

Institut für Hirnforschung – Abteilung für theoretische Neurobiologie  
Zentrum für Kognitionswissenschaften (ZKW)

---

**Untersuchung des Einflusses von  
Aufmerksamkeit auf die Interaktion der Areale  
V1 und V4 des Rhesusaffen bei einem  
Formidentifikations-Paradigma**

---

**DISSERTATION**

zur Erlangung des akademischen Grades  
Doktor der Naturwissenschaften  
(Dr. rer. nat.)

vorgelegt dem  
**Fachbereich 2 für Biologie und Chemie**



von  
**Dipl. Biol. Simon D. Neitzel**  
Bremen, Januar 2014

## **Dissertation**

Untersuchung des Einflusses von Aufmerksamkeit auf die Interaktion der Areale V1  
und V4 des Rhesusaffen bei einem Formidentifikations-Paradigma

---

**1. Gutachter** : Prof. Dr. Andreas Kreiter

**2. Gutachter** : Prof. Dr. Michael Koch

**Betreuerin** : Dr. Sunita Mandon

**Öffentliches Kolloquium** : 4. März 2014

# ERKLÄRUNG

Name: *Simon Neitzel*

Anschrift: *Bei den Drei Pfählen 87; 28 205 Bremen*

Ort, Datum: *Bremen, den 10. Januar 2014*

Hiermit erkläre ich, dass ich die Doktorarbeit mit dem Titel:

**Untersuchung des Einflusses von Aufmerksamkeit auf die Interaktion der Areale V1 und V4 des Rhesusaffen bei einem Formidentifikations-Paradigma**

selbstständig verfasst und geschrieben habe und außer den angegebenen Quellen keine weiteren Hilfsmittel verwendet habe.

Ebenfalls erkläre ich hiermit, dass es sich bei den von mir abgegebenen Arbeiten um drei identische Exemplare handelt.

---

(Unterschrift)



# INHALTSVERZEICHNIS

<b>ERKLÄRUNG</b>	iii
<b>1 EINLEITUNG</b>	<b>1</b>
1.1 <b>Untersuchte Areale</b>	2
1.2 <b>Aufmerksamkeit</b>	4
1.3 <b>Synchronisation</b>	6
1.3.1 Gamma-Zyklus	6
1.3.2 Lokale Synchronisation	8
1.3.3 Interareale Kohärenz	10
1.4 <b>Fragestellung</b>	11
<b>2 MATERIAL UND METHODEN</b>	<b>13</b>
2.1 <b>Verhaltensaufgabe</b>	13
2.1.1 Ablauf der Verhaltensaufgabe	13
2.1.1.1 Antworttypen	15
2.1.2 Stimuli	17
2.1.3 Experimentelle Voraussetzungen	19
2.2 <b>Versuchstier</b>	19
2.2.1 Operative Eingriffe	20
2.2.2 Trepanation und Pflege	21
2.3 <b>Versuchsaufbau</b>	22
2.3.1 Anzeige	23
2.3.2 Augenpositionsmessung	24
2.3.3 Belohnungssystem	25
2.3.4 Signal-Akquisition und -Verstärkung	25
2.3.5 Elektrodensysteme	26
2.3.5.1 Multielektrodenarrays	26
2.3.5.2 Einzelelektroden	31
2.4 <b>Datenaufnahme</b>	35
2.4.1 Vorbereitung und Durchführung der Ableitungen	35
2.4.2 Impedanzmessung	36
2.5 <b>Datenauswertung</b>	36
2.5.1 Vorverarbeitung	36
2.5.2 Programme	38
2.5.3 Feldpotentialdaten	39
2.5.3.1 Wavelet-Transformation	39
2.5.3.2 RF-Karten	40
2.5.3.3 Lokale Feldpotentiale	40
2.5.3.4 Phasenkohärenz	41
2.5.4 Aktionspotentialdaten	42
2.5.4.1 Clustering	42
2.5.4.2 Feuerraten	43
2.5.4.3 Spike-Field-Coherence	44
2.5.4.4 Aktionspotential-getriggerte Phasenkohärenz	44
2.5.5 Datenselektion	45

2.5.5.1	Angeglichene V1-Aktivität	48
2.5.5.2	Verhaltensdaten	48
2.5.6	Statistik	48
2.5.6.1	Normalverteilung der Daten	48
2.5.6.2	Vergleich der Mittelwerte	49
<b>3</b>	<b>ERGEBNISSE</b>	<b>51</b>
<b>3.1</b>	<b>Kontrollen</b>	<b>51</b>
3.1.1	Kartierung der rezeptiven Felder	51
3.1.2	Augenpositionen	52
3.1.3	Umrandete und gefüllte Figuren	53
3.1.3.1	Verhaltensleistungen	53
3.1.3.2	Reaktionszeiten	54
3.1.3.3	Stimulusantworten	55
3.1.3.4	Interareale Kohärenzen	56
3.1.4	Einzel- und duale Präsentationen	57
3.1.4.1	Verhaltensdaten	57
3.1.4.2	Reaktionszeiten	60
3.1.4.3	Stimulusantworten	65
3.1.4.4	Interareale Kohärenzen	69
3.1.5	V1-Stimulusantworten	74
3.1.5.1	Beispielergebnisse	74
3.1.5.2	Populationsanalysen	74
3.1.6	V4-Stimulusantworten	75
3.1.6.1	Beispielergebnisse	76
3.1.6.2	Populationsanalysen	77
<b>3.2</b>	<b>Interareale Kohärenzen</b>	<b>78</b>
3.2.1	Beispielergebnisse	78
3.2.2	Populationsanalysen	80
<b>3.3</b>	<b>Kohärenz bei angeglicher V1-Stimulusantwort</b>	<b>83</b>
<b>3.4</b>	<b>Phasenwinkeldifferenzen</b>	<b>83</b>
<b>3.5</b>	<b>Zusammenfassung</b>	<b>86</b>
<b>4</b>	<b>DISKUSSION</b>	<b>87</b>
<b>4.1</b>	<b>Einfluss von Aufmerksamkeit auf interareale Kohärenzen</b>	<b>87</b>
<b>4.2</b>	<b>Phasenwinkeldifferenzen</b>	<b>92</b>
<b>4.3</b>	<b>Kontrolle der Voraussetzungen</b>	<b>97</b>
4.3.1	Lage der rezeptiven Felder	97
4.3.2	Umrandete und gefüllte Figuren	100
4.3.3	Verhaltensleistungen	103
4.3.4	Einzel- und duale Präsentationen	106
4.3.5	Einfluss von Aufmerksamkeit auf die Stimulusantwort	109
4.3.5.1	V1-Stimulusantwort	109
4.3.5.2	V4-Stimulusantwort	110
<b>4.4</b>	<b>Schlussfolgerungen</b>	<b>111</b>
	<b>BIBLIOGRAPHIE</b>	<b>117</b>

---

<b>A</b>	<b>ABKÜRZUNGEN</b>	131
<hr/>		
<b>B</b>	<b>ROHDATEN</b>	133
<b>B.1</b>	<b>Rohdaten-Tabellen</b> .....	133
<b>B.2</b>	<b>VI-Multielektrodenarray</b> .....	138
<hr/>		
<b>C</b>	<b>VERÖFFENTLICHUNGEN</b>	141
<b>C.1</b>	<b>Im Rahmen der Promotion</b> .....	141
C.1.1	Artikel .....	141
C.1.2	Konferenzbeiträge .....	141
<b>C.2</b>	<b>Außerhalb des Dissertationsthemas</b> .....	143
C.2.1	Artikel .....	143
C.2.2	Konferenzbeiträge .....	143
<hr/>		
	<b>DANKSAGUNG</b>	145

---





# 1 EINLEITUNG

Das Sehen ist einer der wichtigsten Sinne des Menschen und vieler Tiere. Daher war und ist es Gegenstand intensiver experimenteller und theoretischer Forschung. Von der *Retina*<sup>(1)</sup>, über den *Nucleus geniculatus lateralis* (LGN) und den primären visuellen Kortex (V1), sekundären visuellen Kortex (V2) und quartären visuellen Kortex (V4) hin zu Arealen weiter oben in der Verarbeitungshierarchie werden die visuellen Informationen der Umwelt in immer spezialisierteren Arealen verarbeitet und für die Wahrnehmung und Verhaltenssteuerung aufgearbeitet (KANDEL ET AL. [2000], Kapitel 25, Seite 501f.).

