1, Fp2, F7, F3, Fz, F4, F8, T7, C3, Cz, C4, T8, P7, P3, Pz, P4, P8, PO7, PO3, POz, PO4, PO8, O1, Oz, O2), corresponding to the 10-20 system (American Electroencephalographic Society 1994). Signal traces were referenced to Cz and rereferenced off-line to the average of both mastoids. Electrode impedances were kept below 10 k $\Omega$  (Neurofax EEG-1100, Germany). Eye-movements were recorded with two differential electrodes above and below one eye.

**Data analysis.** Reaction times (RT) were corrected for outliers using mean RT plus two standard deviations. Performance was calculated by relating the sum of correct trials (incl. correct rejections of trials ending without target appearance) to the sum of all trials, disregarding fixation errors.

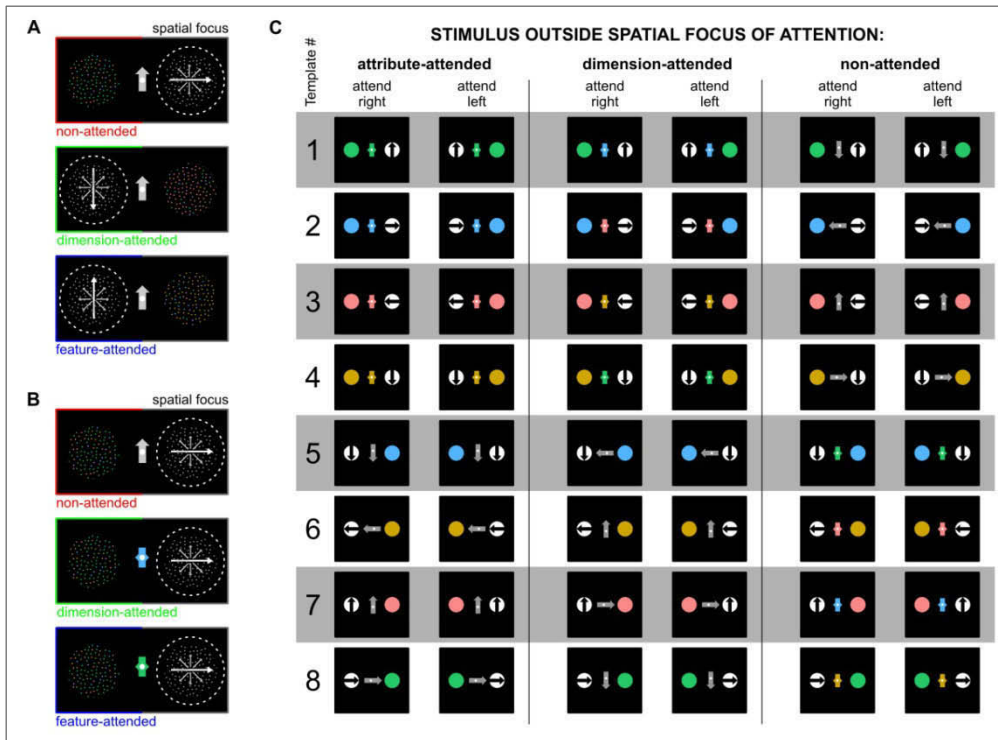
For correct trials, pre-target template ERPs were averaged time-locked to stimulus onset (-100 – 500 ms) and baseline-corrected to the 100 ms pre-stimulus interval using the EEGLAB v10.2.5.6 toolbox (Delorme and Makeig 2004). Epochs showing excessive muscle activity or amplitudes exceeding  $\pm 70 \mu\text{V}$  were rejected. For visual presentation purposes, a loess filter with  $\alpha = 0.075$  was applied after averaging. Two data sets were excluded from analysis due to either incorrect spatial attentional orienting or large EEG artefacts.

For data analysis and statistical procedures, we defined regions-of-interest (ROI) for electrodes of decreasing anteriority ([F3, Fz, F4], [C3, Cz, C4], [P3, Pz, P4], [PO3, POz, PO4], [O1, Oz, O2]). For each experimental condition, participant, electrode site, and ROI, we calculated mean ERP amplitudes for successive 10 ms intervals during a time window of 160 ms to 260 ms after stimulus onset. For each time interval and ROI, we used ANOVAs and Bonferroni-corrected post-hoc pairwise comparisons to test for differences in mean amplitude. Whenever appropriate, p-values were adjusted by Greenhouse–Geisser corrections. Effects are reported as significant at  $p < 0.05$ .

#### 4.4.2 Supplementary Table

**Table 4.2 – F-Statistics.** *F*- and *p*-values obtained by ANOVAs over 10 ms time intervals between 160 – 260 ms following stimulus onset.

ROI	statistical values		Onset of analysed time intervals within SN component [ms]										
			160	170	180	190	200	210	220	230	240	250	260
F	df (2,18)	<i>F</i>	3.48	3.65	3.56	6.22	6.59	11.12	12.97	12.4	9.37	3.68	
		<i>p</i>	.053	.047	.050	.009	.007	.001	.000	.000	.002	.046	
C	df (2,18)	<i>F</i>	3.14	5.35	4.03	7.48	11.28	11.84	11.86	11.03	9.91	2.84	
		<i>p</i>	.068	.015	.036	.004	.001	.001	.001	.001	.001	.084	
P	df (2,18)	<i>F</i>			2.92	4.92	10.57	16.8	17.47	17.25	18.25	14.49	5.11
		<i>p</i>			.08	.020	.001	.000	.000	.000	.000	.000	.017
PO	df (2,18)	<i>F</i>				4.38	9.25	16.62	17.7	19.2	19.6	19.43	9.86
		<i>p</i>				.028	.002	.000	.000	.000	.000	.000	.001
O	df (2,18)	<i>F</i>			3.3	4.66	9.02	17.21	13.57	14.95	14.91	17.62	11.5
		<i>p</i>			.060	.023	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.001
		trend:											
		p $\leq$ .1								p $\leq$ .05	p $\leq$ .01	p $\leq$ .001	

4.4.3 *Supplementary Figure*

**Figure 4.3 – Experimental conditions and stimulus pools.** (A) Three template stimuli instructing the same attentional selection of a  $90^\circ$  target motion direction at a spatial location precued for a sub-block of 16 trials. Outside the spatial focus of attention, RDPs may be defined by the other feature-dimension (non-attended), within the same dimension but by a different feature attribute (dimension-attention), or share the target’s feature attribute (attribute-attended). (B) Across trials, visually identical templates were combined with different attribute cues, thus allowing comparison of ERPs evoked by the same stimulus but arising from different attentional conditions. (C) Stimulus pools for the three experimental conditions as exemplified by a subset of the templates used in the study. Stimulus pools consisted of equal numbers of colour- and motion trials (template # 1 – 4 and 5 – 8), within and across pools. Each template was presented in an attend-left and attend-right version. Attribute cues were the same for each experimental condition in type and number, but differently combined with templates for reasons of defining the attentional conditions. ERPs were averaged over all templates of each pool. Differences in template-cue combination across attentional conditions did not influence the grand average ERP, as verified by a control experiment.

# Kapitel 5

## The influence of two distinct feature-based attention processes differs between the dimensions of color and motion

Daniela Gledhill<sup>1</sup>, Detlef Wegener<sup>2</sup>, Manfred Fahle<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> Center for Cognitive Science, Department of Human Neurobiology, University of Bremen, Germany

<sup>3</sup> Brain Research Institute, Center for Cognitive Sciences, University of Bremen, Germany

<sup>2</sup> The Henry Wellcome Laboratories for Vision Sciences, Department of Optometry & Visual Science, City University, United Kingdom

---

### 5.1 Abstract

Feature-based attention (FBA) represents the orienting of attention towards a specific feature *attribute* (e.g. “blue”) and facilitates its processing throughout the visual field (e.g. Treue and Martinez-Trujillo 2007). In our previous ERP study, we reported FBA to comprise another, *dimension-specific* aspect likewise acting in a global manner, which resulted in the preferred processing of all attributes assigned to the task-relevant dimension (Gledhill et al. submitted). Here, we provide evidence for the existence of both *attribute-* and *dimension-specific* FBA acting on the processing of color- and motion-defined objects. Interestingly, the magnitude of FBA effects differed between the two feature dimensions depending on the focus of spatial attention. These activation patterns seem to follow saliency-driven characteristics of color and motion processing across the

visual field in order to optimize behavioral performance and thus would be inconsistent with the assumption of an entirely spatially-independent nature of FBA.

## 5.2 Introduction

Attention is an essential component of visual perception due to the limited processing capacity of our brain. Working as an active filter, it can be selectively allocated to space, objects, and features as proved by several neurophysiological, psychophysical, and imaging studies (Posner 1980; McAdams and Maunsell 2000; Maunsell and Treue 2006; Kastner and Ungerleider 2000; Nobre et al. 2006; Roelfsema et al. 1998). Hence, attention is highly task-related, i.e. it seems to boost those neuronal mechanisms that serve to represent the most important information for the current behavioral goal.

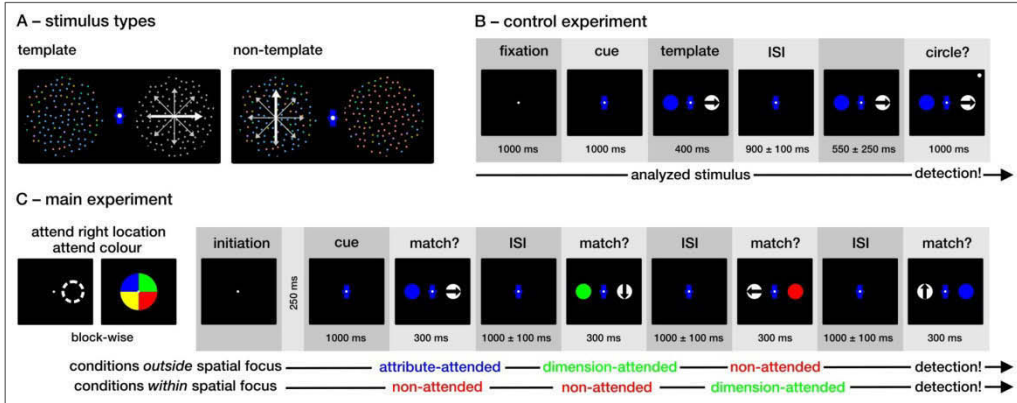
*Feature-based attention* (FBA) is thought to facilitate the processing of an attended feature in a space-independent, global manner (Treue and Martinez Trujillo 1999; Saenz et al. 2002; Saenz et al. 2003; Zhang and Luck 2009; McAdams and Maunsell 2000; Serences and Boynton 2007). According to the feature-similarity gain model proposed by Treue and Martinez-Trujillo (1999), FBA increases the responses of neurons tuned to the attended feature. However, whereas a stimulus *feature* implies the assignment of both an *attribute* (e.g. “blue”) and its corresponding *dimension* (“color”), current hypotheses solely concentrate on the *attribute-specific* component of FBA. Using event-related potentials (ERPs), we previously showed distinct spatio-temporal differences between the neuronal mechanisms underlying global *attribute-* and *dimension-specific* attentional effects (Gledhill et al. submitted). ERP effects of non-spatial attention were mainly described within a time window of 200 - 300 ms following stimulus onset including the frequently reported selection negativity (SN), a broad negative potential predominantly occurring over posterior scalp locations. Differences in SN amplitude between objects matching the target attribute and objects defined by non-target attributes of the attended dimension have been described for locations within the focus of spatial attention (Müller and Keil 2004; Schubö and Müller 2009; Nobre et al. 2006; Zanto et al. 2010; Daffner et

al. 2012) as well as for spatially unattended locations. These findings underline the global nature of the *attribute-specific* FBA process (Anllo-Vento and Hillyard 1996; Zhang and Luck 2009; Stoppel et al. 2012). Our results confirmed previous findings and furthermore demonstrated the presence of a second spatially-independent FBA process which previously has only been shown for objects within the attentional focus (Schoenfeld et al. 2007; Schubö and Müller 2009; Gramann et al. 2007; Akyürek et al. 2010; Gramann et al. 2010) and was not taken into account with current hypotheses of FBA. We found the *dimension-specific* FBA process to show differences in the processing of non-target attributes depending on the relevance of its assigned dimension. Hence, FBA is not limited to behaviorally-relevant attributes, but rather involves its entire feature dimension which also benefits from enhanced processing throughout the visual field compared to feature dimensions less important for achieving the task goal.

The aim of the present study was to compare the influence of *attribute-specific* and *dimension-specific* FBA modulations between color and motion processing even at non-attended locations, and to further analyze a possible interaction with spatial attention mechanisms.

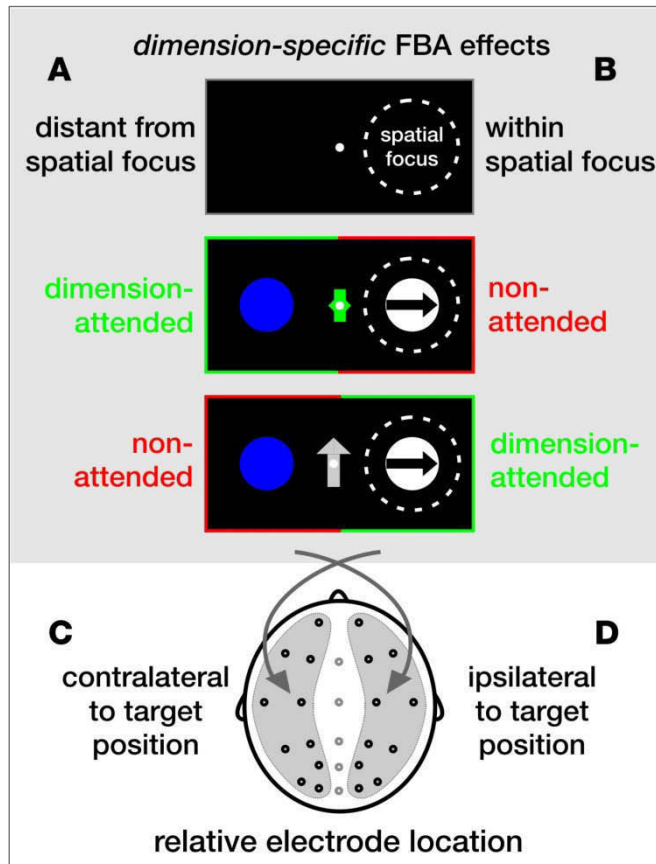
The stimulus structure and experimental design are illustrated in Figure 5.1. Within a delayed-match-to-sample task, up to three successive stimulus presentations preceded the target. Main stimuli (templates) consisted of two random dot patterns (RDPs) presented bilaterally, with each stimulus containing a color-defined and a motion-defined RDP (e.g. a “blue static” RDP presented with a “gray moving-rightwards” RDP). While selective attention was blockwise oriented to one of two feature dimensions (color, motion) and locations (left, right), participants were additionally cued with the feature attribute of the target RDP on each single trial (one of four colors and directions of motion). *Attribute-specific* and *dimension-specific* FBA processes were examined separately for color- and motion-attended trials.

The simultaneous presentation of two objects in opposite hemifields and the orienting of attention towards a single RDP enabled the investigation of attentional mechanisms within and outside the focus of attention. Therefore, ERP data were divided according to electrode sites relative to the attended



**Figure 5.1 - Stimuli and experimental design.** (A) Examples for the two stimulus types. Templates consisted of a chromatic-static and an achromatic-moving RDP, thus differing in both dimensions (left). Non-templates included all other RDP types and combinations (right). (B) Design of the control experiment. Stimuli were embedded in a simple detection task and passively viewed. ERP responses for templates were compared depending on the combination with different cue types. Stimuli were passively viewed embedded in a simple detection task and were presented twice in succession separated by a jittered inter-stimulus interval (ISI). ERPs to the first stimulus presentation were compared depending on the relation between the attribute cue and one of the RDPs. The second stimulus presentation was followed by the detection of a circle at one of six positions. (C) Design of the main experiment and definition of conditions. In a delayed-match-to-sample task, up to three RDP pairs preceded target appearance. Selective attention was blockwise oriented to one of two locations and dimensions. Participants were cued with the attribute (e.g. „blue”) of the upcoming target RDP. Experimental conditions resulted from the correspondence between the attribute cue and the analyzed RDP of which either shared the target’s attribute, the target’s dimension, or none of these (*attribute-attended*, *dimension-attended*, *non-attended* condition). Only pre-target templates entered the analysis. Participants remained naïve to the actual purpose of both experiments.

target position. At sites corresponding to RDPs outside the spatial focus, three experimental conditions resulted from the relationship between the attended attribute and the attribute defining the unattended RDP. Compared to the attribute cue (e.g. “attend blue”), the non-attended RDP could be defined by the identical attribute (“blue”, *attribute-attended*), by a different attribute of either the behaviorally relevant dimension (e.g. “green”, *dimension-attended*), or the irrelevant dimension (e.g. “moving-leftwards”, *non-attended*). In contrast, ERPs elicited contralateral to the target position were compared with regard to the relation-



**Figure 5.2 - Definition of conditions within and outside the spatial focus.** The dotted circle represents the focus of spatial attention. In each dimension-attended condition, the attribute of the cue and the respective RDP differ from each other but share the same dimension (*dimension-attended*). Feature attributes in the non-attended conditions additionally vary in the type of dimension (*non-attended*). **(A, D)** Electrode sites ipsilateral to the target position primarily represent the processing of attentional mechanisms outside the spatial focus. **(B, C)** Contralateral electrodes provide information about effects at the attended location. Differences in ERP amplitude between the dimension-attended and non-attended conditions were compared between ipsi- and contralateral electrode sites **(C vs. D)**.

ship between the attended attribute and the attribute of the attended RDP. However, the analysis of FBA processes within the focus of attention was limited to the *dimension-specific* effect, due to fact that target presentation inside the spatial focus of attention were followed by a manual response of the participants (i.e. associated with motor activity), and hence were excluded from analysis.



Despite the absence of the *attribute-attended* condition, the remaining conditions were sufficient to investigate global *dimension-specific* FBA effects at the attended location (for an overview see Figure 5.2).

Since participants were supposed to detect target RDPs by means of both dimensional RDP properties (chromaticity and the state of motion), presentations of template stimuli were interspersed with a second stimulus type (non-templates) including all other types and combinations of RDPs (e.g. “blue moving-upwards” presented with “red static”) to increase attentional demands and to avoid an automatic connection of chromatic-static and achromatic-moving characteristics of the RDPs. ERP responses were sorted according to the experimental conditions. This resulted in identical stimulus pools providing the comparison of ERPs elicited by the same physical stimuli. Marginal differences between the conditions due to the combinations with different types of cues were verified by a control experiment (Figure 5.1B).

We hypothesized that *attribute-specific* and *dimension-specific* FBA mechanisms would have a comparable influence on the processing of color- and motion-defined objects showing similar SN modulations largely independent of spatial attention mechanisms as FBA is supposed to operate both within and outside the attentional focus being unaffected by spatial attention (Treue and Martinez-Trujillo 2007).

## 5.3 Methods

### 5.3.1 Participants

Eleven (7 female, mean age: 26.0 years, range: 22 - 31 years) and seven (5 female, mean age: 25.3 years, range 22 -28 years) volunteers took part in the main and the control experiment, respectively, and were paid for their participation. All were right-handed, had normal or corrected-to-normal-vision as assessed by means of the Freiburg Visual Acuity Test (Bach 1996a), and were tested for normal color and stereo vision (Ishihara Test for Color Blindness, Lang Stereo Test). Participants received detailed task instructions, but remained naïve to the actual purpose of the experiments. The study conformed to the

Code of Ethics of the World Medical Association (Declaration of Helsinki) and was approved by the local Ethics committee.

### 5.3.2 *Visual Stimulation*

Stimuli consisted of pairs of random dot patterns (RDPs) presented bilaterally on the horizontal meridian. Each RDP was 6.4 deg in diameter and was located with its centre at 7.0 deg visual eccentricity. Individual RDPs contained approximately 160 elements (each 0.1 deg in diameter) and were characterized by one main feature attribute, either a defined color or a defined motion direction (see Table 5.1 for more details). Each main color was presented with a coherence of 60%. The remaining 40% of the dots were specified by equal numbers of seven other interjacent colors. Only four colors were used as main colors (red, green, blue, and yellow). Color hues were kept isoluminant (25.2 cd/m<sup>2</sup>), verified with a Minolta CRT (CA 100) chroma meter. Color-defined RDPs had no inherent motion, i.e. the individual dots were static. In contrast, motion-defined RDPs were drifting at 2.5 deg/s and displayed with a motion coherence of 90% (due to higher detection difficulty compared to color-defined RDPs). The remaining dots were drifting in one out of seven other directions. Motion in cardinal directions (rightwards: 0 deg, upwards: 90 deg, leftwards: 180 deg, and downwards: 270 deg) served as main motion directions. Motion-defined RDPs were achromatic, i.e. they had a gray value isoluminant to color-defined RDPs. A third type of RDPs either contained both a main color and a main motion direction (e.g. „blue moving-upwards”) or none of them („gray static”). Thus, all RDPs could be categorized as either chromatic-static, achromatic-moving, chromatic-moving, or achromatic-static.

The combination of color- and motion-defined RDPs varied between two different stimulus types, templates and non-templates which were presented in a ratio of 3:1 (Figure 7.1 A). Template stimuli consisted of two RDPs differing in both feature dimensions, i.e. a chromatic-static RDP was always combined with an achromatic-moving RDP (e.g. „blue static” together with „gray moving-rightwards”). Non-templates contained all other possible RDP combinations and could also include chromatic-moving RDPs or/and achromatic static RDPs (e.g. „blue moving-upwards” together with „red static”).