Die Selektion von Information aus der Gesamtheit aller verfügbaren Informationen wird durch Ausrichtung von Aufmerksamkeit bewerkstelligt (CHUN & WOLFE [2005]) – daher auch der Begriff der selektiven Aufmerksamkeit (DUNCAN [1984], CARRASCO [2011]). Dies ist notwendig, da die Verarbeitungskapazität des Gehirns trotz seines gewaltigen Ausmaßes nicht ausreicht, um alle eintreffenden Reize gleich gut zu verarbeiten (KASTNER & UNGERLEIDER [2001], SUMMERFIELD & EGNER [2009], KANDEL ET AL. [2000], Kapitel 25, Seite 504f.). Auch ist ein Großteil der verfügbaren Informationen meist nicht verhaltensrelevant und es dringt nur ein kleiner Teil des Gesehenen ins Bewusstsein vor (KASTNER & UNGERLEIDER [2001], WOMELSDORF ET AL. [2006b]). Es muss also eine sinnvolle Datenreduktion auf die relevanten Informationen stattfinden.

Dazu bedarf es einer ausgefeilten Signaltransfer-Infrastruktur, die es dem Gehirn ermöglicht, verhaltensrelevante Information zu selektieren und vorhandene, irrelevante Information möglichst zu ignorieren. Die sensorischen Informationen müssen dynamisch und situationsabhängig durch das auf dieser Zeitskala von wenigen hundert Millisekunden starre anatomische Netzwerk geleitet werden (engl. *routing*, FRIES [2005]).

Dies wird erschwert durch die konvergente Struktur des visuellen Kortex. Die Größe der rezeptiven Felder (RFs)<sup>(2)</sup> nimmt in der Verarbeitungshierarchie zu. So sind diese in frühen Arealen (beispielsweise in V1) deutlich kleiner als in höheren (wie zum Beispiel V4; HUBEL & WIESEL [1974], SMITH ET AL. [2001]). Es findet eine Konvergenz statt, bei der immer größere Bereiche des Gesichtsfeldes von einzelnen RFs abgedeckt werden, wobei diese zunehmend komplexere Eigenschaften repräsentieren und verarbeiten (HEGDÉ & ESSEN [2007], GATTASS ET AL. [2005], VANRULLEN & KOCH [2003]).

Durch die Konvergenz kann es dazu kommen, dass mehr als ein Objekt in einem RF zu liegen kommt, jedoch nur eines davon verhaltensrelevant ist. Dies wiederum führt zu dem

<sup>(1)</sup> Es wird versucht, soweit vertretbar, deutsche Begriffe zu verwenden. Wo es aber für einen besseren Lesefluss nötig ist, wird die international gültige englische, lateinische bzw. griechische Terminologie beibehalten. Ein Beispiel sind die *Trials*, für die es zwar eine deutsche Umschreibung gibt (*einzelne Versuchsdurchläufe*), die aber einfacher und eindeutiger mit dem englischen Terminus bezeichnet werden. Diese Begriffe werden bei der ersten Verwendung kursiv gedruckt.

<sup>(2)</sup> Unter RFs wird in dieser Arbeit (die sich ausschließlich mit visuellen Reizen befasst) der Bereich des visuellen Gesichtsfeldes verstanden, der die Aktivität eines Neurons oder einer Neuronengruppe moduliert (auch klassisches RF genannt; GALL ET AL. [2002]). Es wird hier aber nicht zwischen den RFs von Einzelneuronen und Populationen unterschieden. Da nur (kleinere und größere) Populationen betrachtet werden ist mit RF immer das Populations-RF gemeint.

Problem, dass die verarbeitenden Neurone Informationen von zwei (oder mehr) Objekten erhalten, wovon jedoch nur der Teil verarbeitet werden darf, der verhaltensrelevant ist und daher mit Aufmerksamkeit belegt wurde. Die Eingänge, welche die Signale der unterschiedlichen Objekte tragen, konkurrieren also um die Verarbeitung in der Neuronenpopulation (DESIMONE [1998]). Durch selektive Aufmerksamkeit kommt es dann zu einer selektiven Verarbeitung der verhaltensrelevanten Signale (MORAN & DESIMONE [1985], TREUE & MAUNSELL [1996], BI & POO [1998], RUBEHN ET AL. [2009]). Dies wird mit dem Modell der *biased competition* beschrieben (frei übersetzt: beeinflusste Konkurrenzsituation; DESIMONE [1998]). Ein möglicher Mechanismus für die selektive Verarbeitung ist neuronale Kohärenz<sup>(3)</sup> im  $\gamma$ -Band (30–100 Hz; FRIES ET AL. [2007], ZEITLER ET AL. [2008]), wobei Aufmerksamkeit die Stärke der intraarealen (TAYLOR ET AL. [2005], FRIES ET AL. [2001]) oder interarealen Kohärenz (SAALMANN ET AL. [2007], GREGORIOU ET AL. [2009]) moduliert.

Um genauer untersuchen zu können, wie die Selektion von verhaltensrelevanter visueller Information mechanistisch funktioniert, sollen in zwei visuellen Arealen im Makakengehirn extrazelluläre, elektrophysiologische Ableitungen durchgeführt werden. Die Areale müssen dafür in der Verarbeitungshierarchie hintereinander geschaltet sein, und so unterschiedlich große RFs besitzen, dass die verwendeten Stimuli in dem einen Areal ein RF gut ausfüllen und in dem anderen mindestens zwei dieser Stimuli in einem RF gelegt werden können um eine Konkurrenzsituation zu schaffen. Durch die Analyse der Modulation der interarealen Kopplung zwischen den abgeleiteten Neuronenpopulationen kann der Mechanismus der Selektion genauer untersucht werden.

Im Folgenden werden die wichtigen Begriffe und Hintergründe umrissen. Neben einem kurzen Überblick über die untersuchten Areale V1 und V4 werden die selektive Aufmerksamkeit und die Synchronisation von Neuronenpopulationen genauer beschrieben.

## 1.1 UNTERSUCHTE AREALE

Im Rahmen dieser Arbeit wurden intrakortikale Elektroden in den Arealen V1 und V4 platziert. Die Auswahl der beiden Areale hatte mehrere Gründe. Zum einen sind beide Areale gut mit Ableitelektroden zu erreichen, da ein Großteil ihrer Fläche direkt an der Oberfläche liegt. Somit können die Elektroden, ohne andere Gehirnbereiche durchfahren zu müssen, mit nur kurzen Wegstrecken ins Zielgebiet gefahren werden. Zum anderen lassen sich so leichter überlappende RFs finden. D.h. die Elektroden konnten so arrangiert werden, dass beide

---

<sup>(3)</sup> An dieser Stelle sollen die nicht immer einheitlich benutzten Begriffe Oszillation, Synchronisation und Kohärenz voneinander abgegrenzt werden. Oszillation bedeutet eine wiederholte zeitliche Abfolge von Schwingungen. Ähnlich einem Pendel kann auch ein Neuron in einem relativ gleichmäßigen Rhythmus feuern und damit oszillierend aktiv sein. Feuern mehrere Neurone gleichzeitig, so tun sie es synchron. Das kann, muss aber nicht, oszillierend geschehen und schlägt sich bei genügend beteiligten Neuronen messbar im lokalen Feldpotential (LFP) nieder. Sind die Neurone nicht zeitgleich, aber konstant zeitversetzt aktiv, so feuern sie kohärent, was in dieser Arbeit zum Beispiel als *phase coherence* (PC) gemessen wird. Das zeitversetzte Feuern ist vor allem bei interarealen Verbindungen von Bedeutung, da die Signallaufzeiten (engl. *conduction delay*) ein synchrones Feuern mit nachgeschalteten Populationen oft ausschließen. Die Synchronisation kann damit als Variante der Kohärenz betrachtet werden, bei der der Zeitversatz Null ist.

abgeleiteten Neuronenpopulationen den gleichen Gesichtsfeld-Bereich repräsentierten. Dies war für das Experiment essentiell. Aufgrund ihrer günstigen Lage sind beide Areale bereits sehr gut untersucht und die gewonnenen Ergebnisse lassen sich so leicht mit der Literatur vergleichen. Im Folgenden werden die Charakteristika der beiden Areale kurz dargestellt.