**Table 5.1 – Physical characteristics of feature attributes.** Chromaticity coordinates and motion directions are depicted for color-defined or/and motion-defined RDPs. Each RDP type is characterized by a main feature attribute of at least one dimension.

		chromaticity coordinates			motion directions		
		x	y	Y			
<b>main</b>	<b>color hues</b>	red	0.457	0.324	25.3	0°	<b>main</b>
		green	0.27	0.514	25.5	90°	
		blue	0.201	0.227	25.2	180°	
		yellow	0.469	0.455	25.2	270°	
<b>interjacent</b>	<b>color hues</b>	lilac	0.281	0.202	25.3	45°	<b>interjacent</b>
		turquoise	0.228	0.374	25.2	135°	
		leaf green	0.483	0.402	25.2	225°	
		orange	0.383	0.527	25.2	315°	
		gray	0.318	0.327	25.2	-	

Attribute cues were presented centrally. Motion cues consisted of achromatic arrows pointing to one of the four main cardinal directions. Color cues consisted of shapes possessing one of the four main colors. Color and motion cues were of identical luminance and size (by rearranging single sub-areas) in order to minimize differences in visual stimulation.

Experiments were performed in a darkened room. Participants sat in front of a Samsung SyncMaster 1100 MB monitor (NVIDIA GeForce 8500GT) at a viewing distance of 45 cm with the head stabilized by a head-chin rest. Stimuli were displayed on a dark background with a resolution of  $1280 \times 1024$  pixel at a refresh rate of 100 Hz. Eye movements were controlled using a custom-made remote video-oculography system (Watec Monochrome Camera, WAT-902H2-Supreme; Minolta Objective Lens MD 50mm 1:1.7). If participants did not maintain fixation within a 1.5 deg square window, the trial was aborted and repeated.

### 5.3.3 Procedure

Main Experiment. The experiment consisted of eight blocks of a delayed match-to-sample task with each block containing 4 sub-blocks, each consisting

of 16 trials. For a given block, spatial attention was kept constant, indicated by a spatial cue at the beginning of the block. For each sub-block, dimension attention was kept constant, again indicated by a dimension cue at the beginning of a sub-block, and was alternated from sub-block to sub-block. The exact sequence of left/right blocks and color/motion sub-blocks was counterbalanced across participants. The target attribute (e.g. „red” or „upward”) varied from trial to trial, indicated by a cue at fixation. Thus, each participant was cued to location (left, right), feature dimension (color, motion), and feature attribute (color hue, motion direction). To accomplish a trial, participants had to indicate target appearance at the cued location as soon as possible, but to ignore the eventual appearance of an identical stimulus at the uncued location. To complete the task, each participant was required to perform a total of 512 trials.

The design of an example trial is depicted in Figure 7.1 C. A sequence of up to three stimuli containing templates and/or non-templates preceded the target, resulting in trials of four different lengths which were presented in equal quantity. In order to reduce expectation effects with increasing trial length, about 25% of the trials ended without target appearance. Each trial was initiated by fixating the central fixation point (white spot, 0.4 deg square) and by pressing a button. 250 ms following the button press, the attribute cue appeared, with the central fixation point superimposed on it and remained on the screen for the entire trial. 1000 ms after cue onset, a pair of RDPs was presented for 300 ms. For the shortest trials, these RDPs already contained the target stimulus. Alternatively, one to three pre-target stimuli were presented consecutively for 300 ms each, separated by a jittered inter-stimulus interval (ISI) of  $1000 \pm 100$  ms (10 ms steps). Participants were instructed to release the button as soon as possible after detection of the target RDP, and to withhold button release until the fixation point disappeared in case no target appeared. A button release prior to target onset (false alarm), absence of a response 1000 ms after target onset (miss), and inappropriate fixation caused termination of the trial. Each error type was indicated by a specific auditory feedback. To keep a high level of motivation, immediate auditory feedback was provided to indicate the reaction time (RT) of the respective trial. Very fast responses were rewarded by a particularly pleasant sound, and a neutral tone was used to indicate slower

reactions. Trials were separated by a blank inter-trial-interval (ITI) of 1500 ms. Before the electrophysiological recording, each participant was familiarized with the task during a training run (64 trials).

Only pre-target template stimuli entered the ERP analysis. Non-templates were included only to avoid that participants would categorize both types of RDPs by just one main feature, either color/motion be present or absent. Templates differed in the degree of correspondence between the information given by the cue (hence the direction of attention in terms of location, dimension, and attribute) and the main attribute of the unattended RDP. Compared to the cue instruction (e.g. feature „blue”) the main attribute of the spatially non-attended RDP could either be identical („blue”, „attribute-attended’ condition), different but of the same dimension („green”, „dimension-attended’ condition), or of the different dimension („moving-leftwards”, „non-attended’ condition). Importantly, this also holds true the other way around: one and the same stimulus at the spatially non-attended location could either share the target’s attribute, the target’s dimension, or none of these. Thus, data analysis could be confined to visually identical stimuli. The only exception to this is the marginal difference caused by the different feature cue presented within these three conditions. Therefore, a control experiment was carried out to make sure that different cue types have no influence on ERP data.

Control Experiment. The control experiment consisted of a simple detection task for which we used the same set of template stimuli as in the main experiment, although all stimuli were completely irrelevant for the task (for an illustration see Fig. 7.1 B). Participants were required to detect a circle stimulus that suddenly appeared at a pseudo-random position of the screen during stimulus interval 2. Thus, for stimulus interval 1 we had exactly the same visual stimulation as in the main experiment. We compared ERPs to identical stimuli that only differed regarding the foveally presented „cue”. The control experiment was carried out within a separate EEG session, with the stimulus sequence counterbalanced across individuals. A subset of possible cue-stimulus combinations was grouped according to the three conditions of the main experiment. In one condition, RDP pairs (e.g. „blue static” and „grey moving-

rightwards”) were combined with a cue having the same attribute as one of the two RDPs (e.g. „blue”). In two other conditions, the cue was of a different color (e.g. „green”), or indicating the other dimension (e.g. an arrow pointing upward). The stimulus set consisted of four pre-defined pairs of RDPs, each of which being combined with the different attribute cues corresponding to the three stimulus conditions. Cue-stimulus combinations were additionally presented in a mirror-symmetrical version, resulting in a total of 360 trials. Following trial initiation by fixation and button press, the cue appeared in the centre of the screen and remained until trial end. With a delay of 1000 ms, RDPs were displayed for 400 ms. Separated by an ISI of  $900 \pm 100$  ms, the same stimuli were presented a second time, and 300 to 800 ms later (jittered in 50 ms steps) a circle appeared at one of the four corners of the screen (0.3 deg in diameter, 12.7 - 22.7 deg eccentricity). Participants were instructed to make speeded responses to the detection of the circle. Again, particularly fast responses were rewarded with a special auditory feedback. Only ERPs in response to the first stimulus presentation (which did not include any motor-related activity) entered the analysis.

#### *5.3.4 Electrophysiological Recording*

The EEG was recorded continuously from 25 Ag/AgCl electrodes (Fp1, Fp2, F7, F3, Fz, F4, F8, T7, C3, Cz, C4, T8, P7, P3, Pz, P4, P8, PO7, PO3, POz, PO4, PO8, O1, Oz, O2), digitized at a sampling rate of 500 Hz. Electrodes were placed on an elastic cap (EASYCAP GmbH, Germany) corresponding to the 10-20 system (American Electroencephalographic Society 1994). All electrodes were referenced to Cz during data acquisition and re-referenced off-line to the average of both mastoids. Impedances were kept below 10 k $\Omega$ . Eye-movements, such as blinks, were monitored with two differential electrodes above and below one eye. Electrophysiological signals were amplified using a Nihon Kohden system (Neurofax EEG-1100, Germany). During recordings, signals were bandpass-filtered between 0.5 and 120 Hz.

### 5.3.5 Data Analysis

Behavioral Data. Analysis of behavioral data included the computation of the percentage of correct responses (accuracy, hits) and RTs. Single mean RTs for correct responses were averaged across participants. Responses occurring within a minimum time period (main experiment: 200 ms after onset of target stimulus; control experiment: 150 ms after onset of the circle) were disregarded and counted as false alarms. Additionally, outliers were excluded by specifying an upper limit to the response window using the mean RT plus two standard deviations (SD) calculated individually for each participant and condition. Correct rejections as obtained from trials ending without target appearance did not enter further analysis.

Event-Related Potentials. EEG data were analysed using EEGLAB v10.2.5.6 toolbox (Delorme and Makeig 2004). ERPs were exclusively computed for template stimuli preceding the targets, taken from trials followed by a correct response. Averaged ERP waveforms were computed off-line over an epoch of 600 ms, starting 100 ms before stimulus onset. All ERPs were baseline-corrected, with the baseline taken from a 100 ms period prior to stimulus presentation. Epochs showing excessive muscle activity or amplitudes exceeding  $\pm 70 \mu\text{V}$  were rejected subsequent to a combined visual and automatic inspection. For visual presentation purposes only, a low-pass filter of 30 Hz was applied after averaging. In both the main and control experiment one data set was excluded from analysis due to incorrect spatial attentional orienting and large EEG artefacts, respectively. For the investigation of attentional effects within and outside the spatial focus, ERP data from the main experiment were divided into ipsi- and contralateral electrode locations relative to the attended target position.

Statistics. All statistical procedures were performed using PASW Statistics 18.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA). Behavioral data and ERP results were verified by using repeated measurement analyses of variance (ANOVAs) and post-hoc pairwise comparisons (t-tests). Whenever necessary, p-values were adjusted by

Greenhouse-Geisser corrections and the Bonferroni procedure. All effects are reported as significant at  $p < 0.05$ .

ANOVAs were conducted to test for differences in behavioral performance depending on the type of cue-template combination (control experiment), and the attended dimension and location (main experiment) followed by post-hoc comparisons.

For the statistical analysis of ERP data, epochs were divided into successive 10 ms intervals from 0 to 500 ms. Mean amplitudes were obtained for each experimental condition, participant, and electrode site by averaging the voltage over time within each 10 ms interval. Statistical analysis of the main experiment was performed separately on ipsi- and contralateral ERP data with the electrode pairs being pooled to form ROIs corresponding to six levels of anteriority (prefrontal - Fp: Fp1/2; central - C: C3/4, T7/8; parietal - P: P3/4, P7/8; parietooccipital - PO: PO3/4, PO7/8; occipital - O: O1/2). Series of ANOVAs were conducted to test for differences between experimental conditions (contralateral sites: „attribute-“, „dimension-“, and „non-attended“; ipsilateral sites: „dimension-“ and „non-attended“). Significant main effects were further examined using pairwise comparisons. To this end, data of each ROI were transformed into z-scores, using the mean and SD of the average ERP (0 - 500 ms). Based on these normalized ERP data, it was possible to directly compare attentional effects within and outside the spatial focus as well as between the two dimensions.

For the control experiment, medial electrode sites were pooled to form four regions-of-interest (ROIs) corresponding to different levels of anteriority (frontal - F: F3, Fz, F4; central - C: C3, Cz, C4; parietal - P: P3, Pz, P4; parietooccipital - PO: PO3, POz, PO4; occipital - O: O1, Oz, O2). ANOVAs with the factor „condition“ were carried out for the analysis of ERP mean amplitudes calculated for each time interval and ROI followed by post-hoc comparisons.



## 5.4 Results

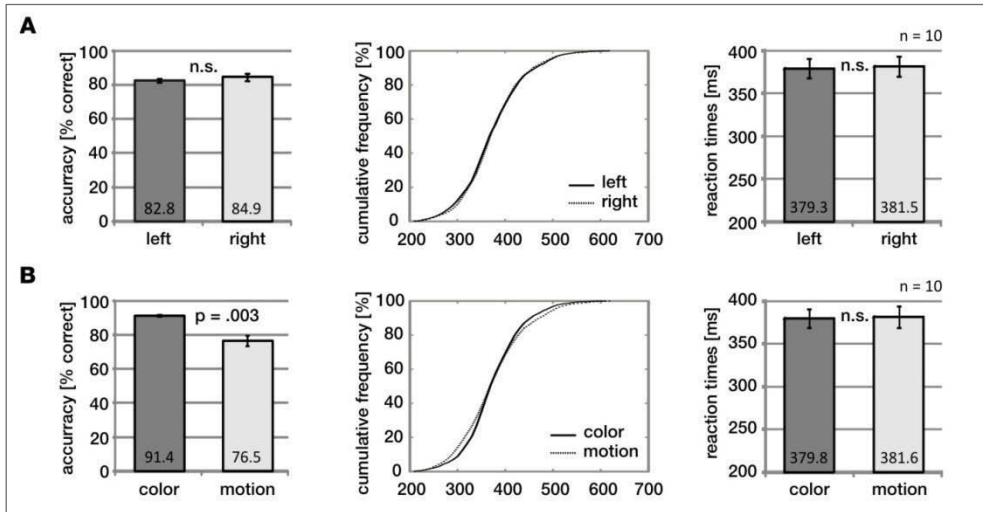
Overall behavioral performance of the delayed-match-to-sample task was very well (Figure 7.3). Two-way ANOVAs with the factors location and dimension were conducted to evaluate accuracy (83.9%) and RT data (mean: 380.6 ms). Accuracy was not affected by the type of target location ( $F(1, 9) = 3.3, p = .11$ ) although it seemed slightly easier to detect a specific color hue than a particular motion direction ( $F(1, 9) = 16.5, p = .03$ ). RTs showed no differences depending on the location ( $F(1, 9) = 0.5, p = .49$ ) and defining feature dimension ( $F(1, 9) = 1.0, p = .34$ ) of the attended target RDP. The interaction between the attended location and dimension was statistically not significant for both accuracy ( $F(1, 9) = 1.3, p = .28$ ) and RTs ( $F(1, 9) = 0.3, p = .59$ ).

ERP time-window analysis for color- and motion-attended trials was conducted in the time range between 160 and 280 ms relative to stimulus onset. Electrophysiological data were sorted with respect to the relative electrode position (ipsi- and contralateral to the attended location). Grand average ERP waveforms are illustrated in Figures 5.4 and 5.5 for color-attended and motion-attended trials, respectively.  $F$ -statistics are presented in Table 5.2.

### 5.4.1 FBA effects on color processing

ERP results provided evidence for both *attribute-* and *dimension-specific* FBA processes when participants attended a particular color hue.

The processing of color-defined RDPs outside the spatial focus differed significantly depending on the attended attribute (Figure 5.4 A). The series of ANOVAs indicated differences in ERP mean amplitude within the window of the SN component at posterior and frontal electrode sites (O: 180 - 320 ms,  $F(2,18) = 4.76 - 27.03, p < .02$ ; PO: 170 - 320 ms,  $F(2,18) = 5.96 - 35.28, p < .01$ ; P: 160 - 320 ms,  $F(2,18) = 3.88 - 39.06, p < .01$ ; F: 190 - 250 ms,  $F(1 - 2,12 - 18) = 3.76 - 15.19, p < .05$ ; Fp: 160 - 170, 190 - 200, 220 - 260 ms:  $F(1 - 2,11-18) = 3.83 - 8.52, p < .05$ ). Post-hoc pairwise comparisons revealed a significantly more pronounced SN amplitude when the unattended RDP and the cue shared the same color compared to a different color. We quantified the strength of this



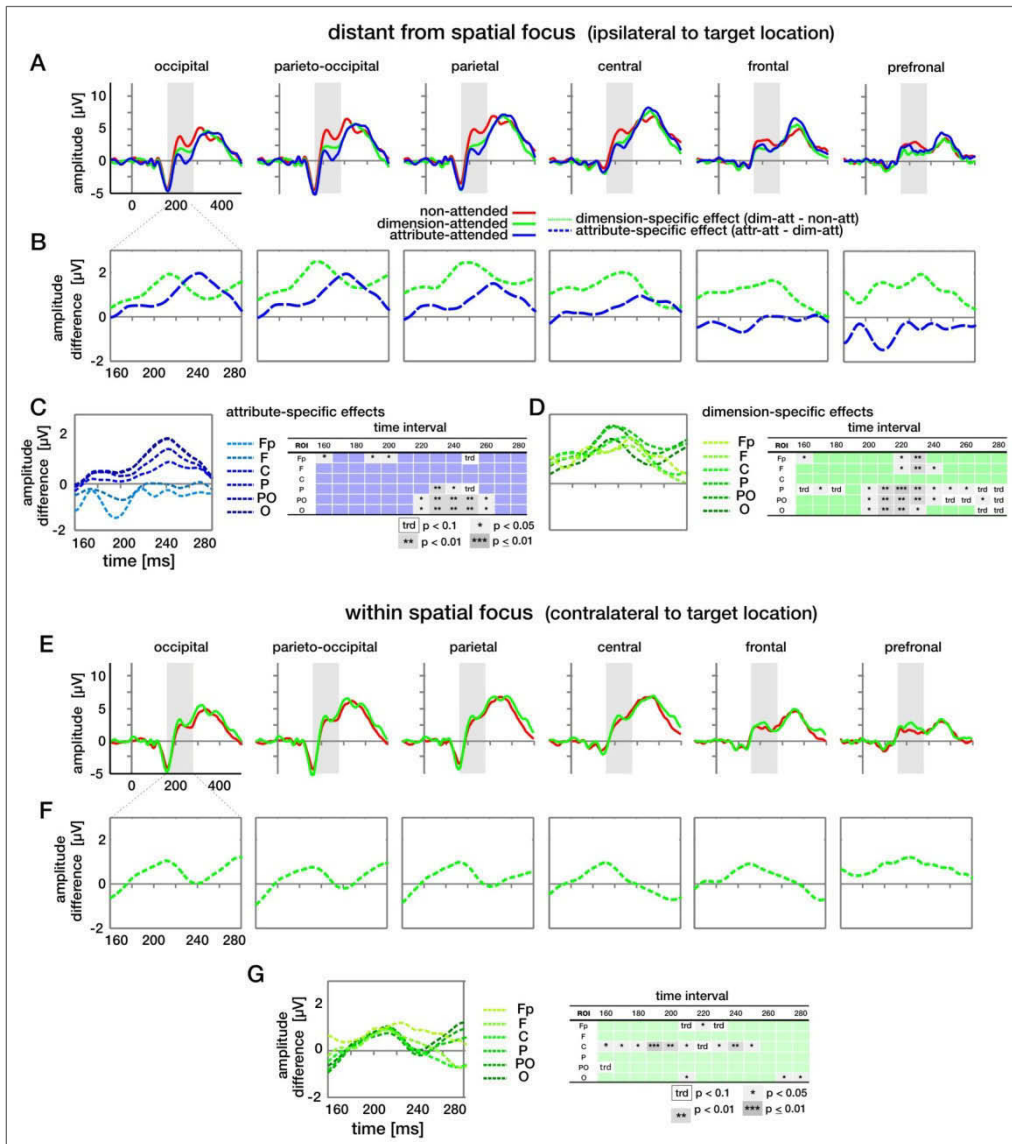
**Figure 5.3 – Behavioral data.** Accuracy and RTs for the main experiment showing the dependency on target location and dimension. The left column presents mean accuracy (percent correct responses). RTs are depicted as cumulative frequencies (middle column), and as mean values (left column). Error bars represent standard errors in this and the following figures.

*attribute-specific* FBA effect across all ROIs by using difference waveforms (*attribute-attended* minus *dimension-attended*). Amplitude differences were most evident at occipital electrode sites reaching significance at 220 ms following stimulus onset and lasting for a time window of 50 ms (O, PO: 220 - 270 ms; P: 230 - 270 ms;  $p < .04$  for all comparisons). The effect size of the *attribute-specific* SN modulation showed a gradual reduction towards central and frontal positions (Figure 5.4 B, C). On the contrary, RDPs defined by a motion-direction, i.e. by an attribute assigned to the task-irrelevant feature dimension, evoked a more positive SN amplitude compared to RDPs of an unattended color hue (Figure 5.4 B, D). These additional *dimension-specific* amplitude differences were more pronounced than the *attribute-specific* effects and showed a more widespread distribution arising as early as 200 ms following stimulus onset (O: 200 - 240 ms;  $p < .04$ ; Fp: 220 - 240 ms,  $p < .04$ ; PO: 200 - 250, 300 - 320 ms,  $p < .05$ ; P: 200 - 270 ms,  $p < .05$ ; F: 220 - 250 ms,  $p < .03$ ). Hence, when directing attention towards a color hue, the processing of stimulus

features outside the spatial focus differed in a global manner depending on both *attribute-specific* and *dimension-specific* components.

Inside the spatial focus of attention, the analysis of FBA modulations had to be restricted to *dimension-specific* effects since RDPs that matched the cued attribute were in fact the targets participants had to detect and were accompanied by a (preparatory) motor response. *Dimension-specific* effects at the spatially attended location were less pronounced than those at the spatially unattended location. Compared to RDPs defined by a motion direction, color-defined RDPs not sharing the attended color hue evoked a slightly more positive SN amplitude (Figure 5.4 E). Pairwise comparisons revealed significant differences in SN amplitude being mainly visible at central electrode positions (O: 210 - 220, 270 - 290 ms,  $p < .05$ ; C: 160 - 220, 230 - 260 ms,  $p < .04$ ; Fp: 220 - 230 ms,  $p = .04$ ; Figure 5.4 F, G). Objects not sharing the cued feature attribute were processed differently dependent on the task relevance of their assigned dimension. The *dimension-specific* FBA effect thus was also visible for objects within the spatial focus.

**Figure 5.4 – Grand average ERP data for color-attended trials.** Electrophysiological data of ipsilateral (**A - D**) and contralateral electrodes (**E - G**). Experimental conditions were defined by the relationship between the feature attribute of the target RDP and the attribute cue (“attribute-attended”, “dimension-attended”, and “non-attended”). Inside the spatial focus of attention, the analysis of contralateral ERPs was restricted to *dimension-specific* FBA effects (see Methods). (**A, E**) ERPs were averaged over 5 ROIs ranging from occipital to frontal electrodes. Gray shaded areas represent

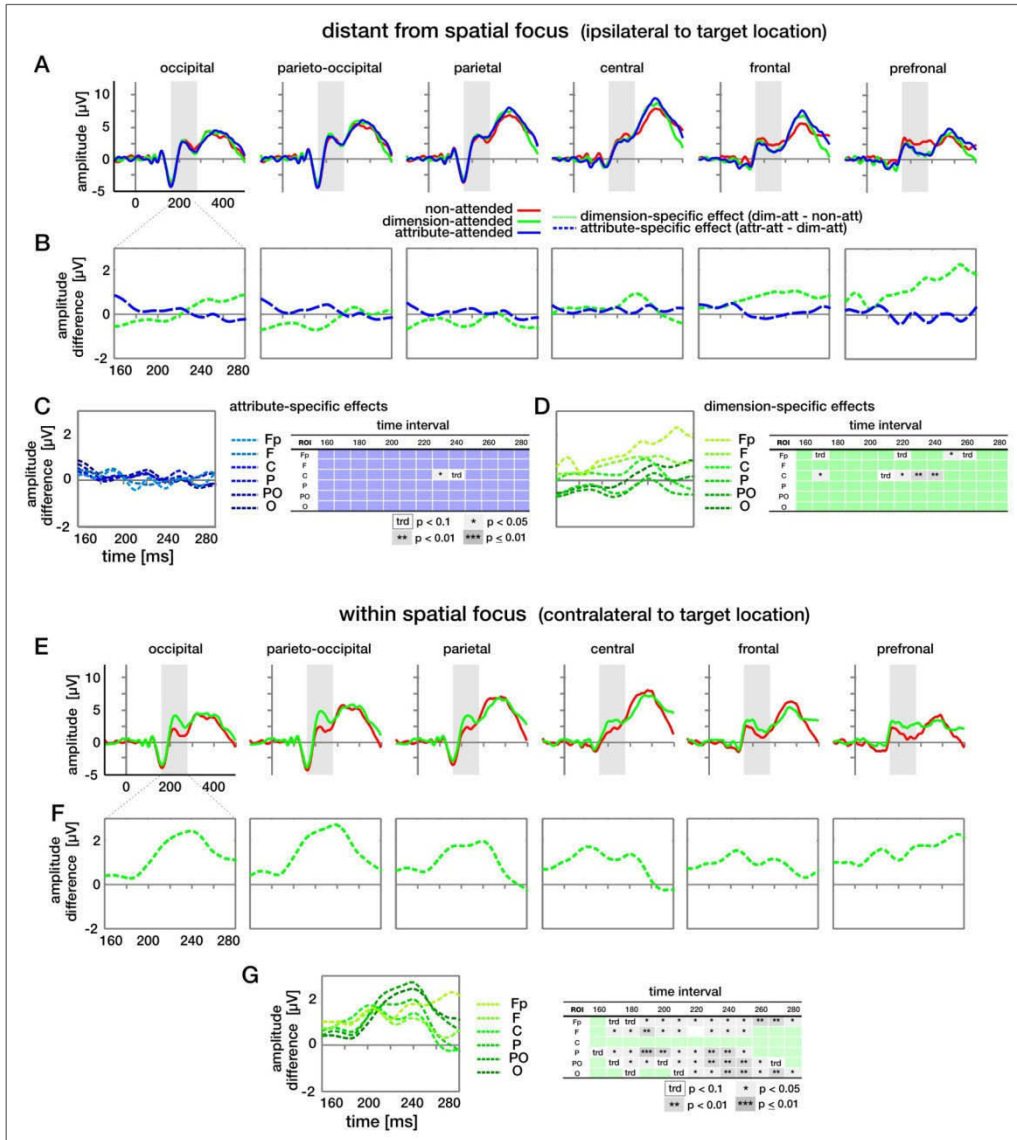


the time window of the SN component. **(B, F)** Difference waveforms for the *dimension-specific* (green) and *attribute-specific* FBA effect (blue) are shown for all 5 anteriorities within the time window of the SN component (180 - 260 ms). **(C, D, G)** Superimposed difference waveforms for both FBA effects are plotted to illustrate spatiotemporal characteristics. Additionally, statistical details for each analyzed time interval are depicted in separate tables. Positivity is plotted upwards in this and the following figures.

#### 5.4.2 FBA effects on motion processing

ERP data elicited by motion-attended trials also revealed the presence of two distinct FBA processes, although the activation pattern differed from trials in which color was the attended dimension.

When participants were cued with a particular motion direction, the processing of objects at the unattended location was less influenced by attribute- and *dimension-specific* FBA effects (Figure 5.5 A). ANOVAs displayed significant differences in SN amplitude being limited to frontal and central ROIs (C: 170 - 260 ms,  $F(1 - 2, 11 - 18) = 4.04 - 28.72$ ,  $p < .04$ ; Fp: 250 - 270, 280 - 290, 300 - 310 ms,  $F(2, 18) = 4.16 - 4.56$ ,  $p < .04$ ). As revealed by post-hoc pairwise comparisons, we found only weak *attribute-specific* modulations (Figure 5.5 B, C). RDPs defined by the attended motion direction evoked ERPs which were hardly distinguishable from those elicited by RDPs of a different motion direction and only reached a significant difference for central sites within a single time interval (230 - 240 ms;  $p = .01$ ). The *dimension-specific* influence showed a stronger effect size and appeared earlier than the attribute-specific SN modulation. RDPs presented with an ignored feature attribute evoked ERPs which differed depending on the attribute's assignment to either the relevant or irrelevant dimension (Figure 5.5 B, D). A more pronounced SN amplitude was measured for the presence of a RDP defined by another motion direction compared to color-defined RDPs and revealed significant differences at central and frontal sites (C: 170 - 180, 220 - 250 ms,  $p < .04$ ; Fp: 250 - 260 ms,  $p = .04$ ). Pairwise comparisons revealed a significantly more negative SN amplitude when the spatially attended RDP was defined by color, the task-irrelevant dimension, compared to RDPs presented with an uncued motion direction. The *dimension-specific* modulation was visible at all electrodes arising at 170 ms after stimulus onset (O: 220 - 290 ms,  $p < .04$ ; PO: 180 - 270 ms,  $p < .05$ ; P: 170 - 260 ms,  $p < .05$ ; F: 170 - 220, 230 - 260 ms,  $p < .03$ ; Fp: 190 - 290 ms,  $p < .05$ ). Compared to RDPs distant from the spatial focus, the effect orienting to the opposite direction similar to the ERP results revealed by color-attended trials (Figure 5.5 F, G).



**Figure 5.5 – Grand average ERP data for FBA towards motion directions.** ERP waveforms in response to the RDP outside (ipsilateral to target location; **A - D**), and inside the spatial focus (contralateral to target location; **E - G**). (**A, E**) Averaged ERPs for 5 ROIs ranging from occipital to frontal electrodes. Gray shaded areas represent the time window of the SN component. (**B, F**) Difference waveforms within the SN time window (180 - 260 ms) for *dimension-specific* (green) and *attribute-specific* FBA effects (blue) for all anteriorities. (**C, D, G**) Super-imposed difference waveforms for both FBA effects are plotted illustrating their spatiotemporal characteristics. Statistical details for each time interval analyzed are depicted in separate tables.

**Table 5.2 –  $F$ -statistics resulting from series of ANOVAS across experimental conditions.**  $F$ - and  $p$ -values for the analysis of **(A)** color-attended and **(B)** motion-attended trials with significant and near-to significant differences in ERP amplitude are depicted for successive 10 ms intervals between 160 ms and 260 ms following stimulus onset.

ROI values		time interval													
		160-170	170-180	180-190	190-200	200-210	210-220	220-230	230-240	240-250	250-260	260-270	270-280	280-290	
<b>A</b>	color-attended trials	Fp	df	2.18			2.18		2.18	1.11	2.18	2.18	2.18		
		F	7.45			5.31		3.11	8.18	8.52	5.45	3.83			
		p	.004			.015		.069	.012	.002	.014	.041			
	F	df	2.18	2.18		2.18	2.18	2.18	2.18	1.12	2.18				
		F	3.12	3.48		3.76	4.64	4.88	14.19	15.19	10.10				
		p	.069	.053		.043	.024	.020	.000	.001	.001				
	C	df													
		F													
		p													
	P	df	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	
		F	4.56	7.33	8.07	7.26	13.32	24.71	39.06	32.92	26.05	18.21	17.08	8.27	5.47
		p	.025	.005	.003	.005	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.003	.014
PO	df	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18		
	F	2.80	5.96	8.08	7.97	16.93	31.10	35.28	32.46	26.31	23.13	20.93	11.14	7.28	
	p	.088	.010	.003	.003	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.001	.005	
O	df		2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18		
	F		3.35	4.76	5.81	11.92	23.38	24.77	27.03	20.64	18.75	18.70	10.41	7.38	
	p		.058	.022	.011	.001	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.001	.005	
<b>B</b>	motion-attended trials	Fp	df								2.18	2.18	2.18	2.18	
		F									2.72	4.56	4.16	2.68	4.44
		p									.093	.025	.033	.096	.027
	F	df										2.18			
		F										3.48			
		p										.053			
	C	df	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	2.18	1.11	2.18	2.18			
		F	3.23	6.72	4.04	4.18	5.75	10.15	15.17	28.72	16.05	5.05			
		p	.063	.007	.036	.032	.012	.001	.000	.000	.000	.018			
	P	df													
		F													
		p													
PO	df														
	F														
	p														
O	df														
	F														
	p														

p < .1    p < .05    p < .01    p ≤ .01

### 5.4.3 Differences of FBA effects between color and motion processing

In order to precisely compare attentional effects between color- and motion-attended trials, differences in SN mean amplitudes for *attribute-specific* and *dimension-specific* FBA effects were normalized and statistically analyzed using pairwise comparisons.

Away from the spatial focus, *attribute-specific* modulations were more pronounced when color was the attended dimension. These differences reached significance at occipital and frontal electrodes in a time range of 180 and 230 ms following stimulus onset (O: 180 - 200, 280 - 290 ms,  $p < .05$ ; F: 220 - 250 ms,

$p < .02$ ; Fp: 220 - 230,  $p = .02$ ). The *dimension-specific* modulation differed slightly between color- and motion-attended trials and showed a slightly stronger effect size when attention was oriented to single color hues. This difference was significant for a short period of time at occipital and frontal sites (O: 250 - 270 ms,  $p < .05$ ; F: 180 - 190 ms,  $p = .04$ ).

In contrast, within the spatial focus, the processing of motion-defined RDPs appeared to be significantly stronger influenced by a *dimension-specific* attentional modulation which was particularly visible at posterior electrodes (O: 190 - 200, 230 - 260 ms,  $p < .05$ ; PO: 190 - 200, 230 - 260 ms,  $p < .04$ ; P: 240 - 250 ms,  $p = .04$ ).

#### 5.4.4 Differences of dimension-specific FBA effects depending on the spatial focus

We furthermore compared effect sizes of *dimension-specific* FBA processes between the cued and uncued location using normalized differences in mean amplitude.

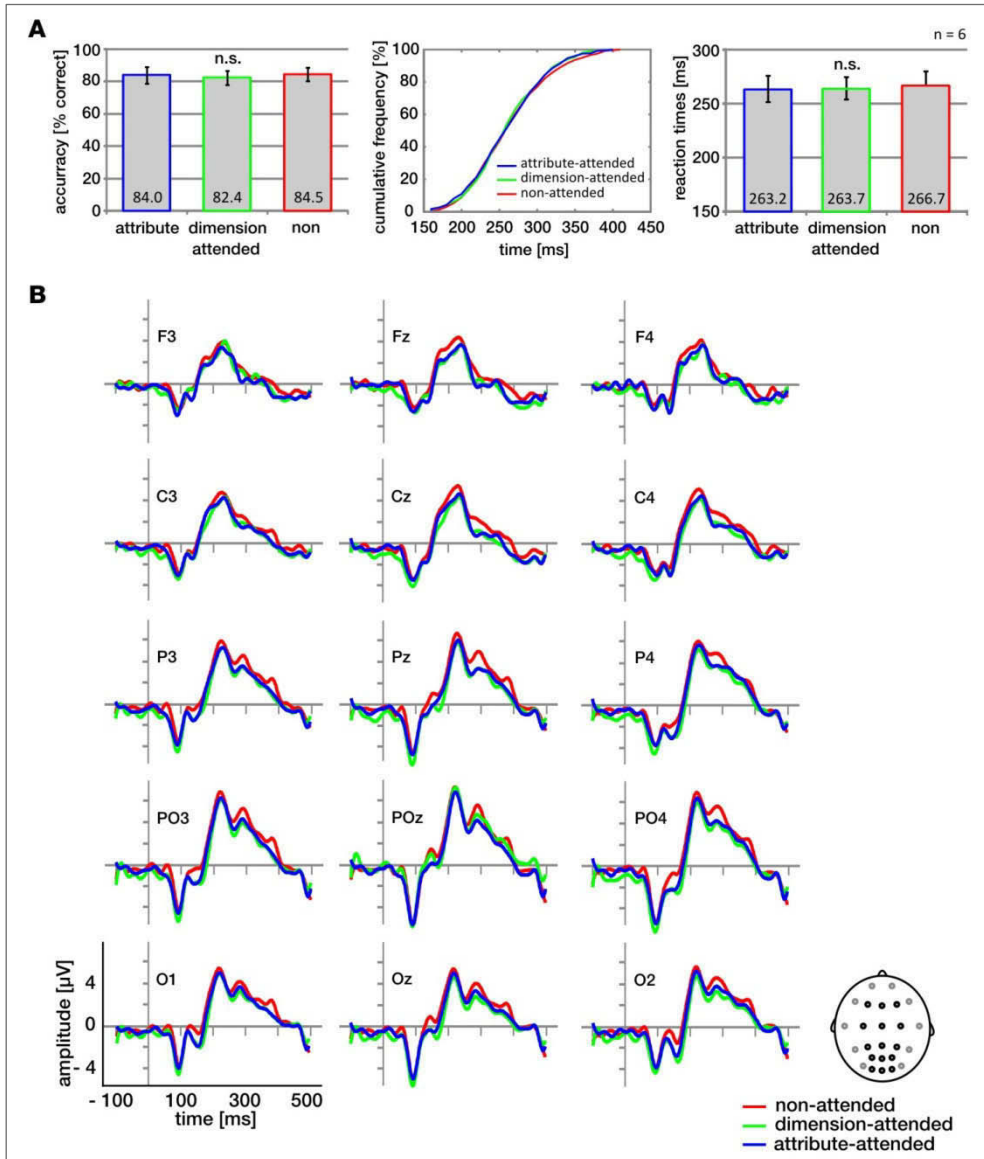
For color-attended trials, *dimension-specific* differences in SN amplitude were significantly more pronounced for objects outside the spatial focus (Fp: 200 - 240 ms,  $p < .05$ ; C: 220 - 230 ms,  $p = .01$ ; P: 210 - 240, 290 - 320 ms,  $p < .04$ ; PO: 210 - 240, 250 - 260, 290 - 320 ms,  $p < .04$ ).

This runs contrary to trials in which participants attended a particular direction of motion. Here, *dimension-specific* effect sizes were slightly more pronounced for the processing of spatially attended RDPs, visible at central electrode sites (C: 160 - 180 ms,  $p < .05$ ).

#### 5.4.5 Control Experiment

Participants performed the detection task with a mean accuracy of 83.6% and a mean RT of 264.5 ms. A one-way ANOVA tested for differences in behavioral data dependent on three cue types (*attribute-attended*, *dimension-attended*, and *non-attended*) presented with an identical set of template stimuli. Both accuracy ( $F(2, 10) = 0.53$ ,  $p = .60$ ) and RTs ( $F(2, 10) = 0.91$ ,  $p = .44$ ) were unaffected by the passive viewing of a subset of all possible cue-template combinations (Figure 5.6 A).





**Figure 5.6 – Behavioral and ERP data for the control experiment. (A)** Behavioral data for the detection of a small circle presented after passive viewing of template stimuli. Data show the responses to the three cue-template combinations, as corresponding to the experimental conditions of the main experiment. Mean accuracy values are presented on the left. RTs are shown as cumulative frequencies (middle) and mean values (right). **(B)** Grand average ERP waveforms for 15 analyzed electrode sites and the three experimental conditions.

Passive viewing of the RDP pairs decreased ERP component latencies. Mean amplitudes were analyzed within a time window of 40 and 300 ms relative to stimulus onset which enclosed the P1, N1, P2, and P3 components. The combination of RDPs with different types of cues had minimal impact on ERP data. These effects were shown at a subset of electrodes and corresponded to the P1 and P3 component (Figure 5.6 B). Series of ANOVAs only revealed a significant effect for an early time period of 20 ms for central electrode sites (40 - 60 ms:  $F(2, 10) = 4.67 - 5.56$ ,  $p < .04$ ), and for a late 30 ms-interval at parietooccipital and occipital sites (PO: 260 - 280 ms:  $F(2, 10) = 4.38 - 4.84$ ,  $p < 0.5$ ; O: 270 - 290 ms:  $F(2, 10) = 4.18 - 4.19$ ,  $p = .048$ ). As revealed by post-hoc pairwise comparisons, these effects were due to differences in mean amplitude corresponding to a *dimension-specific* ERP modulation which was limited to a time interval of 10 ms at central electrode sites (50 - 60 ms:  $p = .02$ ).

## 5.5 Discussion

We used ERPs to compare temporal dynamics underlying the processing of color- and motion-defined objects whilst modulating two different FBA processes. The experimental design allowed for the analysis of attentional processes within and outside the focus of spatial attention. Task performance affirmed the correct orienting of selective attention towards the cued dimension and location. As ensured by the control experiment, any differences in ERP responses could not be explained by physical differences between stimulus sets.

Attentional selection induced a graduation of SN amplitude depending on the degree of correspondence between the attribute cue and the analyzed RDP. We previously provided evidence that FBA comprises an *attribute-specific* and a *dimension-specific* process both acting in a globally effective way (Gledhill et al. submitted). While the *attribute-specific* process enabled the discrimination of feature attributes within the task-relevant dimension, the *dimension-specific* process was likewise acting in a global way and enhanced the processing of non-target attributes assigned to the relevant dimension. Here, we demonstrate that the presence of two distinct FBA components is visible for the dimensions of both color and motion. However, effect sizes differed between the two dimensions.

After normalization of ERP amplitude data, attentional effects on the processing of color- and motion-defined objects still showed differences in SN amplitude and effect size. Color hues and motion directions are not necessarily being processed in exactly the same manner. As confirmed by various imaging studies in humans, motion is prominently processed within the dorsal pathway (Saenz et al. 2002; Zeki et al. 1991; Tootell et al. 1995; O'Craven et al. 1997; Kourtzi and Kanwisher 2000) while the processing of color features is mainly located within the ventral visual pathway (Hadjikhani et al. 1998; Bartels and Zeki 2000; McKeefry and Zeki 1997). ERP studies also revealed that the selection of color hues and motion directions varies in scalp distribution (e.g. Anllo-Vento and Hillyard 1996). Furthermore, the presentation of color- and motion-defined objects of unequal saliency could have affected our ERP data. Indeed, despite a similar task accuracy, the detection of color hues was faster compared to those of motion directions ( $p = .03$ ).

The lower detection saliency for motion directions as well as different neuronal generators for color and motion processing could have had a strong effect on the activation level and effect sizes of color- and motion-specific ERP modulations. However, they would not have been sufficient to explain our results. FBA processes evoked activation patterns which were differently affected by the focus of spatial attention showing a reversed effect between the dimensions of color and motion. At the spatially unattended location, both FBA effects were more pronounced when color was the attended dimension. In contrast, within the attentional focus, a stronger *dimension-specific* SN modulation was observed for motion-defined objects. Could spatial attention have had a different effect on color and motion processing? FBA is supposed to be unaffected by spatial attention (e.g. Treue and Martinez-Trujillo 2007), but according to our results, effect sizes might possibly differ depending on the spatial focus and moreover on the attended feature dimension.

Attention automatically shifts to salient targets (e.g. Nothdurft 2002) and motion-defined elements appear to capture attention even at locations distant from the spatial focus (Hillstrom and Yantis 1994; Franconeri and Simons 2003; Rauschenberger 2003; Stoppel et al. 2007a). This special property of the motion feature is discussed with a higher biological relevance of moving stimuli in the

visual world (Stoppel et al. 2007b). In contrast, the discrimination of specific color hues might be easier within the focus of attention with its accuracy decreasing towards the visual periphery. Color is known to be perceived categorically (Bornstein and Korda 1984; Pilling et al. 2003; Daoutis et al. 2006; Holmes et al. 2009) which might facilitate the detection of color hues compared to motion directions especially at the attended location. When participants awaited the appearance of a colored target, discrimination of color hues outside the attentional focus might be more difficult resulting in a greater *attribute-specific* modulation of the SN component. In addition, more salient motion features needed to be suppressed while focusing on color information as the task-relevant dimension leading to a stronger *dimension-specific* effect at peripheral locations. The opposite might be true when attending to a particular motion direction. Distant from the spatial focus, *dimension-specific effects* were more pronounced when motion was the task-relevant dimension. Here, the stronger saliency of color information might interfere with the discrimination of motion-defined objects leading to an impaired task performance and greater FBA-specific SN modulations for motion-attended trials. In contrast, color discrimination might be facilitated as color hues are being categorized easier compared to motion directions leading to smaller *dimension-specific* effects.

In summary, our ERP results illustrate the existence of two distinct FBA processes being active for the processing of color and motion features. Besides the *attribute-specific* FBA process which has been reported previously to be present throughout the visual field (Anllo-Vento and Hillyard 1996; Zhang and Luck 2009; Stoppel et al. 2012; Gledhill et al. submitted), a *dimension-specific* FBA component was detected likewise acting in a global way and enhancing non-target feature attributes of the task-relevant dimension. Effect sizes of both FBA processes seemed to be strongly influenced by the attended dimension and the focus of spatial attention in order to optimize behavioral performance. Our results thus question the assumption of an entirely spatially-independent nature of FBA. Further analysis will be necessary to identify the neural sources involved in both FBA mechanisms in order to explain these remarkable activity patterns in more detail.