V1 ist das erste kortikale Areal, in welchem visuelle Information verarbeitet wird (KAHLE & FROTSCHER [2001]) und gleichzeitig mit etwa 1 120 – 1 343 mm<sup>2</sup> und schätzungsweise 200 Millionen Neuronen auch das größte sensorische Areal (CALLAWAY [1998], FELLEMAN & ESSEN [1991]). Es bedeckt den größten Teil des *Gyrus occipitalis* und liegt fast komplett an der Außenseite des Großhirns, womit es leicht für Experimente zu erreichen ist. Benannt wird V1 auch nach einem in histologischen Schnitten sichtbaren, dunklen Streifen (Gennari-Streifen) in Schicht 4 als *striärer* Kortex und nachfolgende Areale als extrastriär (KANDEL ET AL. [2000], Kapitel 27, Seite 532). Den größten Anteil an eingehenden Signalen erhält V1 vom LGN, der seinerseits Axone von der Retina erhält. V1 fungiert dabei als eine Art Schnittstelle zu den höheren visuellen Arealen (GOEBEL ET AL. [2012], wobei die visuelle Information an den ventralen und dorsalen Verarbeitungspfad weiterleitet werden (KANDEL ET AL. [2000], Kapitel 28, Seite 550). In einer retinotopen<sup>(4)</sup> Organisation werden in V1 basale Eigenschaften von optischen Reizen wie Kantenorientierung, Kontrast, räumliche Frequenz, Farbkontraste und Bewegungsrichtung verarbeitet und in nachfolgende Areale der visuellen Verarbeitungshierarchie prozessiert (GALL ET AL. [2002], SINCICH & HORTON [2005]). Weiterhin zeigt sich in V1 ein Muster der okulären Dominanzsäulen, in denen abwechselnd Information vom rechten und linken Auge verarbeitet werden (KANDEL ET AL. [2000], Kapitel 27, Seite 539f.).

Das Areal V4 liegt auf dem *Gyrus prelunatus* und liegt damit zu einem Teil an der Außenseite des Großhirns. V4 ist ebenfalls retinotop organisiert, etwa 540 mm<sup>2</sup> groß (FELLEMAN & ESSEN [1991]) und erhält unter anderem von V1 als auch von V2 Eingang (MARKOV ET AL. [2011], GATTASS ET AL. [2005]). V4 besitzt Projektionen zu diesen beiden, aber auch noch zu viel mehr Arealen (UNGERLEIDER ET AL. [2007]). Die gefundenen spezifischen Verbindungen zwischen den Arealen (FELLEMAN & ESSEN [1991], GOEBEL ET AL. [2012]) und viele Experimente (ESSEN & GALLANT [1994], TANIGAWA ET AL. [2010], ROE ET AL. [2012], VAN ESSEN [2005], YAU ET AL. [2013]) zeigen die Wichtigkeit von V4 in der Farb- und Formwahrnehmung (GOEBEL ET AL. [2012]). Es gehört zum ventralen Verarbeitungspfad und ist damit im Gegensatz zum dorsalen an der Verarbeitung und Repräsentation von bewusst zugänglichen, visuellen Informationen beteiligt (KRAVITZ ET AL. [2011], KANDEL ET AL. [2000], Kapitel 25, Seite 500ff.). Die Stimulusantworten in V4 werden durch Aufmerksamkeit deutlich moduliert (ROE ET AL. [2012]), was es für das hier untersuchte Paradigma sehr geeignet macht.

In Bezug auf diese Arbeit ist in beiden Arealen die Verarbeitung von Kontrastkanten und deren Orientierung wichtig sowie zusätzlich in V4 die Verarbeitung von einfachen Form-

---

<sup>(4)</sup> Der Ausdruck Retinotopie beschreibt hier den Umstand, dass benachbarte Bereiche des Gesichtsfeldes und damit auch der Retina benachbart im visuellen Kortex verarbeitet werden; die zweidimensionalen Informationen der Retina werden also auch zweidimensional in den Kortex projiziert (GALL ET AL. [2002], KANDEL ET AL. [2000], Kapitel 25, Seite 496).

elementen, die erst in späteren Arealen zu kompletten, wahrnehmbaren und erkennbaren Formen zusammengesetzt werden (siehe ESSEN & GALLANT [1994]). Weiterhin ist die Zunahme der RF-Größe von der Retina zu höheren visuellen Arealen durch die konvergente Struktur der Verarbeitungshierarchie ein wichtiger Aspekt. Dadurch ist es möglich, mehrere Stimuli so im visuellen Gesichtsfeld zu platzieren, dass sie in nur einem V4-RF, aber in mehreren separaten RFs in V1 verarbeitet werden.

## 1.2 AUFMERKSAMKEIT

Da der Begriff der Aufmerksamkeit nicht klar definiert ist (GALL ET AL. [2002]), werden im Folgenden die unterschiedlichen Arten von Aufmerksamkeit gegeneinander abgegrenzt und die für diese Arbeit relevanten Begriffe näher erläutert.

Zunächst soll die Sinnesqualität eingegrenzt werden. In der vorliegenden Arbeit wird ausschließlich visuelle Aufmerksamkeit untersucht, neben der es für jeden Sinn weitere gibt: akustische, haptische (inklusive propriozeptive), olfaktorische und gustatorische Aufmerksamkeit.

Zum anderen ist zu unterscheiden, ob die Ausrichtung der Aufmerksamkeit willkürlich oder unwillkürlich erfolgt. Für den letzteren Fall kommen Situationen in Frage, in denen ein plötzlich auftretender Reiz die Aufmerksamkeit *an sich reißt*. Nimmt man beispielsweise ohne Vorwarnung einen hellen Blitz wahr, so sieht man automatisch in die entsprechende Richtung. Hierbei wird die unwillkürliche Ausrichtung der Aufmerksamkeit *bottom-up* – also mittels von unten nach oben in der Verarbeitungshierarchie gerichteten *Feedforward*-Verbindungen – ausgerichtet (BUSCHMAN & MILLER [2007], DESIMONE & DUNCAN [1995], VARELA ET AL. [2001]). Im Gegensatz dazu kann Aufmerksamkeit auch unabhängig von äußeren Reizen willkürlich ausgerichtet werden und damit ein räumlicher Bereich des Gesichtsfeldes, ein Objekt oder eine Eigenschaft für die Verarbeitung bzw. Wahrnehmung ausgewählt werden. Dies geschieht dann *top-down* via *Feedback*-Verbindungen (BUFFALO ET AL. [2010], SPRATLING & JOHNSON [2004], BUSCHMAN & MILLER [2007], DESIMONE & DUNCAN [1995]), also mittels entgegen der Verarbeitungshierarchie gerichteten anatomischen Verbindungen. Der top-down-Mechanismus kommt in dem vorliegenden Experiment zur Anwendung. Es bleibt zu erwähnen, dass diese beiden Mechanismen natürlich auch interagieren können und sich nicht gegenseitig ausschließen.