# Kapitel 6

## Neural correlates of categorical perception of color

Daniela Gledhill<sup>1</sup>, Anna Franklin<sup>2</sup>, Manfred Fahle<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> Center for Cognitive Science, Department of Human Neurobiology, University of Bremen, Germany

<sup>2</sup> Department of Psychology, University Faculty of Arts and Human Sciences, University of Surrey, United Kingdom

<sup>3</sup> The Henry Wellcome Laboratories for Vision Sciences, Department of Optometry & Visual Science, City University, United Kingdom

---

### 6.1 Abstract

Discrimination of two colors is faster / more accurate when colors are from different categories (between-category) than from the same category (within-category), even when chromatic difference is equated (e.g. Bornstein and Korda 1984). We investigated the neural correlates of this “categorical perception” (CP) of color using fMRI, whilst also assessing the role of top-down processing. Color CP was measured using a 1-back task with stimuli varying in color (within- or between-category) and shape, with judgments made about color or shape. FMRI analysis revealed correlates of color category effects in language related brain regions as well as primary visual cortex. Whether or not a judgment about color was made, strongly affected the manifestation of the category effect. The study provides first evidence that primary visual cortex is sensitive to the categorical status of colors, and also strongly suggests that top-down processes modulate categorical processing of color.

## 6.2 Introduction

Colors vary not only along physical (wavelength, luminance) and perceptual (hue, saturation, lightness) dimensions, but also in their categorical membership (e.g., red, green, blue). There is converging evidence that the categorical status of color affects color perception and cognition. One example of this is the phenomenon of *categorical perception* (CP) of color. The signature of color CP is faster or more accurate discrimination of two colors from adjacent categories (*between-category*) than from the same category (*within-category*), even when *between-* and *within-category* chromatic difference is equated (Bornstein and Korda 1984). For example, deciding whether two stimuli are the same or different, or searching for a target amongst distractors, is more accurate/faster when chromatic stimuli are *between-* than *within-category* (e.g. Pilling et al. 2003; Gilbert et al. 2005).

Although the network of brain areas involved in chromatic discrimination has been identified (e.g. Gulyás and Roland 1994; Beauchamp et al. 1999; Claeys et al. 2004), there is less certainty about the neural correlates of the categorical code for color. Behavioral studies using the visual half-field technique suggest that color category effects are stronger for the left hemisphere than the right hemisphere of the adult brain (e.g. Gilbert et al. 2005; Drivonikou et al. 2007). As language related brain regions are predominantly left hemisphere, this potentially suggests the greater involvement of language related brain regions for *between-* than *within-category* color discriminations. The disappearance of the LH category effect when verbal but not visual interference is added to the color task (Gilbert et al. 2005), and the onset of the LH category effect around the time that the relevant words for the categories are learnt (Franklin et al. 2008) both support this interpretation.

Language regions of the brain have also been implicated in two studies of categorical responding to color that used fMRI (Siok et al. 2009; Ikeda and Osaka 2007). The first study (Ikeda and Osaka 2007) used a 2 back task where participants had to identify whether the current stimulus was the same as the one presented two trials previously, where stimuli within a block were either *between-* or *within-category*. There was greater activation of language related brain areas (left inferior frontal gyrus, left inferior parietal lobule) for the detection of

*between-* than *within-category* color differences, yet greater activation of visuo-spatial areas (right inferior frontal gyrus) for the detection of *within-* than *between-category* color differences (Ikeda and Osaka 2007). However, as *between-category* color differences were over twice as large in perceptual color space than *within-category* color differences, it is possible that the size rather than the categorical nature of the chromatic difference led to the different patterns of activation. For the second fMRI investigation (Siok et al. 2009), *within-* and *between-category* chromatic differences were roughly equated. Categorical effects were tested for using a visual search task where participants were required to indicate whether a target (chromatically different to the distractors) was in the left or right visual field (L/RVF). For RVF targets, activation was greater and the haemodynamic response was faster in language regions (LH posterior temporoparietal region, middle temporal gyrus and inferior prefrontal cortex) when targets and distractors were *between-* than *within-category*, and this was also accompanied by stronger activation of early color regions (V2/V3). However, there were no *between-* and *within-category* differences in activation or speed of haemodynamic response for any of these regions when targets were in the LVF, unless a less stringent analysis threshold was used. Siok et al. tentatively suggested that language regions of the brain modulate activity of the visual cortex in a top-down manner, leading to the categorical effects seen in color CP.

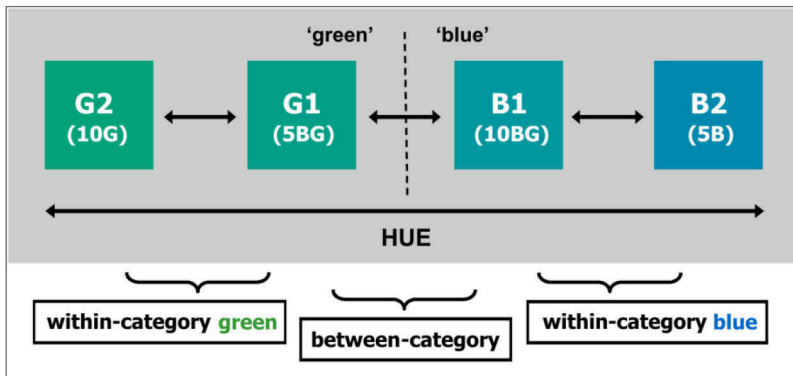
Studies that have used the Event-Related Potential (ERP) technique have also identified the involvement of early stages of perceptual processing (Holmes et al. 2009; Fonteneau and Davidoff 2007). For example, on a visual oddball task where participants were required to attend to the deviant color, category effects (earlier or more enhanced ERP components for *between-* than *within-category* chromatic differences) were found from 90 ms post stimulus onset (Holmes et al. 2009). Color category effects from 160 ms post stimulus onset have also been revealed on a visual oddball task where participants were required to detect infrequent cartoon characters embedded within the color stimulus presentations, rather than making a judgment about the deviant color (Fonteneau and Davidoff 2007). Therefore, early category effects also appear to be found on an implicit task where color is task irrelevant and no explicit judgment about the deviant color is required. These early ERP category effects



have been interpreted by some as evidence that the categorical code for color is detected at sites within the visual cortex (Fonteneau and Davidoff 2007).

Both of these ERP studies found no evidence for a LH bias in color CP, although a third ERP study did find a category effect for the LH but not the RH for an ERP component (N2pc) associated with visual search (Liu et al. 2009). Fonteneau and Davidoff (2007) attribute the lack of a LH bias in color CP in their own study to the use of an ‘implicit’ task where color is task irrelevant and a judgment about a feature other than color is required. They argue that colors are less likely to be labelled on this task than on a task where an explicit judgement involving color is required due to the need for attention to be diverted to the non-color feature. If the lack of the LH bias in color CP on their task is really due to the lack of on-line verbal labelling, and the early category effect in their study is indeed due to greater *between-* than *within-category* activation at sites within the visual cortex (as they argue), then their findings could provide evidence that there is a categorical code for color within the visual cortex independent of top-down modulation from on-line verbal color codes.

The current investigation further investigates the neural correlates of categorical color perception using fMRI. We investigate the neural correlates of categorical color perception when color is task relevant and participants are required to make judgments about the chromatic differences (e.g. Siok et al. 2009), as well as when color is task irrelevant and participants are required to judge a feature other than color (e.g. Fonteneau and Davidoff 2007). First, we aim to provide converging evidence that there is greater activation for *between-* than *within-category* chromatic difference in language related brain regions and regions of visual cortex (e.g. Siok et al. 2009). Second, we aim to establish whether the involvement of visual cortex and language related brain regions is affected by whether participants are required make an explicit judgment about the chromatic difference or not. If categorical color perception is due to language regions of the brain modulating visual cortex through top-down mechanisms as Siok et al. suggest, then we may expect category effects to be weaker in these regions when color is task irrelevant and a judgment about another stimulus dimension is required, as under these conditions there would be less opportunity for on-line verbal labelling of color. However, according to



**Figure 6.1** – Stimulus pairs for the *between-category* condition and the two *within-category* conditions. The arrows represent the identical perceptual distance between adjacent stimuli (5 Munsell hue units). The dashed line shows the intended blue-green linguistic boundary.

Fonteneau and Davidoff's account, we should still find a category effect at regions of visual cortex, even when a judgment about color is not made and the possibility of top-down modulation from language areas is reduced.

The current investigation used a variant of the n-back working memory task (similar to Ikeda and Osaka 2007) where participants judged whether a briefly presented stimulus was identical to or different from the preceding one. Blocks of stimuli contained either *between-category* (blue1 and green1) or *within-category* (green1 and green2 or blue1 and blue2) color change (see Figure 6.1). The size of hue change for *within-* and *between-category* conditions was equated using the Munsell color space metric, and stimuli were constant in lightness and saturation. In addition to the color change within a block, there was also a change in shape (square / rhombus). Participants were either instructed to judge to the change in color or the change in shape. This allowed an assessment of the neural correlates of color category effects when attention to the color change was required ('color judgment' condition), and when attention to color was not required ('shape judgment' condition). Note, the stimuli were the same in both conditions. To confirm that the task was suitable for the investigation of color category effects, the task was first performed outside of the scanner whilst reaction time and accuracy were recorded. We expected faster or more accurate

judgments for between- than within-category blocks. The task was then performed whilst brain activation was recorded using fMRI.

Analysis of BOLD response focused on language related brain regions as well as regions of visual cortex. The language regions analysed were the left superior temporal gyrus (BA 22), left inferior parietal lobule (BA 40), left superior temporal gyrus, left inferior frontal gyrus (BA 44/45), left middle temporal gyrus (BA 21), and the left prefrontal gyrus (BA 47). Previous research has established that these regions are involved in the processing of color language (e.g. Tan et al. 2008) and the two previous fMRI investigations of color categorical perception found greater activation in these regions for *between-* than *within-category* chromatic differences that were attended (Siok et al. 2009; Ikeda and Osaka 2007). An additional language area in the left posterior inferior temporal lobe (BA 37) was included in the analysis as naming-specific activations have been reported for this region (Moore and Price 1999). Analysis of the visual cortex focused on the lingual gyrus and the posterior fusiform gyrus, corresponding to area V4 (Bartels and Zeki 2000), as well as V2, V3 and the primary visual area V1. We analysed these regions in both left and right hemisphere.

## 6.3 Materials and Methods

### 6.3.1 Participants

Ten students (6 women) from the University of Bremen with a mean age of 25.1 (SD=2.7) took part in the experiment. All participants were native German speakers, right-handed according to the Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield 1971), had normal or corrected-to-normal visual acuity, and passed the City University Color Vision Test (Fletcher 1980) (Fletcher 1980), which tested for deficiencies in color vision. All gave written consent and were paid for their participation. Two data sets were excluded from the analysis as performance was at ceiling or at chance level.

### 6.3.2 Apparatus and Set-up

For the initial behavioral testing, stimuli were rendered on a calibrated 21inch EIZO CRT monitor controlled by a workstation (AMD Athlon, NVIDIA GeForce4 graphics card), and verified with a Minolta CRT (CA 100) chroma meter. For the second session in the scanner, visual stimulation was generated on a laptop (Sony Vario PCG-GRX, Mobility Radeon 7500 graphics card) and was back projected via a projector (DLA-G15E with  $1280 \times 1024$  pixel, 75 Hz) on a flat, semicircular screen with a size of around  $34 \times 24$  cm located in the core of the scanner. Subjects viewed the stimuli through a mirror attached to the head coil. The chromaticity co-ordinates were calibrated using a mirror arrangement which enabled the measurement of the projected stimuli with the chroma meter in a non-magnetic side room of the scanner (Table 6.1). A viewing distance of approximately 42 cm, identical display settings (75 Hz,  $1280 \times 1024$  pixel resolution), and darkened surroundings were provided for both setups.

### 6.3.3 Stimuli

Four stimuli were taken from the blue-green region of Munsell color space with stimuli varying only in Munsell hue at constant Munsell chroma (8) and value (7)<sup>4</sup>. Adjacent stimuli were separated by 5 Munsell hue units, and the two central stimuli straddled the 7.5BG blue-green boundary (Bornstein & Monroe, 1980: see Figure 6.1). Adjacent stimuli were paired giving two within-category stimulus pairs and a *between-category* stimulus pair. An initial naming task where stimuli were presented individually on a gray background (12 trials each) verified the intended categorical membership of the stimuli, with 97.5% agreement. Two shapes of identical size were used as stimuli and presented centrally: square and

---

<sup>4</sup> The Munsell color system consists of three independent and perceptually uniform dimensions: Hue, Value (lightness) and Chroma (color purity) which can be represented cylindrically. The Hue dimension arranged as horizontal circles is specified by the abbreviations of the five principle hues: R (red), Y (yellow), G (green), B (blue) and P (purple), and combinations of them to describe intermediate hues. Value is arranged vertically along the color solid varying between 0 (black) and 10 (white). Chroma is located radially from the center of each slide with higher chroma corresponding to purer colors.

**Table 6.1** – Chromaticity coordinates (x,y, CIE, 1931) of the colored stimuli and the background. The reflectance (Y) for all was 43.06.

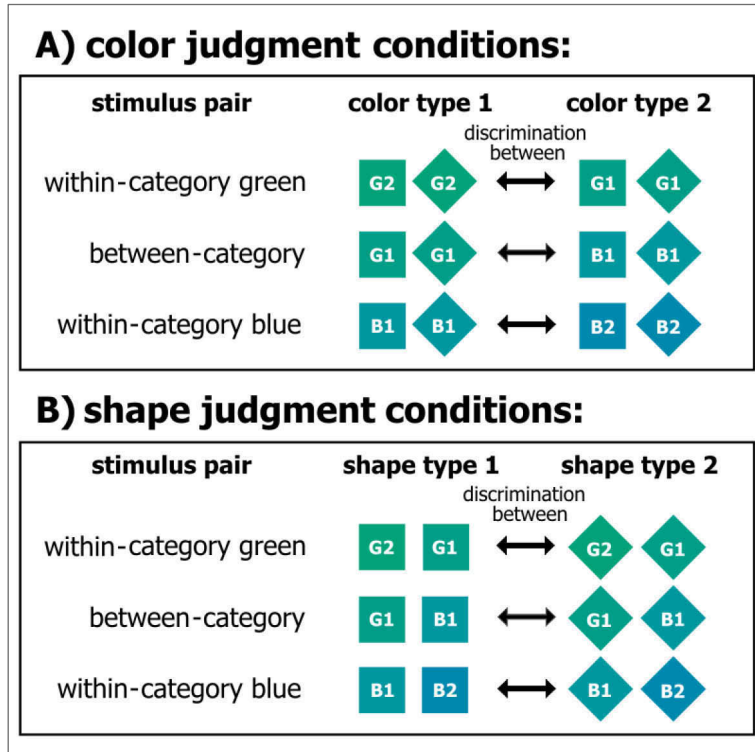
<b>Stimulus</b>	<b>x</b>	<b>y</b>
G1	0.2354	0.3335
G2	0.2513	0.3635
B1	0.2235	0.3014
B2	0.2204	0.2729
Background (gray)	0.33	0.33

rhombus (square rotated by  $45^\circ$ ), with a surface area of  $3600 \text{ mm}^2$ , and a visual angle of  $8.2^\circ$  at a viewing distance of 420 mm. CIE 1931 (Y,x,y) chromaticity co-ordinates (see Hunt 1987) were obtained for the four Munsell stimuli and the uniform gray background of identical luminance (see Table 6.1).

#### *6.3.4 Experimental design and procedure*

In this 1-back working memory task, participants had to judge whether the current stimulus feature was physically identical (same) or different from the previous one, and were instructed to make speeded responses. Decisions were indicated by pressing buttons, and MRI-compatible mouse devices for the measurements in the scanner, respectively (right, same; left, different). Participants were instructed to pay attention and make a judgement about one dimension of the visual stimulus, color or shape, specified at the beginning of each experimental block while ignoring the other dimension. In the color judgement condition, subjects had to focus on the color of the stimulus presented, and in the shape judgment condition they had to concentrate on the stimulus' shape. Hence, there were two conditions for each of the three stimulus-pairs, giving six experimental conditions (see Figure 6.2 for an overview). It is important to note that for each of the stimulus pairs, the color judgment condition and shape judgment condition were entirely identical, except for the focus on either color or shape.

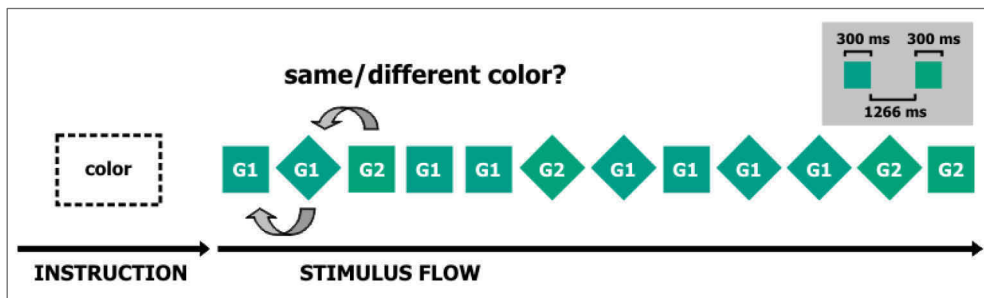
At the beginning of the experiment, participants performed a few training trials (3-4 min) to become familiarized with the task, using stimuli from another region of color space (pink-purple), with different shapes (horizontal and vertical rectangle). A block started with an interval of around 10 seconds where



**Figure 6.2** – Experimental conditions for the judgment of **(A)** color hues and **(B)** shapes contained identical sets of stimuli providing the same visual stimulation.

participants were informed about the feature they should attend to in the following trials by the presentation of the words “color” or “shape”. As the instruction interval contained as little information as possible it served as a resting condition as well. A stimulus sequence corresponding to one type of condition (~20 s) followed. Within one stimulus sequence 12 stimuli were presented for 300 ms each, separated by an interstimulus interval (ISI) of 1266 ms.

The ratio of different hue and shape types depended on the attended feature. For the color judgment blocks, one of the two hues within a block appeared eight times, the other one four times (50% in inverse ratio). The shape judgment blocks contained eight squares and four rhombi (50% in inverse ratio). The feature for which no judgment was required was always presented in equal ratio (6:6). The presentation order was partly randomized. To prevent



**Figure 6.3** – Design of blocks The interval of instructions ( $\sim 10$  s) gives information about the feature participants should attend to in the following 1-back task The stimulus sequence ( $\sim 20$  s) represents a color judgment condition including the *within-category* green stimulus pair (G1 and G2).

habituation of an automated button pressing for “different judgments”, two of the four deviant stimuli were shown consecutively; the others were interspersed across the stimulus sequence. Moreover, this design provides a well-balanced motor response. An example of the stimulus flow is shown in Figure 6.3. Within a run, participants were presented with 12 color judgment conditions and 12 shape judgment conditions in alternating blocks. They performed three runs of 12 minutes each. Accordingly three types of block sequences were predefined, the order of which was counterbalanced over the subjects to prevent time and habituation effects. For the second part of the experiment protocols were applied in reverse order.

### 6.3.5 Mapping procedures

An individual retinotopic mapping was applied in a separate fMRI session for all participants to enable a region-of-interest (ROI) analysis within early visual areas. Subjects were fixating and passively viewing two block-designed paradigms consisting of meridian and eccentricity stimuli according to Spang and Morgan (2008). Meridian mapping was performed using the same basic technique as Grill-Spector and colleagues (1998) showing alternating vertical and horizontal wedges but with a cartoon movie rather than radial gratings displayed in the sectors. Inner and outer boundaries of the visual areas were mapped using stimuli with different eccentricity ranges within which the same movie was presented.

### 6.3.6 Image acquisition

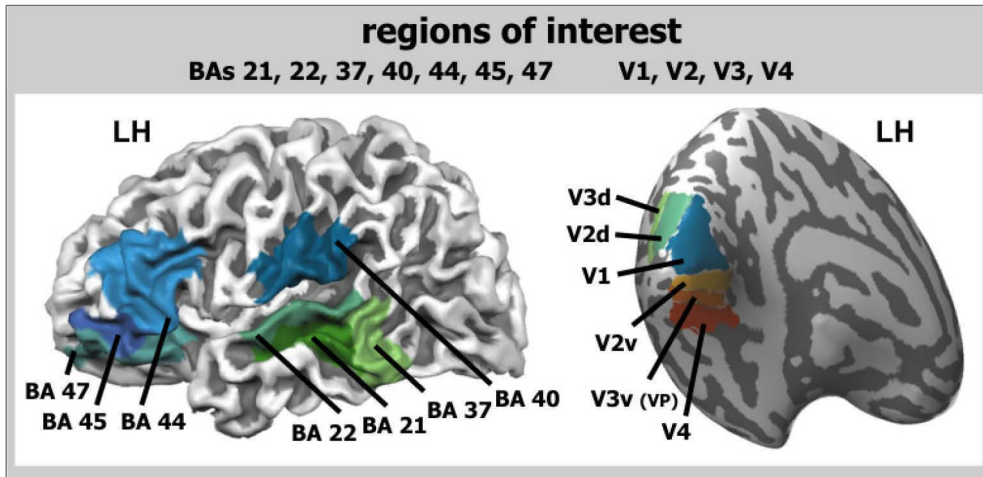
Images were acquired with a 3.0 Tesla Siemens ALLEGRA head scanner. T2\* weighted images were taken using a single-shot echo-planar imaging (EPI) sequence (TR = 2510 ms, TE = 30 ms, field of view =  $192 \times 192$  mm, matrix =  $64 \times 64$  mm, voxel size =  $3 \times 3 \times 2.7$  mm) consisting of 38 slices through the entire brain and oriented obliquely to the horizontal plane ( $T > C - 23^\circ$ ). Sagittal anatomical scans (TR = 2300 ms, TE = 4.38 ms, TI = 900 ms, flip angle =  $8^\circ$ , spatial resolution  $1 \times 1 \times 1$  mm, N = 1) were taken at the beginning of each session and were used for subsequent coregistration with the functional measurements. The first three image acquisitions of each functional run were discarded. Stimulus presentation was triggered by the MR scanner to enable precise synchronization of the stimulus blocks with the MR images collected. In a former session an anatomical scan with a better signal-to-noise ratio (N = 2) was acquired for 3D visualization procedures.

### 6.3.7 Imaging data analysis

MRI data were analyzed with BrainVoyager QX software package (Brain Innovation B.V., Maastricht) and in-house software. The intersession high-resolution anatomical scans were transformed to Talairach space (Talairach and Tournoux 1988) and used to create cortex representations for each participant and hemisphere using a 3D morphing algorithm (Dale et al. 1999; Fischl et al. 1999). In order to perform group analyses on the cortically averaged brain, standardized individual reconstructed anatomical surfaces were dynamically aligned to each other using topographic curvature information (Goebel et al. 2006). The intrasession anatomical scans were aligned to the high-resolution data set and were coregistered with the functional images.

Preprocessing of the functional data included slice scan time correction, 3D motion correction, linear trend removal, and temporal high pass filtering. Data were not spatially filtered. A General Linear Model (GLM), taking into account a standard haemodynamic response function (two-Gamma HRF), was applied to analyze the time course data for each single run based on a volume time course (VTC) or mesh time course (MTC) for analysis in spherical space, respectively.





**Figure 6.4** – Regions of interest revealed by the BrainVoyager QX brain atlas based on the cortex-based alignment procedure, and by individual retinotopic mapping paradigms applied for all participants. Areas are shown on cortex representations of the left hemisphere of a single subject.

Additionally, a region of interest (ROI) approach was applied. ROIs were selected based on anatomical labels (BA 21, BA 22, BA 37, BA 40, BA 44, BA 45, and BA 47) and also by individual retinotopic mapping paradigms applied for all participants (V1, V2, V3, V4; for an overview see Figure 6.4). The anatomically defined BAs were revealed by the BrainVoyager QX brain atlas based on the cortex-based alignment procedure. Functional maps of retinotopy were defined by contrasting the activations elicited by the meridian stimulation of the vertical and horizontal wedges to delineate the borders between the early visual areas (meridian mapping). Inner and outer borders of these regions were outlined by the eccentricity mapping in combination with anatomical criteria. The time courses of the voxels for each ROI of each subject and run were exported and analyzed using in house software. Beta-values of the GLM across all conditions were compared to the baseline condition and were then normalized to percent signal change.

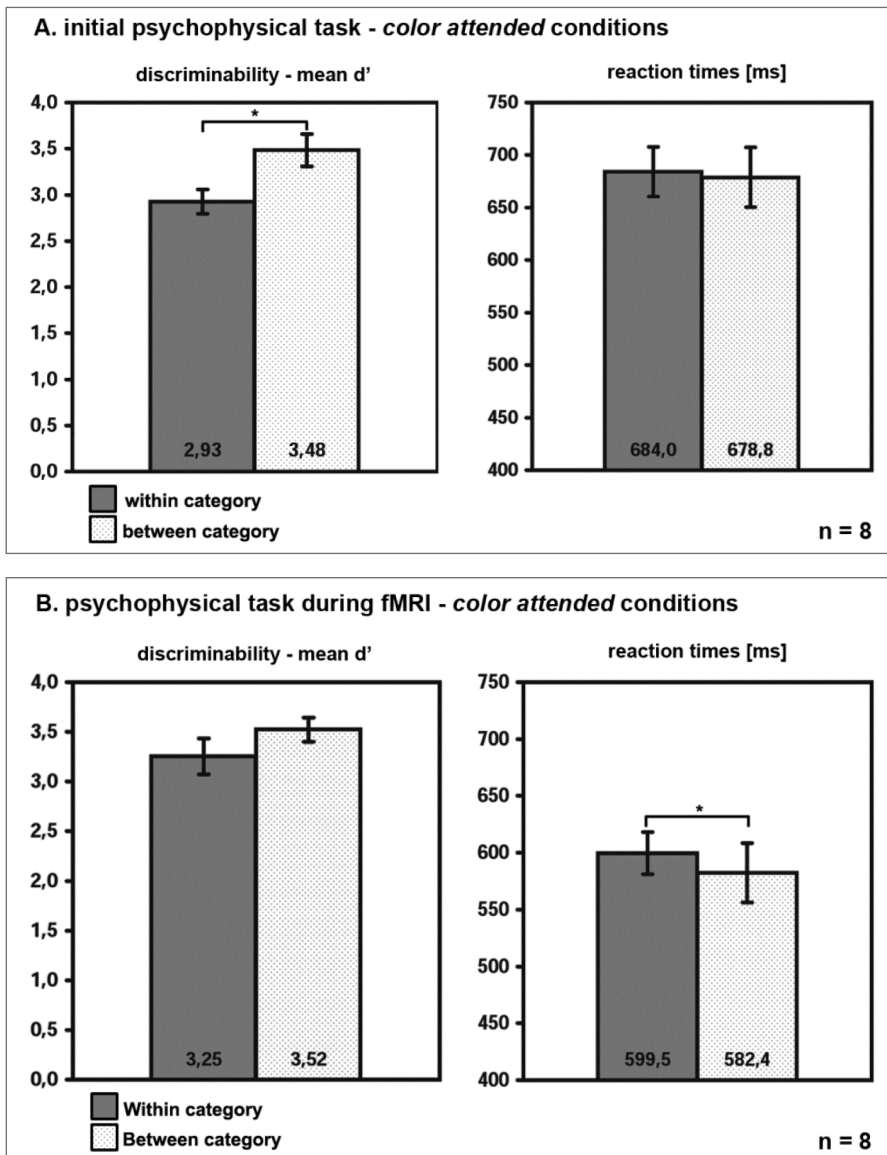
## 6.4 Results

### 6.4.1 Behavioral data

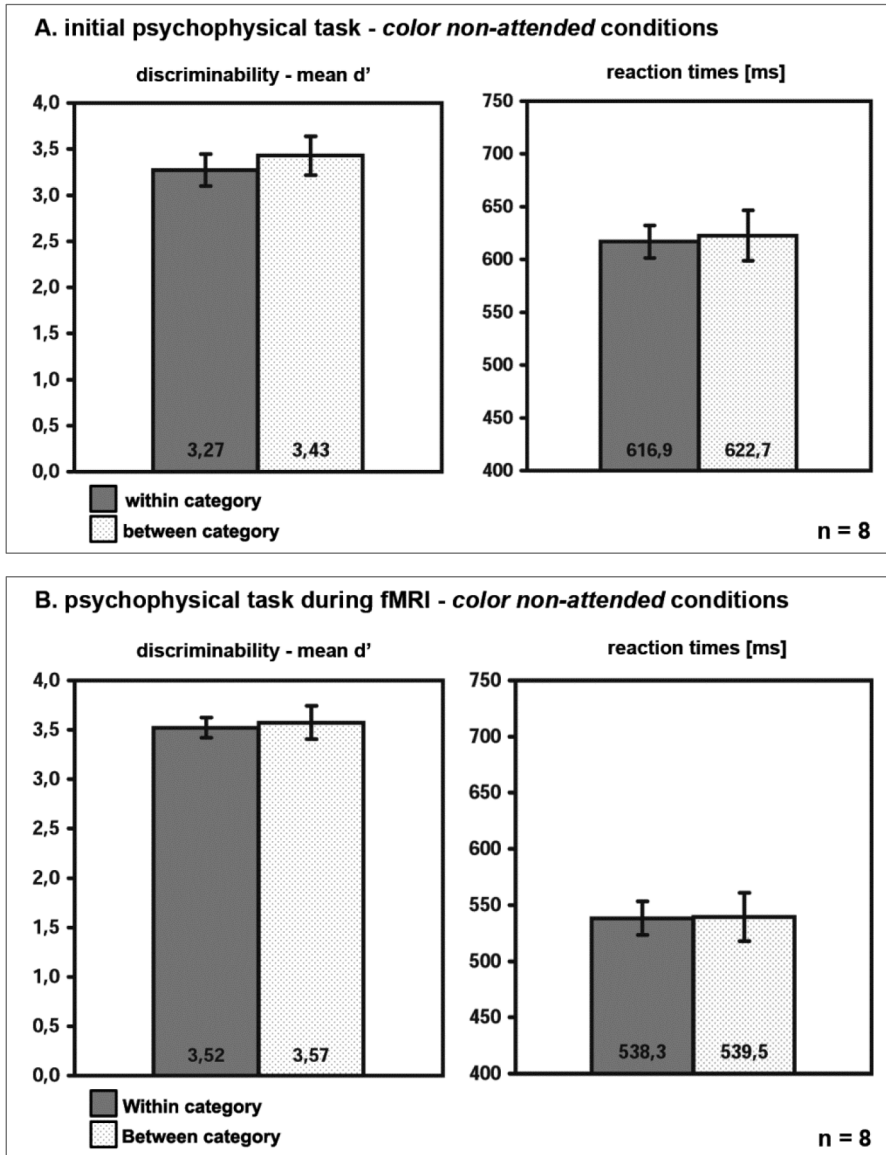
All data reported are cross-participant means. Trials with wrong responses or with reaction times larger than the respective mean RT plus two standard deviations (SD) were excluded from the analysis. Performance of no-change trials ( $M = 92.28$ ,  $SE = 0.94$ ) was significantly higher than for trials where participants had to respond to changes ( $M = 95.90$ ,  $SE = 0.27$ ;  $t(7) = 3.65$ ,  $p < 0.01$ ), and showed significantly shorter reaction times (RTs) ( $M = 585.04$  ms,  $SE = 19.01$ ) compared to trials including a change ( $M = 630.47$  ms,  $SE = 20.85$ ;  $t(7) = 5.6$ ,  $p < 0.01$ ). To test for category effects, percent correct values were rescaled into units of the sensitivity measure  $d'$ . When judgments about color were made, *between-category* discriminations were easier than equivalent *within-category* discriminations (Figure 6.5). No color category effect was found when judgments were about shape (Figure 6.6).

Color category effects – color judgments. In the initial behavioral task, discriminability was significantly greater for *between-category* than *within-category* discriminations when color was judged,  $t(7) = 3.38$ ,  $p < 0.01$ . The same effect was found for the behavioral task during fMRI, but was not significant,  $t(7) = 2.20$ ,  $p = 0.06$ . *Between-category* RTs were faster than *within-category* RTs, not significantly so for the initial behavioral task,  $t(7) = 0.54$ ,  $p = 0.61$ , but significantly so for performance in the scanner,  $t(7) = 2.69$ ,  $p < 0.05$ .

Color category effects – shape judgments. There was no significant difference in discriminability or reaction time for *within-* and *between-category* color pairs for the shape judgment condition (largest  $t = 0.91$ , smallest  $p = 0.39$ ).



**Figure 6.5** – Mean discriminability (mean  $d'$ ) and reaction times for the color judgment condition **(A)** during the initial psychophysical task and **(B)** during additional fMRI measurements. Error bars show standard errors in all panels of this and the following figures.



**Figure 6.6** – Mean discriminability (mean  $d'$ ) and reaction times for shape (color non-attended) judgment conditions **(A)** during the initial psychophysical task and **(B)** during additional fMRI measurements.

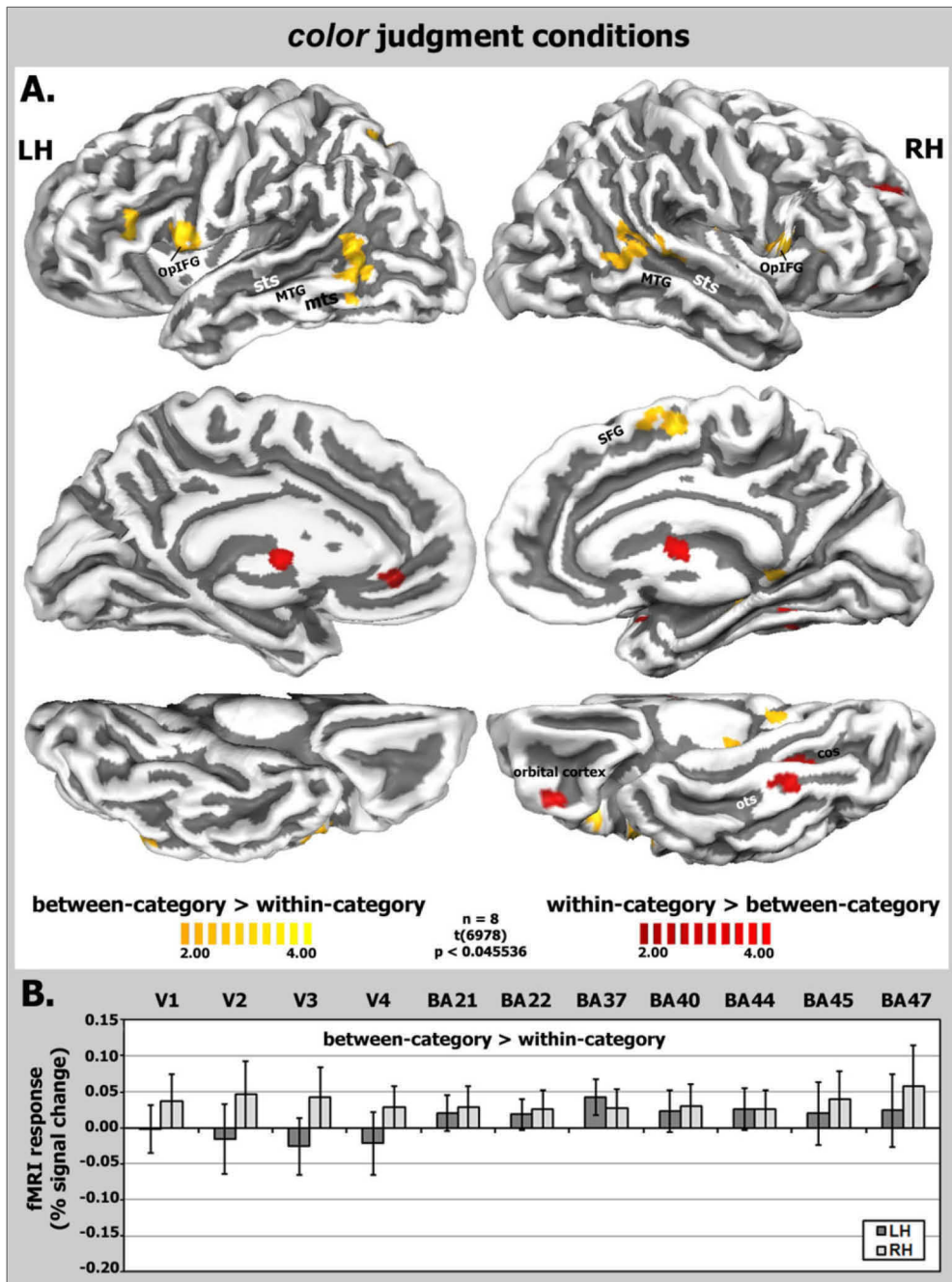
#### 6.4.2 FMRI data

Neuroimaging data represent mean effects containing the results of three measured runs of all participants. Activation t-maps are projected on groupaligned surfaces of both hemispheres according to the cortex-based

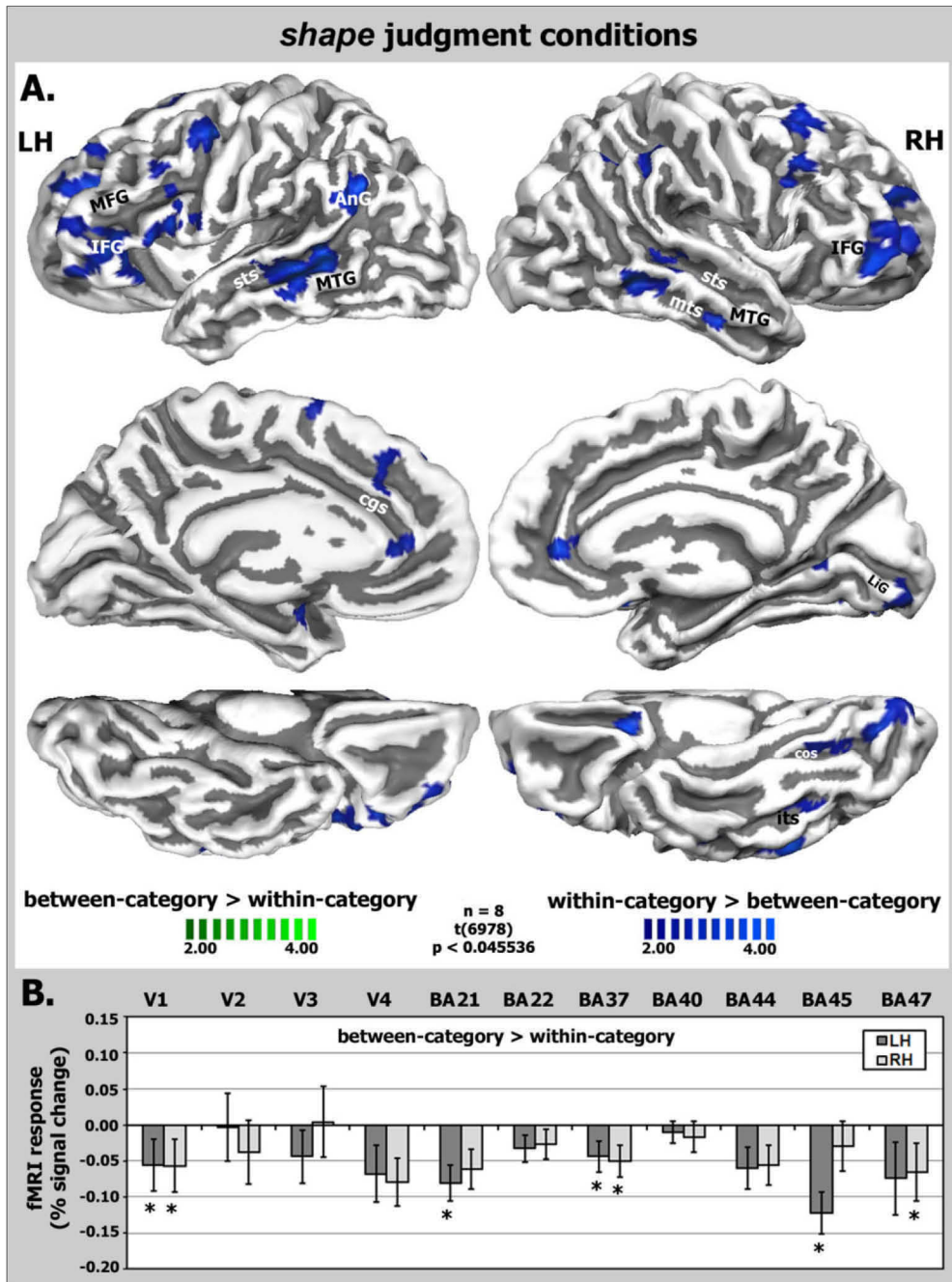
alignment procedure. In order to test for differences in BOLD activity for *between-category* judgments compared to *within-category* discrimination, comparisons were calculated for both color and shape judgment conditions. Activated voxels revealed by the “*between-category* vs. *within-category*” contrasts are shown in Figures 6.7 A and 6.8 A, respectively. Results are thresholded at  $p < 0.05$ . Additionally, ROI analysis based on this contrast was applied including early stages of visual processing, as well as areas involved in linguistic processing (for details see Methods). Figures 6.7 B and 6.8 B represent standardized b-weights ( $\beta$ -estimates) for each respective ROI for the color attended conditions and those with the attentional focus on the dimension shape, respectively. One-sample t-tests were used to verify the significance of each mean value of percent signal change against zero.

Color category effects – color judgments. Neuroimaging data revealed significantly stronger activations for *between-category* than *within-category* discriminations in posterior parts of the superior temporal sulci (sts), the posterior part of the middle temporal gyri (MTG), the left posterior middle temporal sulcus (pmts), the opercular part of the inferior frontal gyri (OpIFG), the right posterior part of the superior frontal gyrus (SFG), and the right orbital cortex (Figure 6.7 A). On the other hand, significantly increased BOLD response for the *within-category* conditions relative to the *between-category* condition was shown in the right collateral sulcus (cos) and the right occipitotemporal sulcus (ots). There were only weak correlations of the CP effect in language related regions when participants judged color. Statistical analysis failed to reach significance both in early visual areas and in areas involved in linguistic processing (Figure 6.7 B; for details see Table 6.2).

Color category effects – shape judgments. Surprisingly, the results show significantly stronger activations for the *within-category* blocks relative to blocks containing the stimulus pair crossing the category boundary (Figure 6.8 A). This increased BOLD response for *within-category* than *between-category* discriminations was shown in several bilateral parts of the frontal cortices, bilateral sts, bilateral MTG, bilateral angular gyri (AnG), cingulate sulci (cgs), as well as right superior and middle temporal sulcus (sts, mts), right orbital cortex, the right lingual gyrus



**Figure 6.7** – fMRI results for color-attended conditions. **(A)** Activated voxels as revealed by cross-participant ( $n=8$ ) GLM analysis representing the “*between-category* vs *within-category*” contrasts for the color judgment conditions. **(B)** Standardized b weights ( $\beta$ -estimates) shown for each respective ROI.



**Figure 6.8** – fMRI results for color non-attended conditions. **(A)** Activated voxels as revealed by cross-participant (n=8) GLM analysis representing the “*between-category* vs *within-category*” contrasts for the shape judgment conditions. **(B)** Standardized b weights ( $\beta$ -estimates) shown for each respective ROI.

**Table 6.2** – Talairach coordinates (x, y, z), voxel sizes and statistical values (t; p) for the “*between-category* > *within-category*” contrast both for the color judgment and shape judgment conditions based on group statistics for the ROIs (n = 8). Details for retinotopic areas V2 and V3 also include data for dorsal (second row) and ventral areas (third row) separately.