Die im Menschen erhobenen Magnetresonanz-Tomographie (MRT)-Daten von MELLONI ET AL. [2012] legen nahe, dass die Aktivität von V1 komplett von bottom-up-Signalen bestimmt wird, während im humanen Areal hV4 beide Mechanismen eine Rolle spielen. Aber auch in V1 werden top-down-abhängige Aufmerksamkeitseffekte gefunden (MUNNEKE ET AL. [2008], MCADAMS & REID [2005], SENGPIEL & HÜBENER [1999]), so auch in dieser Arbeit<sup>(5)</sup>. Eine wichtige Rolle in der Modulation der neuronalen Aktivität in V4 spielen die frontalen Augenfelder (

---

<sup>(5)</sup> Neben der Modulation durch Aufmerksamkeitseffekte gibt es auch den Nachweis von Belohnungseffekten in V1 (STĂNIȘOR ET AL. [2013]), die in diesen Experimenten aber keine gesonderte Rolle spielen.

*frontal eye fields* (FEF))<sup>(6)</sup> über Feedback-Verbindungen (ANDERSON ET AL. [2011b]). Auch für eine Beteiligung der *Nuclei des Thalamus* gibt es Hinweise (SAALMANN ET AL. [2012], SCHMID ET AL. [2012]). Dabei zeigt sich, dass insbesondere die phasisch (engl. *bursting*) feuernden Zellen in V4 durch Aufmerksamkeit in der Feuerrate moduliert werden (ANDERSON ET AL. [2011a, 2013]).

Neben der Ursache der Ausrichtung der Aufmerksamkeit kann auch die Art der Ausrichtung unterschieden werden. So können Blickrichtung und Ort der Aufmerksamkeit übereinstimmen (engl. *overt attention*) oder nicht (verdeckte Aufmerksamkeit, engl. *covert attention*; siehe CARRASCO [2011]). Im ersten Fall wird das Zielobjekt in die *Fovea centralis* der Retina gebracht. Im zweiten Fall hingegen bleibt das Objekt in peripheren Bereichen der Retina und die Fovea wird im Rahmen von Experimenten meist auf einen Fixationspunkt gerichtet. Auf diese Weise kann die hohe Auflösung der Fovea von der verstärkten Verarbeitung durch selektive Aufmerksamkeit effektiv voneinander entkoppelt werden (CHELAZZI ET AL. [2009]). In den hier beschriebenen Experimenten wird ausschließlich mit verdeckter Aufmerksamkeit gearbeitet.

Zusätzlich kann das Ziel der Aufmerksamkeit unterschieden werden. So ist es möglich, die Aufmerksamkeit auf einen Ort im Gesichtsfeld, auf ein darin enthaltendes Objekt oder auf eine von dessen Eigenschaften auszurichten (räumliche oder raumbasierte, objektbasierte und eigenschaftsbasierte Aufmerksamkeit; engl. *spatial* oder *space-based*, *object-based* und *feature-based attention*; siehe HOPF ET AL. [2005], CARRASCO [2011], TREUE [2001], REYNOLDS & CHELAZZI [2004], SCHOLL [2001]). Als Beispiel könnte man bei zwei nebeneinander sichtbaren Äpfeln sowohl den einen Apfel (objektbasiert) als auch die unterschiedlichen Farben selektieren (eigenschaftsbasiert). Zur genauen Abgrenzung zwischen räumlicher und objektbasierter Aufmerksamkeit siehe SOTO & BLANCO [2004], DUNCAN [1984], SCHOLL [2001] und OLSON [2001]. In dem hier verwendeten Experiment muss das Versuchstier ein Objekt als solches mittels Aufmerksamkeit auswählen; die Eigenschaften sind dabei nur insofern interessant, als die Form des Objektes sich fortwährend verändert und eine erinnerte Form wiedererkannt werden muss. Das zweite gezeigte Objekt muss ignoriert werden, wird also nicht mit Aufmerksamkeit belegt.

In neuronalen Daten zeigen sich die Effekte von Aufmerksamkeit unterschiedlich. Oft wird eine erhöhte Aktivität verzeichnet (Feuerraten: MORAN & DESIMONE [1985], LFPs: TAYLOR ET AL. [2005], MRT: BÜCHEL ET AL. [1998], TOOTELL ET AL. [1998], SENGPIEL & HÜBENER [1999], BREFCZYNSKI & DEYOE [1999], Positronenemissionstomographie (PET): CORBETTA ET AL. [1991], POSNER & DRIVER [1992]), manchmal auch eine Abnahme (Feuerraten: MOTTER [1993]; siehe auch CARRASCO [2011]); je höher das Areal in der visuellen Verarbeitungshierarchie

---

<sup>(6)</sup> Ein Arealkomplex mit starken Feedback-Verbindungen nach V4 und einer wichtigen Funktion auch für Augenbewegungen in Form von Sakkaden (GREGORIOU ET AL. [2012]). In Abhängigkeit von Aufmerksamkeit ändert sich analog zum Paar V1-V4 die Kohärenz zwischen V4-FEF, wobei FEF die Kopplung initiiert (GREGORIOU ET AL. [2009]).

steht, desto stärker ist in der Regel der Einfluss der Aufmerksamkeit (dies gilt zumindest für die frühen, retinotop organisierten Areale; siehe MONTIJN ET AL. [2012], MAUNSELL & COOK [2002] und BRESSLER ET AL. [2013]). So sind die Effekte beispielsweise in V4 stärker als in V1.

Die Kohärenz zwischen den Neuronenpopulationen, auf welche in dieser Arbeit der Schwerpunkt gelegt wurde, wird durch Aufmerksamkeit ebenfalls meist verstärkt (*spike triggered average* (STA)-Energie: FRIES ET AL. [2001], PC- und Aktionspotential (AP)-Kohärenz: SAALMANN ET AL. [2007], *spike field coherence* (SFC): GREGORIOU ET AL. [2009, 2012]).

Ob sich die erhöhten Aktivitäten additiv (durch Aufmerksamkeit wird die neuronale Aktivität eines sensorischen Eingangs um einen konstanten Betrag erhöht) oder multiplikativ zeigen (durch Aufmerksamkeit wird die neuronale Aktivität um einen bestimmten Faktor erhöht; schwache Stimulusantworten werden weniger verstärkt, als starke), ist umstritten (HAMKER [2004]). Die Daten deuten aber in Richtung eines multiplikativen Einflusses (TREUE [2001], MCADAMS & MAUNSELL [1999], HAMKER [2004], WOMELSDORF ET AL. [2008], MCADAMS & REID [2005]), was im Rahmen des *response gain*-Mechanismus (engl. für Antwortverstärkung) Eingang in die Literatur gefunden hat (REYNOLDS ET AL. [2000], WILLIFORD & MAUNSELL [2006]). Untersucht man den Einfluss von Aufmerksamkeit auf unterschiedliche Stimuluskontraste, so können die Ergebnisse durch das *contrast gain*-Modell (engl. für Kontrastverstärkung) besser erklärt werden. Hierbei wird die effektive Stimulusstärke moduliert und anders als im *response gain*-Mechanismus insbesondere schwache Kontraste durch Aufmerksamkeit verstärkt (REYNOLDS ET AL. [2000]). Es finden sich aber auch für das additive Modell Hinweise (CHEN & SEIDEMANN [2012]); auch in dieser Arbeit weist ein Ergebnis auf einen additiven Einfluss von Aufmerksamkeit hin (siehe Abbildung 3.24 auf Seite 75 und Abschnitt 4.3.5.1 V1-STIMULUSANTWORT auf Seite 109).