<i>location</i>		<i>coordinates</i>			<i>size</i>	<i>contrast</i>	
		x	y	z	voxel	color judgment	shape judgment
V1	LH	-6	-84	1	9267	-0.08; 0.94	<b>-3.00; 0.02</b>
	RH	6	-81	1	10286	-0.10; 0.93	<b>-2.91; 0.02</b>
V2	LH				7768	-0.41; 0.70	-0.07; 0.95
		-10	-92	11	3949	0.38; 0.71	0.48; 0.65
		-7	-74	-9	3820	-1.28; 0.24	-1.05; 0.33
	RH				8303	0.34; 0.75	-0.98; 0.36
		10	-90	13	4075	0.31; 0.76	0.12; 0.91
		8	-72	-7	4228	0.26; 0.80	<b>-2.37; 0.049</b>
V3	LH				5684	-1.08; 0.32	-1.27; 0.24
		-17	-89	13	2773	-1.07; 0.32	-1.33; 0.23
		-15	-70	-12	2911	-0.33; 0.75	-1.06; 0.32
	RH				6933	0.11; 0.92	0.09; 0.93
		19	-88	14	3846	-0.03; 0.98	0.69; 0.51
		16	-69	-12	3087	0.58; 0.58	0.88; 0.41
V4	LH	-24	-68	-13	3529	0.47; 0.66	-1.78; 0.12
	RH	24	-67	-13	3312	0.73; 0.49	-2.18; 0.07
BA 21	LH	-41	-29	-4	4634	0.90; 0.40	<b>-3.33; 0.01</b>
	RH	55	-27	-4	5343	0.39; 0.71	-2.12; 0.07
BA 22	LH	-41	-20	4	5590	0.86; 0.42	-1.83; 0.11
	RH	53	-15	1	6157	0.92; 0.39	-1.99; 0.09
BA 37	LH	-38	-48	-8	10155	1.96; 0.09	<b>-2.56; 0.04</b>
	RH	36	-47	-8	8933	0.46; 0.66	<b>-2.88; 0.02</b>
BA 40	LH	-54	-23	28	9629	0.75; 0.48	-0.77; 0.47
	RH	55	-22	31	9851	0.83; 0.43	-0.81; 0.45
BA 44	LH	-43	26	22	8361	0.83; 0.43	-1.81; 0.11
	RH	46	26	23	9450	0.66; 0.53	-2.25; 0.06
BA 45	LH	-42	32	4	4020	0.70; 0.50	<b>-4.62; 0.002</b>
	RH	43	30	7	2824	2.17; 0.07	-0.73; 0.49
BA 47	LH	-32	37	-3	6233	0.48; 0.64	-1.62; 0.15
	RH	35	37	-2	5903	0.92; 0.39	<b>-2.97; 0.02</b>



(LiG), and the right collateral sulcus. This increase for the *within-category* condition was significant in several ROIs. Cross-participant mean values of percent signal change displayed significant differences at early stages of visual processing in visual area V1 of both hemispheres, right V2v as well as in several language related areas: the left MTG (BA 21), bilateral posterior fusiform gyrus (BA 37), the left inferior frontal gyrus (BA 45), as well as the right inferior prefrontal gyrus (BA 47) (Figure 6.8 B; for statistical details see Table 6.2). Those regions showed significantly stronger activations when participants were presented with stimulus pairs located within a color category, although behavioral results detected no significant differences in discriminability or reaction times between the three color pairs in this shape judgment condition. BOLD activity did not differ significantly in early visual areas V3 and V4.

## 6.5 Discussion

The current study aimed to investigate the neural correlates of color CP on a 1-back task when explicit judgments about color were or were not required to complete the task. Whilst Siok et al. tentatively suggest that color CP arises from top-down modulation of visual cortex from language related brain regions, Fonteneau and Davidoff's findings (2007) could suggest that color category effects at visual cortex can exist independently of top down modulation from language, and even when the explicit judgment is made about a feature other than color. To further investigate these two hypotheses, the current study attempted to manipulate top-down modulation from verbal color codes by manipulating the required allocation of attention in two conditions where a judgment about the color or shape of a stimulus is required, and used fMRI to investigate the neural correlates of color CP under these conditions. We discuss each of these conditions in turn (Fonteneau and Davidoff 2007).

### 6.5.1 *Color category effects when color is judged*

When participants were required to indicate whether the color of a stimulus was the same or different to the preceding one, a category effect was found for the behavioral response. The number of correct responses was higher, and the

reaction times tended to be slightly shorter for *between-category* than *within-category* chromatic differences. Analysis of fMRI activation revealed a set of regions where activation differed significantly for *between-* and *within-category* conditions, with some correspondence to Siok et al. (see Table 2 in Siok et al. 2009). For all language related ROIs, *between-category* activation was greater than *within-category* activation, but not significantly so. The category effect approached significance only in one language related ROI (left BA 37:  $p < 0.09$ ). Despite the lack of significance for individual ROIs, a Sign test does reveal that activation is significantly more likely to be greater for *between-* than *within-category* chromatic difference across the seven LH language related ROIs ( $\textit{between-category} > \textit{within-category} = 7$ ,  $N = 7$ ,  $p = 0.016$ ). No significant differences for *between-* and *within-category* activation were found in regions of the visual cortex.

These findings do not provide strong evidence that there is significantly greater activation in language related brain regions and visual cortex for explicit *between-* than *within-category* color judgments. One possibility is that the use of centralised rather than lateralised stimulus presentations weakened the category effects in these areas — Siok et al. (2009) found significant category effects in these areas for RVF stimulus presentations but only for LVF presentations when the statistical stringency of the analysis was reduced, although effects were significant in an analysis that collapsed across visual fields. Another possibility is that there is reduced involvement of these areas when chromatic differences are separated by time (as in our 1-back task) rather than space (as in Siok et al.'s visual search task). The temporal delay on the 1-back task may weaken the effect (especially in areas of visual cortex), although theoretically one could also expect that verbal labelling of the color stimuli would be greater on a 1-back task than a visual search task. Of course, the small sample size and reduced power in the current study relative to Siok et al.'s study (2009) may explain the differences in the significance of the effects, yet the power in the current study was still adequate to reveal significant differences in other brain regions as well as in language related regions when a judgment about color was not required (see below section). Further investigation of the neural correlates of color CP for explicit chromatic judgments is clearly warranted.

### 6.5.2 Color category effects when shape is judged

When participants were required to indicate whether the shape of a stimulus was the same or different to the preceding one for colored stimuli that varied *within-* or *between-category*, there was no color category effect in the behavioral response. The number of correct responses and reaction times were the same for between-category and within-category chromatic differences. Despite the lack of a category effect in the behavioral response, analysis of fMRI activation revealed significant differences for *between-* and *within-category* activation in five of the ROIs, including three of the language related regions (left BA 21, BA 37, BA 45) and bilateral V1. Activation in these regions was actually significantly greater for *within-* than *between-category* chromatic differences.

These findings for the shape judgment condition are unexpected in several ways. First, there appears to be a mis-match between behavioral and fMRI data, as although there are no category effects behaviorally, there are significant category effects in the fMRI activation. This mis-match is actually also seen in Fonteneau and Davidoff's study where, when participants also judged a feature other than color, there was also no category effect in the behavioral data but there was a category effect in the ERPs. Further investigation is needed to investigate why, when no explicit judgement about color is made, the behavioral category effect disappears, yet a neural correlate of a category effect is present.

Second, the direction of the category effect in fMRI activation is also unexpected. In Fonteneau and Davidoff's study, ERPs indicated earlier *between-* than *within-category* change detection – a category effect in the appropriate direction for CP was found. However, in the current study, fMRI activation was actually greater in language related regions and V1 for *within-* than *between-category* chromatic differences. Two of the language related regions (left BA 21, BA 45) are actually two of the regions where previous research identified greater activation for *between-* than *within-category* attended chromatic difference (Siok et al. 2009; Ikeda and Osaka 2007).

Why should the language related regions be less activated in the *between-* than *within-category* condition when an explicit judgment about color is not required? One very tentative suggestion is that participants adopt a verbal labelling strategy to identify differences in shape more for the *within-* than the

*between-category* condition, leading to greater *within-* than *between-category* activation in language related areas. Labelling and remembering a stimulus as a ‘rhombus’ or ‘square’ should be easy when stimuli do not vary linguistically in other ways (e.g., all stimuli ‘green’). However, it may be more difficult to remember a stimulus as a ‘rhombus’ or ‘square’ when stimuli also vary linguistically in other ways (e.g., ‘blue’ or ‘green’) — the different color terms could interfere with the encoding and retention of shape terms. This could lead to participants relying more on a verbal labelling strategy for *within-* than *between-category* trials, which is reflected in the greater activation for *within-* than *between-category* conditions when shape is the relevant feature. This theory is highly speculative and for now we can only hypothesise about the direction of the effect. Although the reason for the direction of the category effect is unclear at this stage, the presence of the category effect does establish that language related brain regions are sensitive to the categorical status of a color, even when judgments are made about a stimulus feature other than color.

There was also greater activation for *within-* than *between-category* conditions in left and right V1. Again, although this category effect at V1 is in the opposite direction to that predicted by color CP, the finding nevertheless provides further evidence that correlates of the categorical code for color are present within the visual cortex, and is also the first evidence that the categorical code for color is present within V1. The presence of a color category effect in V1 when judgments are made about shape, coupled with the absence of this effect when color is judged, is striking. The stimuli and the low-level perceptual features were identical for conditions where attention to shape or attention to color was required. Therefore, the color category effect at V1 when shape is judged cannot be attributed to low-level differences for within- and between-category conditions. Rather, it appears that the color category effect at V1 is affected by whether or not an explicit judgment about color is required. The difference in direction of category effect in visual cortex for color judgment and shape judgment conditions provides strong evidence for the role of top-down processing in color category effects at visual cortex. Further research now needs to clarify the way in which processes such as language and attention could modulate color category effects in a top-down manner. This will have

implications for the wider debate on the extent to which language constrains our categorisation of the colored world (Kay and Regier 2009).

### 6.5.3 Conclusions

The current investigation aimed to establish the neural correlates of color CP when explicit judgments about color are and are not made. Whilst Siok et al. (2009) tentatively argue that color CP arises from top-down modulation of visual cortex from language related brain regions, Fonteneau and Davidoff argue that color CP is present at visual cortex even in the absence of explicit color judgments, when attention to color and top-down modulation from language is reduced. The current investigation found only weak correlates of color CP in language related areas and regions of visual cortex when color judgments were made. When participants made judgments about a feature other than color, strong and significant fMRI correlates of a color category effect were found in several language related areas as well as V1, although this category effect was unexpectedly stronger for *within-* than *between-category* chromatic difference and was not accompanied by a category effect in the behavioral data. Interpreting the pattern of results in the current investigation with regards to the neural correlates of color CP is certainly not straightforward. However, these findings do provide a clear message on whether top-down processes influence categorical processing of color. The strikingly different patterns of color category effect in both behavioral data and fMRI activation for color judgment and shape judgment conditions, despite identical stimuli across the two conditions, strongly suggests top-down processes modulate categorical processing of color.

# Kapitel 7

## The impact of temporal expectation on reaction times and event-related potentials in visual attention

Daniela Gledhill<sup>1</sup>, Detlef Wegener<sup>2</sup>, Andreas K. Kreiter<sup>2</sup>, Manfred Fahle<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> Center for Cognitive Science, Department of Human Neurobiology, University of Bremen, Germany

<sup>2</sup> Brain Research Institute, Center for Cognitive Sciences, University of Bremen, Germany

<sup>3</sup> The Henry Wellcome Laboratories for Vision Sciences, Department of Optometry & Visual Science, City University, United Kingdom

---

### 7.1 Introduction

The following section describes preliminary behavioral and electrophysiological results for a series of experiments on the influence of *expectancy* on attentional modulation. The experimental design is based on the studies on global feature-based attention mechanisms (Chapters 4 and 5).

In contrast to explicit timing paradigms which require the estimation of durations, implicit timing is described as a by-product of non-temporal task goals (Coull and Nobre 2008). *Temporal expectation* is a form of implicit timing which potentially influences RT and ERP data. When the task requires temporal predictability of a perceptual input (e.g. a feature change), expectation for the appearance of upcoming events increases with trial length. We were interested in the extent to which these effects interact with selective visual attention. Timing information can be very useful to enhance behavioral performance.

While awaiting the appearance or specific feature change of a target stimulus, time estimation can help to speed up the detection process. Information provided by an endogenous cue following different cue-target (delay) intervals has been investigated by previous studies interested in temporal expectation (e.g. Coull 2009; Vangkilde et al. 2012). However, the temporal stimulus structure itself can also bias the expectation of an upcoming event. This exogenous form of *temporal expectation* might have an effect on task performance.

We conducted three experiments that required the detection of cued color changes at one of two simultaneously presented grating objects. The cue only provided information about the location of the upcoming feature change. Observers' expectation of a change was influenced by adjusting the temporal frequency of different delay intervals. This was enabled by using different *absolute* and *relative* probabilities for a color change. Equal *absolute* probabilities were provided by an identical number of trials for each single delay interval which increased *temporal expectation* with proceeding length of time (Experiment 1). On the contrary, equalized *relative* probabilities enabled constant change probabilities across the entire trial duration (Experiment 2). We hypothesized that both experimental designs would lead to distinct differences in RT data. Furthermore, we supposed that adjusting both *absolute and relative* change probabilities (Experiment 3) would equalize both probability effects resulting in comparable RTs across all delay intervals. In addition to the analysis of behavioral data, we examined the precise temporal dynamics of change detection depending on different probability distributions using event-related potentials (ERPs).

## 7.2 Visual stimulation

Each stimulus consisted of two Gabor objects presented bilaterally on a dark background (3.5 deg in diameter, 7.6 deg eccentricity). Gabors of inherent upward motion of 30 mm/s changed from yellow to green with the two color hues being adjusted in luminance. Visual stimulation was performed in a

darkened room using a 21 inch monitor (CTR-Monitor, Samsung; SyncMaster, 100 Hz, NVIDIA GeForce 8500GT) at a viewing distance of 45 cm. Maintenance of fixation (1.5 deg) was controlled using a video-oculography system (WAT-902H2-Supreme; Minolta Objective Lens MD 50 mm 1:1.7).

### 7.3 Electrophysiological measurements and data analysis

The EEG was recorded from 25 Ag/AgCl electrodes (Fp1, Fp2, F7, F3, Fz, F4, F8, T7, C3, Cz, C4, T8, P7, P3, Pz, P4, P8, PO7, PO3, POz, PO4, PO8, O1, Oz, O2) corresponding to the 10-20 system (500 Hz sampling rate, 0.03 - 15 Hz band-pass filtered), referenced to Cz, and re-referenced for analysis to the average of all electrodes. Impedances were kept below 10 k $\Omega$  (Neurofax EEG-1100, Germany). Eye-movements were measured using two differential electrodes above and below one eye.

Accuracy and RTs for correct responses were analyzed separately for each delay interval. RTs were corrected for outliers using mean RT plus two standard deviations of the entire trial. Preliminary RT data were statistically tested using paired t-tests. ERPs were averaged time-locked to stimulus onset (-100 - 700 ms) and baseline-corrected to the 100 ms-prestimulus interval (BESA, Germany). Epochs showing excessive muscle artifacts or amplitude exceeding  $\pm 70 \mu\text{V}$  were rejected. A low-pass filter of 30 Hz was applied for visual presentation only.

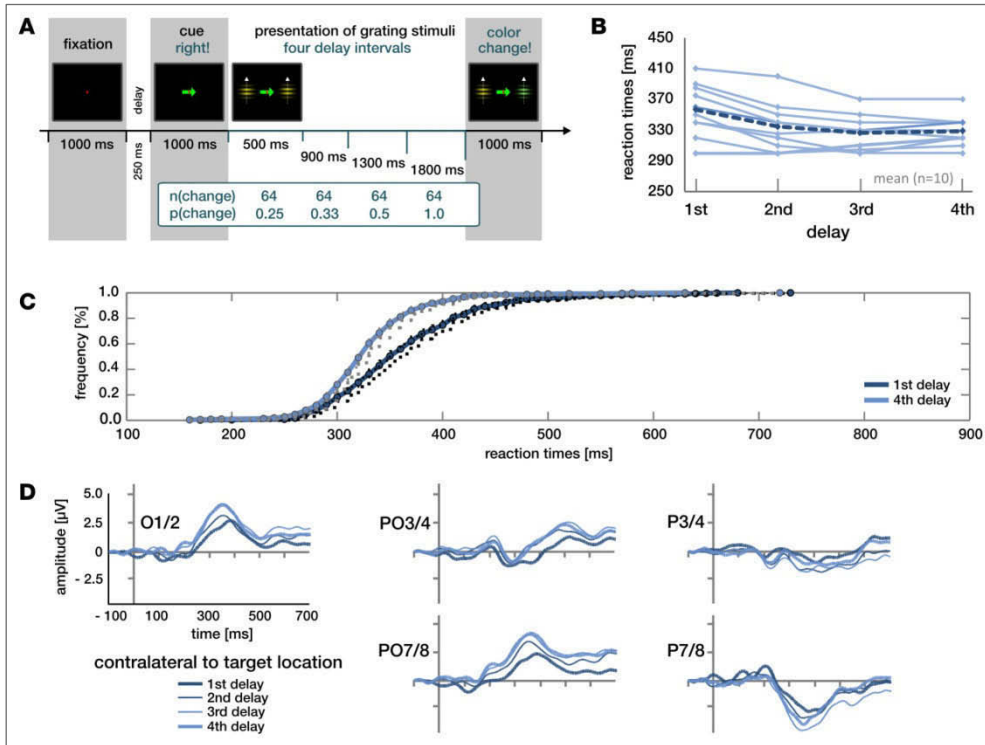
### 7.4 Experiment 1: Adjusted absolute change probability

The first experiment was performed by 11 participants (5 female; 18 - 25 years, mean = 22.8). One data set had to be excluded from further analysis due to a low performance level (68.9 %).

#### 7.4.1 Methods

Each trial started with an arrow cue displayed in the middle of the screen which validly indicated the location of the upcoming color change from yellow to green (Figure 7.1 A). After 1000 ms, the two objects appeared simultaneously at





**Figure 7.1** – Adjusted *absolute* change probabilities; n(change). **(A)** The experimental design illustrates the probability distribution for all delay intervals. The RT data are shown as **(B)** single-subject and group mean (dashed line) RT time courses and **(C)** the cumulative RT distribution (dotted bounds represent the confidence interval of 95%). **(D)** ERPs demonstrate distinct amplitude differences for the comparison of different delay lengths. In this and the following figures, results are shown for electrode positions contralateral to the cued target location (O: occipital, PO: parietooccipital) sites. Positivity is plotted upwards in this as well as the following figures.

10 deg eccentricity on the horizontal meridian. The feature change occurred after a pseudorandom interval (500, 900, 1300, or 1800 ms) following stimulus onset.

Participants were required to respond to this change as fast as possible. The design contained an equal number of trials for each length of delay (16 trials for each of the two target locations). However, relative probability for a change gradually increased with trial length from 25 to 100%. Participants performed two runs resulting in a total of 256 trials.

### 7.4.2 Results

Participants detected the color change with 94.3% correct responses. RTs significantly decreased with longer delays showing most distinct differences for trials with early color changes (Figure 7.1 B - C; 1st/2nd delay:  $t(9) = 5.68$ ,  $p < .01$ ; 1st/3rd delay:  $t(9) = 4.98$ ,  $p = .001$ ; 1st/4th delay:  $t(9) = 3.68$ ,  $p < 0.01$ ).

ERPs were divided according to their location contralateral versus ipsilateral to the cued target location. Electrophysiological data illustrated distinct differences in contralateral ERP mean amplitude dependent on the delay between stimulus onset and color change. Amplitudes correlated with delay length showing the most positive amplitude level for the latest changes (Figure 7.1 D).

## 7.5 Experiment 2: Adjusted relative change probability

A group of 12 participants took part in the second experiment (7 female; 19 - 30 years, mean = 23.6).

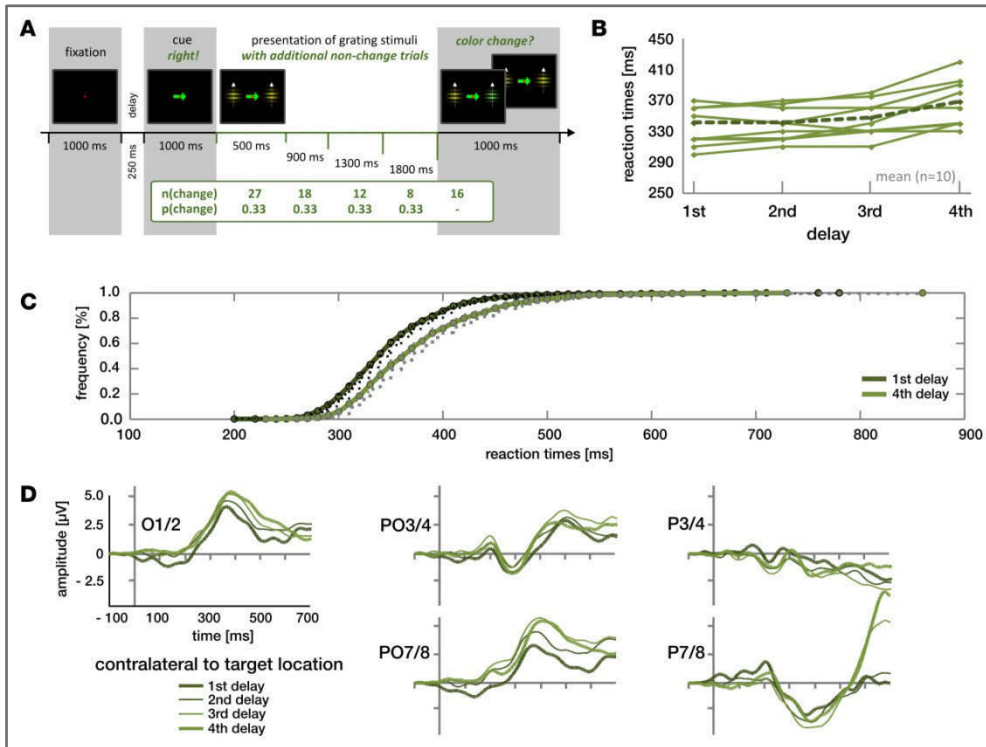
### 7.5.1 Methods

The design of the second experiment was similar to the previous version, but additionally contained trials ending without any change in order to provide for constant *relative* probabilities over time (33%; Figure 7.2 B). This necessarily resulted in higher *absolute* probabilities for short intervals compared to late changes (27 to 8 trials per run). The experimental session consisted of four runs containing a total of 648 trials.