Als Folge der aufmerksamkeitsabhängigen Modulation der Stimulusantworten kann der Informationsfluss durch die Hierarchie der sensorischen Areale so angepasst werden, dass je nach Situation die für das Verhalten relevanten Informationen für die weitere Verarbeitung selektiert werden können (DESIMONE & DUNCAN [1995], CHUN & WOLFE [2005]).

## 1.3 SYNCHRONISATION

### 1.3.1 GAMMA-ZYKLUS

Die Aktivität und Kohärenz im  $\gamma$ -Band-Bereich spielt in dieser Arbeit die zentrale Rolle und so soll hier nun in kompakter Form der Ursprung dieser Aktivität beschrieben werden. Der Buchstabe *gamma* ( $\gamma$ ) für Frequenzen von 35–45 Hz eines Elektroenzephalogramms wurde zuerst von JASPER & ANDREWS [1938] benutzt und verwendet. Zuvor hatte Hans Berger 1933 den griechischen Buchstaben alpha ( $\alpha$ ) für Frequenzen unter 12 Hz eingeführt (BERGER

[1933]<sup>(7)</sup>). Populär wurde der Begriff der  $\gamma$ -Oszillation dann durch BRESSLER & FREEMAN [1980] (BUZSÁKI & WANG [2012]).

Der  $\gamma$ -Zyklus, also die zyklische Aktivität im  $\gamma$ -Frequenzbereich, wird von inhibitorischen Schaltkreisen verursacht<sup>(8)</sup>, die keinen rhythmischen exzitatorischen Eingang benötigen, um im  $\gamma$ -Frequenzbereich zu schwingen (JIA & KOHN [2011]). Die inhibitorisch getriebene Synchronisation wird aber der exzitatorischen Aktivität aufgeprägt und von dieser wie folgt moduliert (siehe auch Abbildung 1.1 auf der nachfolgenden Seite): Nach einer exzitatorischen Aktivierung erzeugt das inhibitorische Netzwerk durch rhythmische Selbstinhibierung<sup>(9)</sup> eine synchrone Aktivität und prägt diese dem lokalen Netzwerk auf. Da Pyramidenzellen den Hauptanteil der exzitatorischen Aktivierung von Interneuronen tragen (neben den lokal verschalteten *spiny stellate*-Zellen), feuern die Interneurone mit einem gewissen Zeitversatz und beenden durch Inhibierung die Aktivität der Pyramidenzellen und durch Selbstinhibierung ihre eigene. Das ganze Netzwerk wird inhibiert und der nächste  $\gamma$ -Zyklus startet durch weiteren exzitatorischen Eingang von Neuem (FRIES ET AL. [2007], TIESINGA & SEJNOWSKI [2009]; letztere Quelle beschreibt dies als das *pyramidal-interneuron gamma* (PING)-Modell). Neben dieser, hauptsächlich von den inhibitorischen Neuronen bestimmten, synchronen Aktivität spielen vermutlich auch spezielle exzitatorische Nervenzellen eine wichtige Rolle. Diese sogenannten *chattering-cells* (engl. in etwa: rattern, quasseln; eine oberflächlich verteilte Art der Pyramidenzellen) feuern durch visuelle Stimulation in repetitiven Bündeln (engl. burst) mit einer Frequenz von 20 bis 70 Hz und scheinen damit einen wichtigen Beitrag, zumindest zur lokalen, Synchronisation zu leisten (GRAY & MCCORMICK [1996]).

Die Pyramidenzellen können nur nach der schwächer werdenden Inhibition auf exzitatorischen Eingang antworten. Da stark getriebene Pyramidenzellen früher die Inhibition überwinden können, feuern diese früh, schwach getriebene erst spät im  $\gamma$ -Zyklus. Das erlaubt den Übergang von einer Feuerratenkodierung in eine zeitliche Kodierung, bei der die Amplitude der Exzitation in einen AP-Zeitpunkt relativ zum Zyklus translatiert wird; es findet eine Rekodierung statt (FRIES ET AL. [2007], REYES [2003], IZHIKEVICH [2006]). Ein Vorteil dieses Mechanismus ist die Orthogonalität des Raten- und zeitlichen Codes. Beide können unabhängig voneinander moduliert und doch durch die gleichen APs transportiert werden (KREITER [2006], MASUDA [2009])<sup>(10)</sup>. Die Zeitdifferenz zwischen der Aktivierung der exzita-

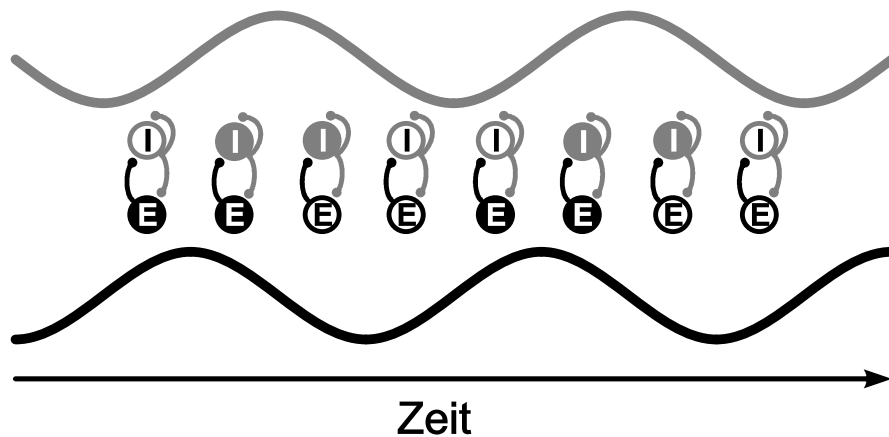
<sup>(7)</sup> BUZSÁKI & WANG [2012] nennen abweichend eine Veröffentlichung von 1929 und eine noch frühere Arbeit von Hans Berger, in der er  $\alpha$ - und  $\beta$ -Frequenzbereiche eingeführt haben soll.

<sup>(8)</sup> Die exzitatorischen Pyramidenzellen, wie auch die inhibitorischen Korbzellen, bilden ein Netzwerk (LUBAR [1997]; zum kortikalen Schichtenaufbau siehe ferner KANDEL ET AL. [2000], Kapitel 27, Seite 533), wobei die  $\gamma$ -Band-Synchronisation in den oberen Schichten des Kortex stärker ausgeprägt ist (BUZSÁKI & WANG [2012]). Die beteiligten Neurotransmitter sind dabei hauptsächlich GABA<sub>A</sub> (*gamma-aminobutyric acid*) für inhibitorische Interneurone und AMPA (*alpha-amino-3-hydroxy-5-methyl-4-isoxazolepropionic acid*) für exzitatorische Pyramidenzellen (BUZSÁKI & WANG [2012]).

<sup>(9)</sup> Dabei spielen neben einer spezialisierten chemischen, synaptischen Inhibition BARTOS ET AL. [2007] und elektrischen Synapsen (engl. *gap junctions*; TRAUB ET AL. [2003]) wohl auch selbst organisierende Prozesse eine entscheidende Rolle (LEONDOPULOS ET AL. [2012]).

<sup>(10)</sup> Aber siehe auch CHACRON ET AL. [2001] für die Theorie, dass Raten- und zeitliche Codes nieder- bzw. hochfrequente Stimuli repräsentieren.

torischen und inhibitorischen Zellen ist dabei ein bestimmender Faktor für die Frequenz des  $\gamma$ -Zyklus (LEUNG [1982]). Aber auch die Stärke des visuellen Reizes kann Einfluss auf die  $\gamma$ -Frequenz haben (RAY & MAUNSELL [2011], ROBERTS ET AL. [2013]; siehe auch Abschnitt 4.1 auf Seite 89f. für eine ausführliche Diskussion dieses Effektes). RAY ET AL. [2013] gehen in ihrem neuronalen Netzwerkmodell davon aus, dass Aufmerksamkeit durch Änderung der exzitatorischen und inhibitorischen Interaktionen wirkt und die Netzwerkeigenschaften<sup>(11)</sup>, und dadurch ebenso die  $\gamma$ -Band-Aktivität, gezielt verändert werden können.



**Abb. 1.1:** Schematische Darstellung des  $\gamma$ -Zyklus mit Beteiligung der exzitatorischen (E, schwarz) und inhibitorischen (I, grau) Neuronenpopulationen. Gefüllte Kreise symbolisieren aktive Neuronenpopulationen. Die Aktivierung der exzitatorischen Neurone führt zur Aktivierung der inhibitorischen und damit zur Beendigung der Aktivität beider Gruppen bis ein neuer Zyklus startet (Kombination von Abbildungen in FRIES [2005] und BUZSÁKI & WANG [2012]).

### 1.3.2 LOKALE SYNCHRONISATION

Obwohl die Stärke der LFPs gemeinhin als Aktivitätsmaß sowohl der lokalen<sup>(12)</sup> neuronalen Populationen als auch der synaptischen Eingänge in die Population angesehen wird (MITZDORF [1987], LOGOTHETIS [2002], BUZSÁKI [2004], HENRIE & SHAPLEY [2005], GIESELMANN & THIELE [2008]), spiegelt sie im Grunde genommen eigentlich lokale Synchronisationen wider (KATZNER ET AL. [2009], HARRISON ET AL. [2004], TIMOFEEV ET AL. [2012]): Würden alle Neurone eines Areals randomisiert feuern (also zufällig aktiv sein), würde das LFP trotz erheblicher Gesamtaktivität vergleichsweise flach bleiben, da sich die abertausenden Signale ausmitteln würden (IZHIKEVICH [2006] zeigt dies sehr anschaulich in der Abbildung 17). Erst

<sup>(11)</sup> In diesem Modell wird die Normalisierung (Abschwächung) der exzitatorischen und inhibitorischen Aktivität durch Aufmerksamkeit verändert.

<sup>(12)</sup> LFPs werden aus einem Bereich von ca. 500  $\mu\text{m}$  Durchmesser um die Elektrodenspitze aufgenommen (KRUSE & ECKHORN [1996]; siehe auch Abschnitt 2.3.5.1 MULTIELEKTRODENARRAYS auf Seite 26) und umfassen zwar neben exzitatorischer Aktivität auch inhibitorische (GIESELMANN & THIELE [2008]). Jedoch werden sowohl bei Einzelzellableitungen als auch bei LFP-Ableitungen hauptsächlich exzitatorische Pyramidenzellen gemessen, die etwa  $5 \times$  so häufig wie inhibitorische Interneurone vorkommen, einen größeren Zellkörper besitzen und durch die längliche Morphologie und den asymmetrischen Dendritenbaum ein deutlich stärkeres extrazelluläres Potential entwickeln (FRIES ET AL. [2007], BUZSÁKI ET AL. [2012]). Andere Autoren gehen davon aus, dass die inhibitorischen Interneurone das LFP bestimmen (BUZSÁKI & WANG [2012]). Beide Zelltypen haben je nach Lage der synaptischen Verbindungen in den sechs Schichten des Kortex einen anderen Einfluss auf das LFP (TIESINGA & SEJNOWSKI [2010], KANDEL ET AL. [2000], Kapitel 46, Seite 915).



wenn eine größere Anzahl der Neurone nahezu gleichzeitig aktiv sind, kann sich das Signal der einzelnen Zellen in einem messbaren LFP niederschlagen. Das LFP zeigt somit synchrone (wenn auch nicht zwangsläufig oszillierende) Aktivität in einer lokalen Neuronengruppe.

Oszillierende Aktivität lässt sich durch die Frequenz kennzeichnen, mit der sie schwingt. In der Elektroenzephalographie, bei der die messbaren elektrischen Signale oberflächlich auf der Kopfhaut abgeleitet werden (GALL ET AL. [2002]), wurde schon früh bemerkt, dass unterschiedliche Frequenzbereiche mit unterschiedlichen Zuständen des Gehirns verbunden sind. So fand man heraus, dass im entspannten Wachzustand, bzw. bei geschlossenen Augen, die  $\alpha$ -Band-Aktivität (8–13 Hz) dominiert (GANZETTI & MANTINI [2013]). Daneben gibt es noch  $\Delta$ - (0,5–3 Hz; bei Tiefschlaf),  $\theta$ - (4–8 Hz; beim Schlafen, z.T. auch im Wachzustand) und  $\beta$ -Band-Aktivität (13–30 Hz; bei mentaler oder körperlicher Aktivität; GALL ET AL. [2002] und JIA & KOHN [2011]). Hier interessiert speziell die  $\gamma$ -Band-Aktivität, deren Frequenzbereich meist für 30–100 Hz definiert wird (FRIES ET AL. [2007], JENSEN ET AL. [2007]). Einige Autoren fassen die Grenzen des  $\gamma$ -Bandes mit 20 (ENGEL ET AL. [2001]) bis 130 Hz (TALLON-BAUDRY ET AL. [2005]) etwas weiter. FREEMAN [2007] führte für hohe  $\gamma$ -Frequenzen über 80 Hz das Zeichen  $\epsilon$  ein; es wird hier aber nicht verwendet, da es in den vorliegenden Daten keine Anzeichen für eine funktionelle Trennung des  $\gamma$ -Frequenz-Bereiches gibt<sup>(13)</sup>.

In der vorliegenden Arbeit wird nur die  $\gamma$ -Band-Aktivität betrachtet, weil sie mit zahlreichen kognitiven Funktionen, wie zum Beispiel Aufmerksamkeit, Gedächtnisaufgaben, Lernen, Objekterkennung, Sprachverarbeitung und mehr (JENSEN ET AL. [2007], ENGEL ET AL. [2001], JIA & KOHN [2011])<sup>(14)</sup>, in Zusammenhang gebracht wird. So ist bekannt, dass sich durch gerichtete Aufmerksamkeit die  $\gamma$ -Band-Stimulusantwort in V1 nur schwach und in V4 stärker erhöht (BUFFALO ET AL. [2011], GROTHE ET AL. [2012]).

Dieser aufgabenspezifische Einfluss von Aufmerksamkeit auf die intra- und interarealen Kohärenzen soll hier genauer untersucht werden. Die lokalen Synchronisationen können durch externe Einflüsse (sei es durch Feedforward von früheren oder via Feedback von höheren Arealen) oder aber durch gegenseitige Beeinflussung von Neuronenpopulationen innerhalb des gleichen Areals via laterale Verbindungen zustande kommen (BUZSÁKI & DRAGUHN [2004], VOGELS ET AL. [2005]).

Die lokale Synchronisation wird im Rahmen der Experimente als *power spectral density* (PSD) gemessen und quantifiziert werden (siehe auch Abschnitt 2.5.3.3 LOKALE FELDPOTENTIALIALE auf Seite 40).<sup>(15)</sup>

<sup>(13)</sup> Für weitere Literatur zu den Frequenzbereichen in neuronalen Signalen siehe PENTTONEN & BUZSÁKI [2003].

<sup>(14)</sup> An dieser Stelle erwähnenswert sind auch die erst jüngst publizierten Ergebnisse von KHAZIPOV ET AL. [2013], die belegen, dass das  $\gamma$ -Band bei Ratten schon sehr früh in der Entwicklung, sogar pränatal, eine Rolle spielt.