### 7.5.2 Results

Participants achieved 98.0% correct responses. Compared to the results of the first experiment, RT data showed a reverse effect. The higher frequency of short delays significantly decreased RTs (Figure 7.2 B - C 2nd/4th delay:  $t(9) = -4.36$ ,  $p < 0.01$ ; 3rd/4th delay:  $t(9) = -4.36$ ,  $p < 0.01$ ).

The relationship of ERP amplitudes between different delay intervals was similar compared to the results of the first experiment although RTs followed a different probability distribution (Figure 7.2 D). Here, ERP amplitudes were



**Figure 7.2** – Adjusted *relative* change probabilities;  $p(\text{change})$ . **(A)** The experimental design represents the probability distribution for all delay intervals. The RT data were shown as **(B)** single-subject and group mean (dashed line) RT time courses and **(C)** the cumulative RT distribution. **(D)** ERPs demonstrate distinct amplitude differences for the comparison of the different delay interval lengths.

also more positive for late changes and correlated with delay length. However, amplitude levels and component latencies seem to differ between the two experiments.

## 7.6 Experiment 3: Adjusted absolute and relative change probability

Compared to the previous two experiments which each consisted of a simple detection task, the third experiment required higher task demands. The design included the successive presentation of four stimulus pairs and enabled multiple color changes within a single trial to allow for both constant absolute and rela-

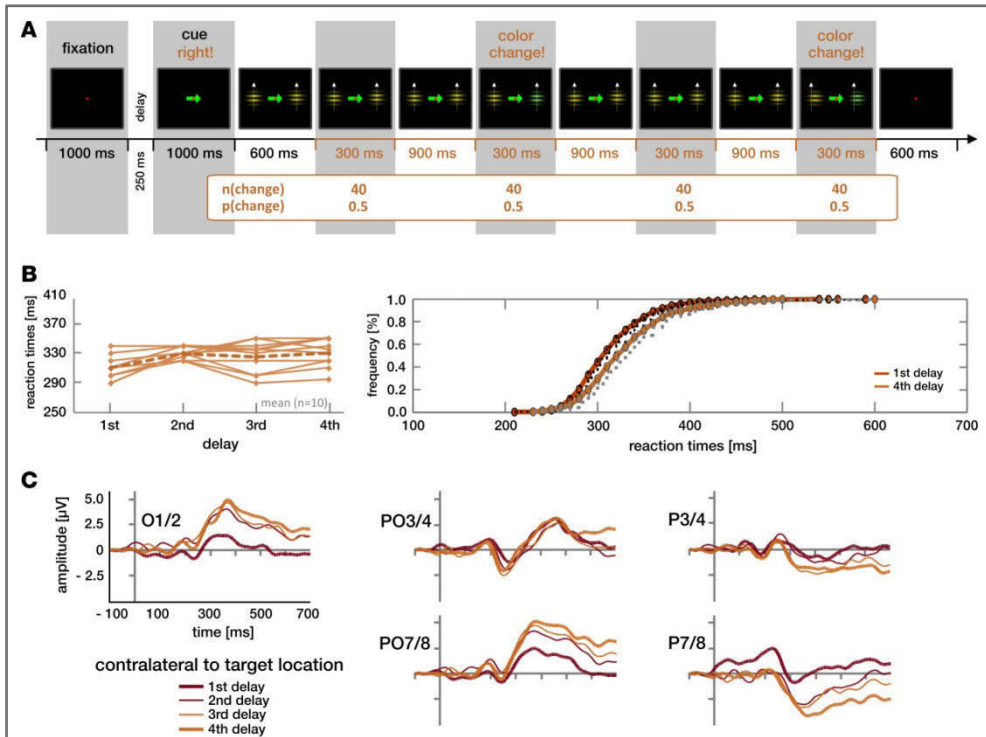
**Table 7.1** – Trial design of Experiment 3 which allowed the appearance of up to four color changes within a single trial. *Absolute* (n) and *relative* (p) probabilities were adjusted by varying the sequences of change (×)/no-change (○) sequences as well as the presentation frequency of each sequence type. The number of trials is presented for a single run and is restricted to a single target location (e.g. right object).

no. of repetitions	delay interval				analysis of interval
	1st	2nd	3rd	4th	
2	×	○	○	○	1
2	○	×	×	×	2
6	○	×	○	○	2
6	×	○	×	×	1
6	○	○	×	○	3
6	×	×	○	×	1
12	○	○	○	×	4
12	×	×	×	○	1
6	×	×	○	○	1
6	○	○	×	×	3
2	×	○	×	○	1
2	○	×	○	×	2
2	×	○	○	×	1
2	○	×	×	○	2
4	×	×	×	×	1
4	○	○	○	○	-
n(change)	40	40	40	40	
p(change)	0.5	0.5	0.5	0.5	

tive probabilities. The experiment was conducted with 14 participants, but only five individuals achieved good performance levels (between 89.1 and 97.8%). A second group ( $n = 4$ ) performed the task with much lower percentages of correct responses (between 66.9 and 70.6%). Finally, another four individuals showed an even lower performance and were already excluded from further analysis. These huge differences in performance levels need to be reconsidered for the evaluation of the preliminary results as well as for further data analysis.

### 7.6.1 Methods

The design was an extended version of the previous experiments. Up to four color changes could occur, but only responses following the first change entered the analysis to avoid any interferences of the behavioral and ERP data due to



**Figure 7.2** – Adjusted *absolute* and *relative* change probabilities;  $n/p(\text{change})$ . **(A)** The design enabled repeated color changes, although only responses following the first change entered the analysis. **(B)** Preliminary RT data for the first 10 participants show single-data and mean RT time courses as well as the cumulative RT distribution. **(C)** ERPs demonstrate distinct amplitude differences. The RT data are shown as single-subject and group mean (dashed line) values as well as a for the comparison of the 1st and 4th delay interval length.

preceding motor activity. Possible change/non-change combinations were presented with a defined frequency in order to provide constant *absolute* and *relative* probability over time (for an overview see Table 7.1). While *relative* probability for a change was 50% across all trial lengths, the design also provided an identical *absolute* number of early and late changes due to the additional (non-analyzed) intervals including a color change. Participants performed two runs with a total of 320 trials (80 trials per target location and run). Each trial was initiated by fixation. The cue was displayed centrally and remained on the screen for the entire trial. It validly informed about the location of the upcoming target. 1000 ms after cue onset, a sequence of four pairs of

objects were presented consecutively for 300 ms each and separated by an ISI of 900 ms providing four different delay intervals of 600, 1800, 3000, and 4200 ms. Participants were required to respond as fast as possible to the appearance of green objects at the attended location by button press.

### 7.6.2 Results

As mentioned before, accuracy levels for the third experiment strongly varied across participants which hampers the analysis of behavioral and ERP data. Preliminary data of the first ten participants independent of their individual performance levels showed balanced mean RTs across the last three delay intervals (2nd/3rd delay:  $t(9) = 0.76$ ,  $p = 0.47$ ; 2nd/4th delay:  $t(9) = 0.11$ ,  $p = 0.91$ ; 3rd/4th delay:  $t(9) = -1.54$ ,  $p = 0.16$ ). However, RT data for early changes were significantly shorter (1st/2nd delay:  $t(9) = -4.46$ ,  $p < 0.01$ ; 1st/4th delay:  $t(9) = -3.69$ ,  $p = 0.005$ ).

Preliminary ERP data for this group of participants followed the RT differences. While ERPs corresponding to the last three delays seem to be quite similar in amplitude, the ERPs induced by the earliest changes differ considerably at several electrode sites.

## 7.7 Summary and Discussion

The study aims to investigate the extent to which participant's behavior is being influenced by temporal expectation processes while performing a visual detection task. While temporal expectation is an important component in order to optimize behavior, it can also be a critical factor in the design of cognitive tasks. Our results show distinct differences in both RT time courses and electrophysiological data depending on the probability distribution of a feature change.

Equivalent *absolute* change probability revealed an influence of temporal expectation resulting in decreasing RTs with longer delays (Experiment 1). In contrast, for adjusted *relative* change probability, we found an effect of temporal expectation on RTs which were shorter for early changes (Experiment 2). Constant RTs were found for equivalent *absolute and relative* probability except

for the first delay interval (Experiment 3). ERP amplitudes correlated with increasing delay interval showing the most positive values for late changes. This effect was visible in all three experiments independent of the probability distribution, and hence seems to be solely related to the length of time elapsed between trial onset and color change. However, amplitude levels and component latencies show distinct differences between all experiments. These preliminary results show clear effects of temporal expectation that must be disentangled when interpreting the results gathered in behavioral tasks. Yet, any interpretation should be discussed with caution as further analysis is necessary to describe the effects in more detail as well as their electrophysiological correlates.

The design of the third experiment differed from the other two tasks with regard to task demands (repeated responses vs. single response) as well as the length of delay intervals (600 - 4200 ms vs. 500 - 1800 ms). Moreover, task performance strongly varied across the group of participants which needs to be further clarified. In order to directly compare all three types of probability distributions, it might be reasonable to consider a re-design of the first two experiments in order to minimize structural differences in the experimental design.

---

# Literaturverzeichnis

- \* Akyürek EG, Dinkelbach A, Schubö A, Müller HJ (2010) Electrophysiological correlates of detecting a visual target and detecting its absence: The role of feature dimensions. *Neuropsychologia* 48:3365-3370
- \* American Electroencephalographic Society (1994) Guideline thirteen: guidelines for standard electrode position nomenclature. *Journal of Clinical Neurophysiology* 11:111-113
- \* Anllo-Vento L, Hillyard SA (1996) Selective attention to the color and direction of moving stimuli: electrophysiological correlates of hierarchical feature selection *Perception and Psychophysics* 58:191-206
- \* Bach M (1996a) The Freiburg Visual Acuity test - Automatic measurement of visual acuity. *Optometry and Vision Science* 73:49-53
- \* Baldassi S, Verghese P (2005) Attention to locations and features: different top-down modulation of detector weights. *Journal of Vision* 5:556-570
- \* Bartels A, Zeki S (2000) The architecture of the colour centre in the human visual brain: new results and a review. *European Journal of Neuroscience* 12:172-193
- \* Beauchamp MS, Haxby JV, Jennings JE, DeYoe EA (1999) An fMRI version of the Farnsworth-Munsell 100-Hue test reveals multiple color-sensitive areas in human ventral occipitotemporal cortex. *Cerebral Cortex* 9:257-263
- \* Becker R, Wunderlich H-P (2007) *Wie wirkt Psychotherapie?* Georg Thieme Verlag KG, Stuttgart
- \* Berger H (1929) Über das Elektroencephalogramm des Menschen *Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten* 87:527-570
- \* Blaser E, Pylyshyn ZW, Holcombe A (2000) Tracking an object through feature space. *Nature* 408:196-199
- \* Bloch F, Hansen W, Packard M (1946) Nuclear Induction *Physical Review* 70:474-485



- 
- \* Bornstein MH, Korda NO (1984) Discrimination and matching within and between hues measured by reaction times: some implications for categorical perception and levels of information processing. *Psychological Research* 46:207-222
  - \* Bornstein MH, Monroe MD (1980) Chromatic information processing: Rate depends on stimulus location in the category and psychological complexity. *Psychological Research* 42:213-225
  - \* Broadbent DE (1958) *Perception and communication*. Pergamon Press, London
  - \* Cave KR, Bichot NP (1999) Visuospatial attention: beyond a spotlight model. *Psychonomic Bulletin and Review* 6:204-223
  - \* Chawla D, Lumer ED, Friston K (2000) Relating macroscopic measures of brain activity to fast, dynamic neuronal interactions. *Neural Computation* 12:2805-2821
  - \* Chawla D, Rees G, Friston KJ (1999) The physiological basis of attentional modulation in extrastriate visual areas. *Nature Neuroscience* 2:676
  - \* Chelazzi L, Duncan J, Miller EK, Desimone R (1998) Responses of neurons in inferior temporal cortex during memory-guided visual search. *Journal of Neurophysiology* 80:2918-2940
  - \* Chelazzi L, Miller EK, Duncan J, Desimone R (2001) Responses of neurons in macaque area V4 during memory-guided visual search. *Cerebral Cortex* 11:761-772
  - \* Chelazzi L, Miller EK, Duncan J, Desimone R (1993) A neural basis for visual search in inferior temporal cortex. *Nature* 363:345-347
  - \* Chen X, Hoffmann KP, Albright TD, Thiele A (2012) Effect of feature-selective attention on neuronal responses in macaque area MT. *Journal of Neurophysiology* 107:1530-1543
  - \* Cherry C (1953) Some experiments on the recognition of speech, with one and with two ears. *Journal of the Acoustical Society of America* 25:975-979

- 
- \* Claeys KG, Dupont P, Cornette L, Sunaert S, Van HP, De SE, Orban GA (2004) Color discrimination involves ventral and dorsal stream visual areas. *Cerebral Cortex* 14:803-822
  - \* Connor CE, Gallant JE, Preddie DC, Van Essen DC (1996) Responses in area V4 depend on the spatial relationship between stimulus and attention. *Journal of Neurophysiology* 75:1306-1308
  - \* Corbetta M, Miezin FM, Dobmeyer S, Shulman GL, Petersen SE (1990) Attentional modulation of neural processing of shape, color, and velocity in humans. *Science* 248:1556-1559
  - \* Corbetta M, Shulman GL (2002) Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain *National Review of Neuroscience* 3:201-215
  - \* Corchs S, Deco G (2004) Feature-based attention in human visual cortex: simulation of fMRI data. *Neuroimage* 21:36-45
  - \* Coull JT (2009) Neural substrates of mounting temporal expectation. *PLOS Biology* 7
  - \* Coull JT, Nobre AC (2008) Dissociating explicit timing from temporal expectation with fMRI. *Current Opinion in Neurobiology* 18:1137-144
  - \* Daffner KR, Zhuravleva TY, Sun X, Tarbi EC, Haring AE, Rentz DM, Holcomb PJ (2012) Does modulation of selective attention to features reflect enhancement or suppression of neural activity? *Biological Psychology* 89:398-407
  - \* Dale AM, Fischl B, Sereno MI (1999) Cortical surface-based analysis. I. Segmentation and surface reconstruction *Neuroimage* 9:179-194
  - \* Daoutis C, Pilling M, Davies I.R.L. (2006) Categorical effects in visual search for colour. *Visual Cognition* 14:217-240
  - \* David SV, Hayden BY, Mazer JA (2008) Attention to stimulus features shifts spectral tuning of V4 neurons during natural vision. *Neuron* 59:509-521
  - \* Delorme A, Makeig S (2004) EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis *Journal of Neuroscience Methods* 134:9-21

- 
- \* Desimone R (1998) Visual attention mediated by biased competition in extrastriate visual cortex. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 353:1245-1255
  - \* Desimone R, Duncan J (1995) Neural mechanisms of selective visual attention. *Annual Review of Neuroscience* 18:193-222
  - \* Deutsch JA, Deutsch D (1963) Some theoretical considerations. *Psychological Review* 70:80-90
  - \* Drivonikou GV, Kay P, Regier T, Ivry RB, Gilbert AL, Franklin A, Davies IR (2007) Further evidence that Whorfan effects are stronger in the right visual field than the left. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U S A* 104:1097-1102
  - \* Duncan J (1996) Cooperating brain systems in selective perception and action. In: Inui T, McClelland JL (eds) *Attention and performance XVI*. MIT Press, Cambridge, MA, pp 549-578
  - \* Duncan J (1984) Selective attention and the organization of visual information. *Journal of experimental psychology: General* 113:501-517
  - \* Duncan J, Humphreys G, Ward R (1997) Competitive brain activity in visual attention. *Current Opinion in Neurobiology* 7:255-261
  - \* Duncan J, Humphreys GW (1989) Visual search and stimulus similarity. *Psychological Review* 96:433-458
  - \* Eimer M (1996) The N2pc component as an indicator of attentional selectivity. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology* 99:225-234
  - \* Eriksen CW, St James JD (1986) Visual attention within and around the field of focal attention: a zoom lens model. *Perception and Psychophysics* 40:225-240
  - \* Eysenck MW, Keane MT (2010) *Cognitive Psychology: A Student's Handbook*. Psychology Press, New York, NY
  - \* Fabiani M, Gratton G, Coles MGH (2000) Event-related brain potentials: Methods, theory and applications. In: Cacioppo J, Tassinari L, Berntson G (eds)

---

*Handbook of Psychophysiology*. Cambridge University Press, New York, NY, pp 53-84

- \* Fechner GT (1860) *Elemente der Psychophysik*. Breitkopf und Härtel, Leipzig
- \* Fischl B, Sereno MI, Dale AM (1999) Cortical surface-based analysis. II: Inflation, flattening, and a surface-based coordinate system *Neuroimage* 9:195-207
- \* Fletcher R (1980) *City University Color Vision Test*
- \* Fonteneau E, Davidoff J (2007) Neural correlates of colour categories. *Neuroreport* 18:1323-1327
- \* Found A, Müller HJ (1996) Searching for unknown feature targets on more than one dimension: investigating a "dimension-weighting" account *Perception and Psychophysics* 58:88-101
- \* Franconeri SL, Simons DJ (2003) Moving and looming stimuli capture attention *Perception and Psychophysics* 65:999-1010
- \* Franklin A, Drivonikou GV, Clifford A, Kay P, Regier T, Davies IR (2008) Lateralization of categorical perception of color changes with color term acquisition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U S A* 105:18221-18225
- \* Gilbert AL, Regier T, Kay P, Ivry RB (2005) Whorf hypothesis is supported in the right visual field but not the left. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U S A* 103:489-494
- \* Goebel R (2000) A fast automated method for flattening cortical surfaces. *Neuroimage* 11:680
- \* Goebel R, Esposito F, Formisano E (2006) Analysis of functional image analysis contest (FIAC) data with brainvoyager QX: From single-subject to cortically aligned group general linear model analysis and self-organizing group independent component analysis. *Human Brain Mapping* 27:392-401
- \* Gramann K, Toellner T, Krummenacher J, Eimer M, Müller HJ (2007) Brain electrical correlates of dimensional weighting: an ERP study *Psychophysiology* 44:277-292

- 
- \* Gramann K, Tollner T, Müller HJ (2010) Dimension-based attention modulates early visual processing *Psychophysiology* 47(5):968-78
  - \* Grill-Spector K, Kushnir T, Hendler T, Edelman S, Itzhak Y, Malach R (1998) A sequence of object-processing stages revealed by fMRI in the human occipital lobe *Human Brain Mapping* 6:316-328
  - \* Gulyás B, Roland PE (1994) Processing and analysis of form, colour, and binocular disparity in the human brain: functional anatomy by positron emission tomography. *European Journal of Neuroscience* 6:1811-1828
  - \* Hadjikhani N, Liu AK, Dale AM, Cavanagh P, Tootell RB (1998) Retinotopy and color sensitivity in human visual cortical area V8. *Nature Neuroscience* 1:235-241
  - \* Haenny P, Maunsell JHR, Schiller PH (1988) State dependent activity in monkey visual cortex II. Retinal and extraretinal factors in V4. *Experimental Brain Research* 69:245-259
  - \* Harter MR, Aine CJ (1984) Brain mechanisms of visual selective attention. In: Parasuraman R, Davies DR (eds) *Varieties of Attention*. Academic Press, London, pp 293-321
  - \* Heinze H-J, Mangun GR, Burchert W, Hinrichs H, Scholz M, Münte TF, Gös A, Scherg M, Johannes S, Hundeshagen H, Gazzaniga MS, Hillyard SA (1994) Combined temporal and spatial imaging of brain activity during visual selective attention in humans. *Nature* 372:543-546
  - \* Helmholtz H (1867) *Handbuch der physiologischen Optik*. Voss, Leipzig
  - \* Hillstrom AP, Yantis S (1994) Visual motion and attentional capture *Perception and Psychophysics* 55:399-411
  - \* Hillyard SA, Anllo-Vento L (1998) Event-related brain potentials in the study of visual selective attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U S A* 95:781-787
  - \* Hillyard SA, Munte TF (1984) Selective attention to color and location: an analysis with event-related brain potentials *Perception and Psychophysics* 36:185-198

- 
- \* Hillyard SA, Vogel EK, Luck SJ (1998) Sensory gain control (amplification) as a mechanism of selective attention: electrophysiological and neuroimaging evidence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 353:1257-1270
  - \* Holmes A, Franklin A, Clifford A, Davies IR (2009) Neurophysiological evidence for categorical perception of colour: evidence from event-related potentials on a visual oddball task. *Brain and Cognition* 69:426-434
  - \* Hopf J-M, Luck SJ, Girelli M, Hagner T, Mangun GR, Schleich H., Heinze H-J (2000) Neural sources of focused attention in visual search. *Cerebral Cortex* 10:1233-1241
  - \* Hunt RWG (1987) *Measuring colour*. Ellis Horwood Ltd, Chichester, UK
  - \* Ikeda T, Osaka N (2007) How are colors memorized in working memory? A functional magnetic resonance imaging study. *Neuroreport* 18:111-114
  - \* James W (1890) *The Principles of Psychology*. Dover, New York, NY
  - \* Jasper HH (1958) The ten-twenty electrode system of the International Federation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology* 10:371-375
  - \* Kastner S, Ungerleider LG (2000) Mechanisms of visual attention in the human cortex *Annual Review of Neuroscience* 23:315-341
  - \* Katzner S, Busse L, Treue S (2009) Attention to the color of a moving stimulus modulates motion-signal processing in macaque area MT: Evidence for a unified attentional system. *Frontiers in Systems Neuroscience* 3
  - \* Kay P, Regier T (2009) Language, thought and color: recent developments. *Trends in Cognitive Science* 10:51-54
  - \* Keil A, Müller MM (2010) Feature selection in the human brain: Electrophysiological correlates of sensory enhancement and feature integration *Brain Research* 1313:172
  - \* Key AP, Dove GO, Maguire MJ (2005) Linking brainwaves to the brain: an ERP primer *Developmental Neuropsychology* 27:183-215
  - \* Kirschstein T (2008) Wie entsteht das EEG? *Das Neurophysiologie-Labor* 30:29-37