<sup>(15)</sup> Synchronisation spielt in vielen Bereichen, auch im medizinischen Bereich, eine Rolle. So spielen pathogene Synchronisationen beispielsweise bei Morbus Parkinson, Morbus Alzheimer, Autismus und Epilepsie eine große Rolle (UHLHAAS & SINGER [2006], HOHLEFELD ET AL. [2013], FRIES [2005], TIMOFEEV ET AL. [2012]). Auch wird angenommen, dass bei Schizophrenie die fragile Balance zwischen zu viel und zu wenig Ordnung in den neuronalen Interaktionen gestört ist (VAN DER STELT ET AL. [2004], UHLHAAS & SINGER [2006]). Aber nicht nur im Verbund von Neuronengruppen, auch in ganz anderen Bereichen, spielen meist selbst organisierende zeitliche Synchronisationen eine wesentliche Rolle. So finden sich strukturschaffende Synchronisationen auch

### 1.3.3 INTERAREALE KOHÄRENZ

Gehirnareale müssen verhaltensrelevante Informationen effizient und dynamisch austauschen können. Um korrekt auf die Umwelt reagieren zu können, müssen die Informationen von den sensorischen Arealen hin zu den motorischen durch die Verarbeitungshierarchie gezielt geleitet werden, während irrelevante Information möglichst früh selektiv von der Verarbeitung ausgenommen werden sollte.

Ein möglicher Mechanismus, der dies bewerkstelligen könnte, ist die Kohärenz neuronaler Aktivität, wie es von der *communication through coherence* (CTC)-Hypothese postuliert wird (FRIES [2005]). Diese Theorie geht davon aus, dass Kohärenz den Mechanismus des neuronalen Signaltransfers, und nicht einfach ein Epiphänomen (HERRMANN ET AL. [2004]), darstellt. Demnach ist das koordinierte Feuern in beiden Arealen die Basis für selektiven Informationsaustausch (FRIES [2005]). Durch die lokalen Oszillationen der an dem Signaltransfer beteiligten neuronalen Populationen muss der Signaltransfer auf die Zeitfenster beschränkt werden, in denen die Neurone durch eingehende APs depolarisiert werden können und dadurch auch in der Lage sind APs zu generieren. Die Zeitfenster der Erregbarkeit werden periodisch durch das inhibitorische Netzwerk unterbrochen (FRIES ET AL. [2007]). Sind die beteiligten Neuronenpopulationen mit der richtigen Frequenz und dem richtigen Zeitversatz aufeinander abgestimmt, kann Information optimal ausgetauscht werden. Mehr noch, durch die koordinierte Aktivität können auch verhaltensirrelevante Populationen von dieser Korrespondenz ausgeschlossen werden. Nur die Neurone bzw. Neuronenverbände, die im kohärenten Rhythmus feuern, bilden für kurze Zeit einen effektiven Signaltransferkanal aus. Diese Kohärenz kann sowohl durch präfrontale Areale gesteuert werden als auch durch tiefer liegende Hirnstrukturen (ANDERSON ET AL. [2011b], SAALMANN ET AL. [2012], SCHMID ET AL. [2012]).

Unterstützt wird diese Hypothese, durch Ergebnisse eines zu dem hier gezeigten vergleichbaren Experiments (BOSMAN ET AL. [2012]) und kann durch Modellrechnungen nachvollzogen werden (MASUDA [2009], TIESINGA & SEJNOWSKI [2010]).

Andererseits zeigen Modellrechnungen, dass Informationstransfer auch ohne Phasenkopplung und Synchronisation denkbar ist (ROLLS ET AL. [2012]). Eine elektrophysiologische Studie konnte zudem zeigen, dass die energiestärkste Frequenz (engl. *center frequency*) der  $\gamma$ -Synchronisation mit dem Kontrast der gezeigten Stimuli variierte (RAY & MAUNSELL [2010]). Das könnte aufgrund der daraus folgenden Variabilität der informationstragenden Frequenzbänder ebenfalls gegen die CTC-Hypothese sprechen. Jedoch ist dieses Ergebnis kein Beweis gegen die CTC-Hypothese: RAY & MAUNSELL zeigen ebenfalls, dass auch dann noch eine signifikante Kohärenz zwischen zwei V1-Neuronenpopulationen nachgewiesen werden kann, wenn deren energiestärksten Frequenzen gegeneinander verschoben sind. ROBERTS ET AL. [2013] zeigen das ebenfalls für die Phasenkohärenz zwischen V1 und V2. Ein Mechanismus, im Paarungsverhalten der Glühwürmchen, in der Quantenphysik, chemischen Prozessen und vielem mehr (STROGATZ [2003]).

der zwei Areale trotz Frequenzwechsel durch variierenden Kontrast dynamisch aneinander koppelt, wird in dem Abschnitt 4.1 EINFLUSS VON AUFMERKSAMKEIT AUF INTERAREALE KOHÄRENZEN auf Seite 87 vorgeschlagen.

Verwandt mit dem hier diskutierten Thema des selektiven Informationstransfers durch die Verarbeitungshierarchie ist der sogenannte Bindungsmechanismus, der zusammengehörige, aber in unterschiedlichen Arealen verarbeitete Eigenschaften eines Objektes miteinander zu einer konsistenten Repräsentation desselbigen verbindet (KANDEL ET AL. [2000], Kapitel 25, Seite 502 und Kapitel 28, Seite 566f.).

Unter den vorhandenen Lösungsvorschlägen für dieses sogenannte Bindungsproblem sind zwei, die auch für den hier behandelten Informationstransfer diskutiert werden: REYNOLDS & DESIMONE [1999] erklären es damit, dass das RF um das attendierte Objekt schrumpft und damit die Eigenschaften zusammengebunden werden. Dies beschreibt jedoch nur, dass Aufmerksamkeit andere Objekte aus dem RF entfernt und das attendierte Objekt somit isoliert wird, nicht jedoch wie Neuronengruppen in unterschiedlichen Arealen die Eigenschaften des gleichen Objektes verarbeiten, selektiv und dynamisch zusammen arbeiten können, um eine konsistente Repräsentation zu gewährleisten.

Andere hingegen gehen davon aus, dass das Binden durch Synchronisation zwischen den die verschiedenen Eigenschaften repräsentierenden Neuronengruppen zustande kommt (*binding by synchrony* (BBS)-Hypothese; ECKHORN ET AL. [1988], GRAY ET AL. [1989], ENGEL ET AL. [1991], SINGER & GRAY [1995], VON DER MALSBERG [1995], KREITER & SINGER [1996], VANRULLEN ET AL. [2005] und FRIES [2005]). Dieser Ansatz spielt auch in dieser Arbeit eine Rolle, denn obwohl die hier erhobenen Daten allgemein im Rahmen eines Informationstransfers diskutiert werden, sind sie ebenfalls ein Beispiel für den Bindungsmechanismus BBS, da V1 und V4 unterschiedliche Eigenschaften der gezeigten Figuren verarbeiten<sup>(16)</sup> und für die Wahrnehmung vorbereiten (ESSEN & GALLANT [1994], TANIGAWA ET AL. [2010]). Während die BBS-Hypothese die Synchronisation als repräsentierenden Kode fordert, erklärt die CTC-Hypothese den Informationstransfer mechanistisch (FRIES [2005], FRIES ET AL. [2007]).