- 
- \* Knudsen EI (2007) Fundamental components of attention. *Annual Review of Neuroscience* 30:57-78
  - \* Kourtzi Z, Kanwisher N (2000) Activation in human MT/MST by static images with implied motion. *J Cogn Neurosci* 12:48-55
  - \* LaBerge D (1983) Spatial extent of attention to letters and words. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 9:371-379
  - \* LaBerge D, Brown V (1986) Variations in size of the visual field in which targets are presented: An attentional range effect. *Perception and Psychophysics* 40:188-200
  - \* LaBerge D, Carlson RL, Williams JK, Bunney BG (1997) Shifting attention in visual space: Tests of moving-spotlight models versus an activity-distribution model. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 23:1380-1392
  - \* Lavie N (1995) Perceptual load as a necessary condition for selective attention. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 21:451-468
  - \* Lavie N, Hirst A, de Fockert JW, Viding E (2004) Load theory of selective attention and cognitive control. *Journal of Experimental Psychology* 133:339-354
  - \* Liu Q, Li H, Campos JL, Wang Q, Zhang Y, Qiu J, Zhang Q, Sun HJ (2009) The N2pc component in ERP and the lateralization effect of language on color perception. *Neuroscience Letters* 454:58-61
  - \* Luck SJ (2012) *Event-Related Potentials*. In: Long DL (ed) *APA Handbook of Research Methods in Psychology*. American Psychological Association, Washington, DC
  - \* Luck SJ (2005) *An Introduction to the Event-Related Potential Technique* MIT Press, Cambridge MA
  - \* Luck SJ, Chelazzi L, Hillyard SA, Desimone R (1997) Mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex. *Journal of Neurophysiology* 77:24-42
  - \* Luck SJ, Hillyard SA (1994) Spatial filtering during visual search: Evidence from human electrophysiology. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 20:1000-1014

- 
- \* Luck SJ, Vecera SP (2002) Attention. In: Pashler H, Yantis S (eds) *Steven's Handbook of Experimental Psychology: Volume 1 - Sensation and Perception*. Wiley and Sons, New York, NY
  - \* Mangun GR (1995) Neural mechanisms of visual selective attention. *Psychophysiology* 32:4-18
  - \* Mangun GR, Buonocore MH, Girelli M, Jha AP (1998) ERP and fMRI measures of visual spatial selective attention. *Human Brain Mapping* 6:383-389
  - \* Martinez-Trujillo JC, Treue S (2004) Feature-based attention increases the selectivity of population responses in primate visual cortex *Current Biology* 14:744-751
  - \* Maunsell JH, Treue S (2006) Feature-based attention in visual cortex. *Trends in Neuroscience* 29:317-322
  - \* McAdams CJ, Maunsell JH (2000) Attention to both space and feature modulates neuronal responses in macaque area V4 *Journal of Neurophysiology* 83:1751-1755
  - \* McGinnis EM, Keil A (2011) Selective Processing of Multiple Features in the Human Brain: Effects of Feature Type and Salience. *PLoS ONE* 6
  - \* McKeefry DJ, Zeki S (1997) The position and topography of the human colour centre as revealed by functional magnetic resonance imaging. *Brain* 120:2229-2242
  - \* Moore CJ, Price CJ (1999) Three distinct ventral occipitotemporal regions for reading and object naming. *Neuroimage* 10:181-192
  - \* Motter B (1993) Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli. *Journal of Neurophysiology* 70:909-919
  - \* Motter BC (1994) Neural correlates of feature selective memory and pop-out in extrastriate area V4 *Neuroscience* 14:2190-2199



- 
- \* Müller H, Krummenacher J (2006) Funktionen und Modelle der selektiven Aufmerksamkeit. In: Karnath HO, Thier P (eds) *Neuropsychologie*. Springer Medizin Verlag, Heidelberg
  - \* Müller HJ, Heller D, Ziegler J (1995) Visual search for singleton feature targets within and across feature dimensions *Perception and Psychophysics* 57:1-17
  - \* Müller HJ, Reimann B, Krummenacher J (2003) Visual search for singleton feature targets across dimensions: Stimulus- and expectancy-driven effects in dimensional weighting *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 29:1021-1035
  - \* Müller MM, Andersen S, Trujillo NJ, Valdes-Sosa P, Malinowski P, Hillyard SA (2006a) Feature-selective attention enhances color signals in early visual areas of the human brain *Proceedings of the National Academy of Science U S A* 103:14250-14254.
  - \* Müller MM, Keil A (2004) Neuronal synchronization and selective color processing in the human brain *Journal of Cognitive Neuroscience* 16:503-522
  - \* Müller NG, Mollenhauer M, Rösler A, Kleinschmidt A (2005) The attentional field has a Mexican hat distribution. *Vision Research* 45:1129-1137
  - \* Nobre AC, Rao A, Chelazzi L (2006) Selective attention to specific features within objects: behavioral and electrophysiological evidence *Journal of Cognitive Neuroscience* 18:539-561
  - \* Nothdurft HC (2002) Attention shifts to salient targets. *Vision Research* 42:1287-1306
  - \* O'Craven KM, Downing PE, Kanwisher N (1999) fMRI evidence for objects as the units of attentional selection. *Nature* 401:584-587
  - \* O'Craven KM, Rosen BR, Kwong KK, Treisman A, Savoy RL (1997) Voluntary attention modulates fMRI activity in human MT-MST. *Neuron* 18:591-598
  - \* Ogawa S, Lee TM, Kay AR, Tank DW (1990) Brain magnetic resonance imaging with contrast dependent on blood oxygenation *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U S A* 87:9868-9872

- 
- \* Oldfield RC (1971) The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9:97-113
  - \* Palmer SE (1999) *Vision Science: Photons to Phenomenology*. MIT Press, Bradford Books, Cambridge, MA
  - \* Pauling L, Coryell CD (1936) The Magnetic Properties and Structure of Hemoglobin, Oxyhemoglobin and Carbonmonoxyhemoglobin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U S A* 22:210-216
  - \* Pilling M, Wiggett A, Ozgen E, Davies IR (2003) Is color "categorical perception" really perceptual? *Memory and Cognition* 31:538-551
  - \* Pollmann S (2008) *Allgemeine Psychologie*. Ernst Reinhardt Verlag, München
  - \* Posner MI, Snyder CR, Davidson BJ (1980) Attention and the detection of signals. *Journal of Experimental Psychology* 109:160-174
  - \* Posner MI (1980) Orienting of attention *Quarterly Journal of Experimental Psychology* 32:3-25
  - \* Purcell E, Torrey H, Pound R (1946) Resonance Absorption by Nuclear Magnetic Moments in a Solid *Physical Review* 69:37-38
  - \* Rauschenberger R (2003) Attentional capture by auto- and allo-cues *Psychonomic Bulletin and Review* 10:814-842
  - \* Rees G, Frith CD, Lavie N (1997) Modulating irrelevant motion perception by varying attentional load in an unrelated task. *Science* 278:1616-1619
  - \* Reynolds JH, Chelazzi L, Desimone R (1999) Competitive mechanisms subserve attention in macaque areas V2 and V4 *Journal of Neuroscience* 19:1736-1753
  - \* Reynolds JH, Chelazzi L (2004) Attentional modulation of visual processing. *Annual Review of Neuroscience* 27:611-647
  - \* Rodriguez V, Valdes-Sosa M, Freiwald W (2002) Dividing attention between form and motion during transparent surface perception. *Cognitive Brain Research* 13:187-193
  - \* Roelfsema PR, Lamme VA, Spekreijse H (1998) Object-based attention in the primary visual cortex of the macaque monkey *Nature* 395:376-381

- 
- \* Saenz M, Buracas GT, Boynton GM (2003) Global feature-based attention for motion and color *Vision Research* 43:629-637
  - \* Saenz M, Buracas GT, Boynton GM (2002) Global effects of feature-based attention in human visual cortex *Nature Neuroscience* 5:631-632
  - \* Sanei S, Chambers J (2007) *EEG signal processing*. John Wiley & Sons
  - \* Schoenfeld MA, Tempelmann C, Martinez A, Hopf J-M, Sattler C, Heinze H-J, Hillyard SA (2003) Dynamics of feature-binding during object-selective attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U S A* 100:11806-1811
  - \* Schoenfeld MA, Hopf J-M, Martinez A, Mai HM, Sattler C, Gasde A, Heinze H-J, Hillyard SA (2007) Spatio-temporal analysis of feature-based attention *Cerebral Cortex* 17:2468-2477
  - \* Schubö A, Müller HJ (2009) Selecting and ignoring salient objects within and across dimensions in visual search. *Brain Research* 1283:84-101
  - \* Serences JT, Boynton GM (2007) Feature-based attentional modulations in the absence of direct visual stimulation *Neuron* 55:301-312
  - \* Siok W, Kay P, Wang WS, Chan AH, Chen L, Luke KK, Hai Tan L (2009) Language regions of brain are operative in color perception. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U S A* 106:8140-8145
  - \* Spang K, Morgan M (2008) Cortical correlates of stereoscopic depth produced by temporal delay *Journal of Vision* 8:10.1-12
  - \* Stoppel CM, Boehler CN, Sabelhaus C, Heinze H-J, Hopf J-M, Schoenfeld MA (2007a) Neural mechanisms of spatial- and feature-based attention: a quantitative analysis *Brain Research* 1181:51-60
  - \* Stoppel CM, Boehler CN, Strumpf H, Krebs RM, Heinze H-J, Hopf J-M, Schoenfeld MA (2012) Spatiotemporal dynamics of feature-based attention spread: evidence from combined electroencephalographic and magnetoencephalographic recordings. *Journal of Neuroscience* 32:9671-9676
  - \* Talairach J, Tournoux P (1988) *Coplanar stereotaxic atlas of the human brain*. Thieme, Stuttgart

- 
- \* Tan LH, Chan AH, Kay P, Khong PL, Yip LK, Luke KK (2008) Language affects patterns of brain activation associated with perceptual decision. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U S A* 105:4004-4009
  - \* Tootell RBH, Reppas JB, Kwong KK, Malach R, Born RT, Brady TJ, Rosen BR, Belliveau JW (1995) Functional analysis of human MT and related-visual cortical areas using magnetic resonance imaging. *Journal of Neuroscience* 15:3215-3230
  - \* Treisman A (1988) Features and objects: The fourteenth Bartlett memorial lecture. *Quarterly Journal of Experimental Psychology* 40:201-237
  - \* Treisman A (1964) Selective attention in man. *British Medical Bulletin* 20:12-16
  - \* Treisman A, Gelade G (1980) A Feature-Integration Theory of Attention. *Cognitive Psychology* 12:97-136
  - \* Treisman A, Sato S (1990) Conjunction Search Revisited. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 16:459-478
  - \* Treue S (2001) Neural correlates of attention in primate visual cortex. *Trends in Neurosciences* 24:295-300
  - \* Treue S, Martinez Trujillo JC (1999) Feature-based attention influences motion processing gain in macaque visual cortex *Nature* 399:575-579
  - \* Treue S, Martinez-Trujillo JC (2007) Attending to features inside and outside the spotlight of attention *Neuron* 55:174-176
  - \* Treue S, Maunsell JH (1996) Attentional modulation of visual motion processing in cortical areas MT and MST. *Nature* 382:539-541
  - \* Vangkilde S, Coull JT, Bundesen C (2012) Great expectations: temporal expectation modulates perceptual processing speed. *Journal of experimental psychology. Human perception and performance* 38:1183-1191
  - \* Vogel EK, Luck SJ (2000) The visual N1 component as an index of a discrimination process. *Psychophysiology* 37:190-203

- \* Wegener D, Freiwald WA, Kreiter AK (2004) The influence of sustained attention on stimulus selectivity in macaque visual area MT. *Journal of Neuroscience* 24:6106-6114
- \* Wegener D, Galashan FO, Markowski DN, Kreiter AK (2006) Selective visual attention ensures constancy of sensory representations: Testing the influence of perceptual load and spatial competition. *Vision Research* 46:3563-3572
- \* Welford AT (1952) The psychological refractory period and the timing of high-speed performance – A review and a theory. *British Journal of Psychology* 43:2-19
- \* Wolfe JM, Cave KR, Franzel SL (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 JM (1994) Guided Search 2.0 A revised model of visual search. *Psychonomic Bulletin and Review* 1:202-238
- \* Zanto TP, Toy B, Gazzaley A (2010) Delays in neural processing during working memory encoding in normal aging *Neuropsychologia* 48:13-25
- \* Zeki S, Watson JD, Lueck CJ, Friston KJ, Kennard C, Frackowiak RS (1991) A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. *Journal of Neuroscience* 11:641-649
- \* Zhang W, Luck SJ (2009) Feature-based attention modulates feedforward visual processing *Nature Neuroscience* 12:24-25
- \* Zirnsak M, Hamker FH (2010) Attention alters feature space in motion processing *Journal of Neuroscience* 30:6882-6890

# Anhang



## Abkürzungsverzeichnis

3D	dreidimensional
ACPC	lineare Verbindung zwischen anteriorer und posteriorer Kommissur
AE	elektrische Spannung zwischen aktiver Elektrode und Erdelektrode
ANOVA	analysis of variance (Varianzanalyse)
BA	Brodman area (Brodman-Areal)
BOLD	blood oxygenation level dependent (abhängig vom Sauerstoffgehalt des Blutes)
CBA	cortical surface-based alignment, cortex-based alignment
CP	categorical perception
EEG	electroencephalography (Elektroenzephalografie, -enzephalogramm)
EKP	ereigniskorreliertes Potential
EOG	electrooculography (Elektrookulogramm)
EPI	echo-planar imaging
ERP	event-related potential (ereigniskorreliertes Potential)
fMRI	functional magnetic resonance imaging
fMRT	funktionelle Magnetresonanztomografie/Kernspintomografie
GLM	general linear model (allgemeines lineares Modell)
HRF	hemodynamic response function (hämodynamische Antwortfunktion; Veränderung des MR-Signals durch den BOLD-Effekt)
KR	Kortex-Repräsentation
LH	left hemisphere (linke Hemisphäre)
LVF	left visual field (linke Gesichtsfeldhälfte)
MR	magnetische Resonanz
MTC	mesh time course (3D-Repräsentation funktioneller MR-Daten)
RDP	random dot pattern (Punktwolke)
RE	elektrische Spannung zwischen Referenzelektrode und Erdelektrode
RF	receptive field (rezeptives Feld)
RH	right hemisphere (rechte Hemisphäre)



ROI	region of interest
RT	reaction time (Reaktionszeit)
RVF	right visual field (rechte Gesichtsfeldhälfte)
SD	standard deviation (Standardabweichung)
SE	standard error (Standardfehler)
SN	selection negativity
TE	time to echo (Echozeit; Zeit zwischen Anregung und Messung des MR-Signals )
TR	time to repetition (Wiederholzeit; Zeit zwischen zwei Anregungspulsen während einer MR-Messung)
V1	primary visual area (primärer visueller Kortex; nachfolgende Areale sind aufsteigend nummeriert)
VTC	volume time course (2D-Repräsentation funktioneller MR-Daten)

*Anatomische Bezeichnungen*

AnG	angular gyrus
cgs	cingulate sulcus
cos	collateral sulcus
d	dorsal (z.B. V2d, dorsales Areal V2)
FFA	fusiform face area
LiG	lingual gyrus
MST	middle (medial) superior temporal cortex
MT	middle (medial) temporal cortex
MTG	middle temporal gyrus
mts	middle temporal sulcus
OpIFG	opercular part of the inferior frontal gyrus
ots	occipitotemporal sulcus
pmts	posterior middle temporal sulcus
PPA	parahippocampal place area
RH	right hemisphere (rechte Hemisphäre)

SFG	superior frontal gyrus
sts	superior temporal sulcus
v	ventral (z.B. V2v, ventrales Areal V2)

*Physikalische Einheiten*

°, deg	degree (of visual angle; Bogengrad, Sehwinkelgrad)
μV	Mikrovolt
cd/m <sup>2</sup>	Candela pro Quadratmeter
cm	Zentimeter
Hz	Hertz
kΩ	Kilo-Ohm
mm	Millimeter
ms	Millisekunde



## Danksagung

Zunächst möchte ich meinem Doktorvater, *Prof. Manfred Fahl*, für seine Förderung bei der Umsetzung dieser Arbeit danken. Er hat mir im Verlauf der vergangenen Jahre die Möglichkeit gegeben, einen umfassenden Einblick in die naturwissenschaftliche Forschung zu bekommen. Darüber hinaus danke ich *Prof. Manfred Herrmann*, der sich freundlicherweise bereit erklärt hat, als Zweitgutachter zu fungieren.

*Detlef Wegener* möchte ich für die spannende, intensive, motivierende und inspirierende gemeinsame Zeit danken. Bei den Ergebnisdiskussionen haben wir gelegentlich Kämpfe ausgefochten, jedoch nicht ohne dadurch immer einen ganz entscheidenden Konsens zu finden. Danke für die herzliche Betreuung!

I would like to thank *Anna Franklin* for our collaboration through the last few years, for her huge support and encouragement. It was a great pleasure to work with such an interested and inspiring person. *Dennis Trenner* und *Orlando Galashan* danke ich für ihre große Unterstützung bei der technischen Umsetzung der experimentellen Ideen und Analysemethoden.

Danke liebe *Humanoiden* der Argonnenstraße und des Cogniums, die mich im letzten Jahrzehnt(!) durch die Zeit als studentische Hilfskraft, das Studium und während meiner Promotion begleitet haben.

Vielen Dank an *Michael Herzog* und *Karoline Spang* für die Betreuung meiner HiWi-Tätigkeit in der sie mir erste wissenschaftlichen Erfahrungen rund um die Psychophysik und funktionellen MR vermittelt haben. Besonderen Dank an *Cathleen Grimsen*, die für alle Fragen und Sorgen immer ein offenes Ohr hatte und die unglaubliche Gabe hat, sich unvermittelt in alle Problematiken eindenken zu können. Ganz lieben Dank an *Marc Schipper*, meinem alten und auch neuen Kollegen, der mir ein wertvoller Freund geworden ist. Ostfriesland und Bayern sind durch unseren endlosen Gesprächsstoff ein ganzes Stück zusammengewachsen :) Lieben Dank an *Sven Wischbusen* („SWisch“) für die gemeinsame und humorvolle Zeit im „Lab“ und für das Buch von Steven Luck, das er mir zu Beginn meiner Doktorandenzeit schenkte. „Vielleicht kannst du dieses Buch ja hin und wieder mal gebrauchen!“ vermerkte er auf die Innenseite

– und wie recht er damit hatte! Besonderen Dank an *Sirko Straube* („Duu Herr Straube?“) und *Stephanie Rosemann*, die zu Beginn bzw. am Ende der Doktorandenzeit das Büro mit mir teilten, *Maren Praß* und *Mona Bornschlegl*, die alle enorm zu einer schönen und entspannten Zeit im Cognium beigetragen haben. Danke insbesondere auch an Manuela Jagemann und Margret Harms, die mich bei vielen kleinen Problemen unterstützt haben.

Lieben Dank an *Carina Volk* und *Nilgün Dagdelen*, dass ich sie bei der Erstellung ihrer Projekt- und Bachelorarbeiten begleiten durfte. Auch möchte ich mich bei allen *Probanden* bedanken, DaHo001 bis DaHo065, und noch einigen mehr, die zum Teil mehrmals an Experimenten teilnahmen. Danke für das großes Interesse und Durchhaltevermögen unter zum Teil sehr anstrengenden Versuchsbedingungen. Mr. ERP, *Steven Luck* – it was a great pleasure to read his books and articles about the ERP technique which had a huge impact on the design of our ERP experiments. Danke auch liebe *Fritz Kola*, ohne sie hätte ich insbesondere das letzte Jahr wohl nicht überstanden :)

Ein liebes Dankeschön an meinen Freundeskreis, insbesondere den *Fishbones* für ihr Mitfiebern und die vielen Aufmunterungen – Mine Mütze, Timur Cetin, Deniz Karaagac, Wiebke und Sven Gelder... dankeschön! Herzlichen Dank auch Alan, Bruni und Vivian Gledhill sowie Katharina Bitterwolf für ihr Interesse und ihre Unterstützung, besonders in den letzten Monaten.

Ein innigster Dank an *Kevin Gledhill* für seinen immensen Rückhalt. Ohne ihn wäre diese Arbeit mit Sicherheit nicht entstanden. Sein stetiger und unverwüstlicher Optimismus half mir aus so manchem Tief. *Jonah Gledhill*, dem kleinen Tiger, danke ich für seine mitreißend Art. Voller Tatendrang lässt er mich die Welt mit jedem Tag neu entdecken und sorgte gleichsam für eine ganz wundervolle Ablenkung von der Arbeit :)

Und schließlich einen ganz besonderen Dank an meine Eltern, *Irmis* und *Gerd Högl*, die immerzu an mich geglaubt haben. Ich danke ihnen aus ganzem Herzen für die Wurzeln und Flügel, die sie mir gegeben haben und für ihre außergewöhnliche Unterstützung und Geduld.

*Danke!*

~

*“Du änderst deine Richtung, aber der Sandsturm verfolgt dich.  
Du änderst wieder die Richtung und wieder folgt dir der Sturm. Immer und immer wieder.  
Wie ein wilder Tanz mit dem toten Gott kurz vor der Dämmerung.  
Der Sturm kommt nicht einfach von irgendwoher. Als hätte er nichts mit dir zu tun.  
Du selbst bist der Sturm. Etwas in dir.  
Also bleibt dir nichts anderes übrig, als dich dem Sturm zu stellen.”*

Biutiful (2010)



---

## Eigenständigkeitserklärung

Die der Arbeit zugrunde liegenden Untersuchungen habe ich selbstständig durchgeführt und ausgewertet.

Ich versichere, dass ich die vorliegende Arbeit mit dem Thema „*Bildgebende Untersuchungen zum Einfluss der Aufmerksamkeit auf die visuelle Objektwahrnehmung des Menschen*“ ausschließlich unter Hinzunahme der angegebenen Hilfsmittel und Quellen angefertigt habe. Ferner sind alle wörtlich oder inhaltlich übernommenen Stellen anderer Werke im Text als solche kenntlich gemacht.

.....  
Ort, Datum

.....  
Daniela Gledhill