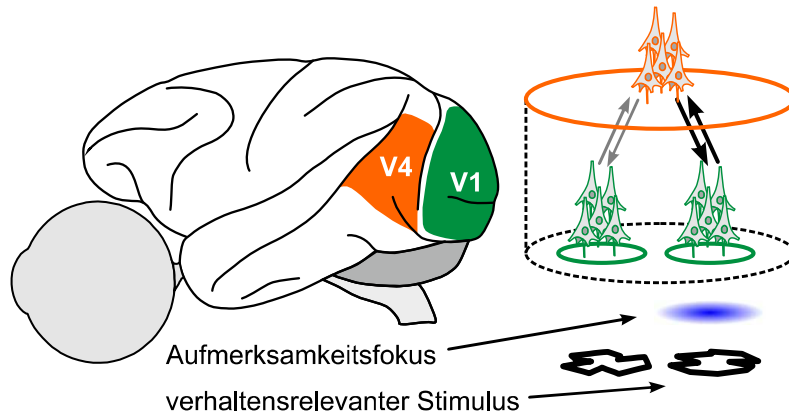
## 1.4 FRAGESTELLUNG

Wie bereits in den vorherigen Abschnitten ausgeführt, kommt es regelmäßig zu Situationen, in denen visuelle Information gezielt durch die Verarbeitungshierarchie gebahnt werden muss, um die verhaltensrelevanten und nicht die verhaltensirrelevanten Informationen an die höheren Areale weiterzuleiten. Die Fragestellung, die in dieser Arbeit beantwortet werden soll, ist, ob die Information über den verhaltensrelevanten Stimulus selektiv durch das visuelle System

---

<sup>(16)</sup> Zusätzlich dürfen die zwei optisch sehr ähnlichen Stimuli, die in zwei getrennten V1-Populationen repräsentiert, aber in einer V4-Population (oder einzelnen Nervenzelle) weiter verarbeitet werden, nicht aufgrund ihrer ähnlichen Eigenschaften zusammengebunden werden. Sie müssen durch effektive und selektive Verarbeitung der Signale in der V4-Population getrennt repräsentiert, bzw. die relevante Information dabei selektiert werden.

gebahnt werden kann, indem die effektive Konnektivität<sup>(17)</sup> durch Modulation der kohärenten Aktivität zwischen den Neuronenpopulationen in V1 und V4 aufmerksamkeitsabhängig verändert wird (siehe Abbildung 1.2).



**Abb. 1.2:** Schematische Darstellung der Relation der beteiligten neuronalen Populationen in V1 und V4. Links sieht man ein schematisches Makakengehirn in der Seitenansicht; die beiden beteiligten Areale sind in grün und orange gekennzeichnet. Rechts sind die V1-Neuronengruppen entsprechend in grün gehalten, die V4-Population in orange. Diese erhält Informationen, die von beiden V1-Gruppen geliefert werden. Die Hypothese lautet, dass die Neurone, die den verhaltensrelevanten und daher mit Aufmerksamkeit (der blaue Punkt symbolisiert den Fokus) belegten Stimulus repräsentieren und verarbeiten (angedeutet durch die stärkeren und dunkleren Pfeile zwischen den V1- und V4-Neuronenpopulationen) via erhöhter Kohärenz interareal aneinander koppeln (verändert nach GROTHE ET AL. [2012]).

Methodisch soll die Frage mittels eines von TAYLOR ET AL. [2005] entwickelten und für diese Arbeit hinsichtlich der räumlichen Anordnung und den Figurformen modifizierten *shape tracking task*<sup>(18)</sup> in Kombination mit einem delayed match-to-sample-task<sup>(19)</sup> beantwortet werden. Dieser Versuch erlaubte es zu untersuchen, ob die effektive Konnektivität (AERTSEN ET AL. [1989], WOMELSDORF ET AL. [2007]) zwischen V4-Neuronen und zwei ihrer V1-Eingangspopulationen durch selektive Aufmerksamkeit moduliert werden kann.

Während der Ausführung dieser Aufgabe wurden Neuronenpopulationen in den Arealen V1 eines Makaken mit einem Multielektrodenarray (MEA) und in V4 mit Einzelelektroden abgeleitet. Im letzteren Fall war es möglich, neben den LFPs auch *multi unit activity* (MUA) aufzunehmen und daher APs für sich wie auch deren Korrelationen zu LFPs auszuwerten. Somit kann aufmerksamkeitsabhängig die Stärke der Kohärenz zwischen den V1- und V4-Neuronenpopulationen als PC, SFC und *spike triggered phase consistency* (STPC) gemessen und analysiert werden.

<sup>(17)</sup> Zur effektiven Konnektivität siehe auch AERTSEN ET AL. [1989], HAYNES ET AL. [2005] und BOSMAN ET AL. [2012].

<sup>(18)</sup> Engl. etwa für Form-Verfolgungsaufgabe. Die Form oder Position einer gezeigten Figur wird beobachtet; eine Variante des *delayed match-to-sample-tasks*.

<sup>(19)</sup> Aus dem Englischen übersetzt etwa: Vergleich eines verzögert gezeigten Objektes mit einem Vergleichsobjekt.

## 2 MATERIAL UND METHODEN

Im Folgenden werden alle relevanten Materialien und Methoden näher beschrieben, die im Rahmen der Dissertation Verwendung fanden.

### 2.1 VERHALTENSAUFGABE

Um den Einfluss von visueller Aufmerksamkeit auf die Interaktion der beteiligten Areale untersuchen zu können, war es unerlässlich eine Situation zu schaffen, in der kontrolliert Aufmerksamkeit für eine möglichst lange Zeit auf ein Objekt gerichtet wird.

Dazu wurde eine Aufgabe entwickelt, die sich auf die Erkenntnis stützt, dass die Formerkennung Aufmerksamkeit benötigt (ROCK & GUTMAN [1981]) und stärkere Aufmerksamkeits-effekte hervorruft als z.B. Farbänderungen (BOSMAN ET AL. [2012]). Um die Formerkennung konstant zu erfordern, wurden im Rahmen eines *shape-tracking-tasks* Figuren eingeführt, die sich fortwährend von einer zur anderen Figur verändern (diese Verformung wird im Folgenden Morphen genannt; erstmals veröffentlicht bei TAYLOR ET AL. [2005]). So war es möglich, das Versuchstier dazu zu bringen, für bis zu neun Sekunden seine Aufmerksamkeit auf eine Stimulussequenz zu richten und die aufmerksamkeitsabhängigen Modulationen in den intra- und interarealen Signalen genauer zu untersuchen. Als Nebeneffekt war die Aufgabe dadurch so schwer gestaltet, dass eine starke Modulation der neuronalen Antworten durch Aufmerksamkeit zu erwarten war (BOUDREAU ET AL. [2006]).

Die langwierige und schwierige Arbeit, dem Versuchstier die Aufgabe verständlich zu machen, wurde von Dipl.-Biol. Katja Taylor im Rahmen ihrer Doktorarbeit bewältigt. Mittels instrumenteller bzw. operanter Konditionierung, bei der das richtige Verhalten belohnt und damit verstärkt wurde (GALL ET AL. [2002]), lernte das Tier so über viele kleine Zwischenschritte, auf das Wiederkehren einer initialen Figur zu antworten.

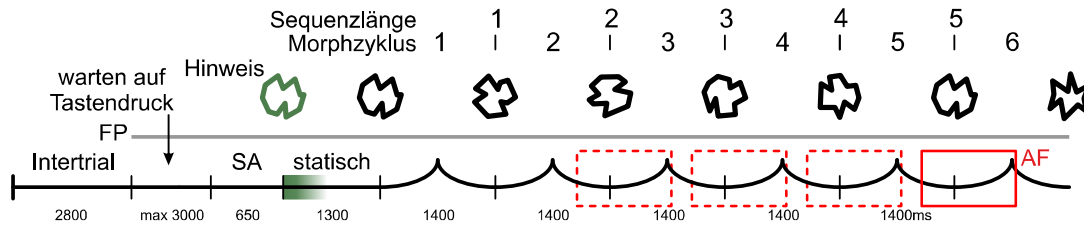
#### 2.1.1 ABLAUF DER VERHALTENSAUFGABE

Die Aufgabe für das Versuchstier bestand darin, sich die Form einer mit einem Hinweis belegten Figur zu merken, während eine zweite gleichzeitig präsentiert wurde, und zu antworten, wenn diese Initialfigur in der gleichen Sequenz wieder erschien, nachdem sie sich zwischenzeitlich zu mindestens einer anderen Figur verändert hatte.

Die Aufgabe wurde in einer abgedunkelten Kammer durchgeführt. Die schwache Beleuchtung wurde durch eine kleine Gleichstromlampe sichergestellt, der Monitor erhöhte die Gesamtluminanz nur geringfügig. Die Abdunklung hatte den Grund, die Häufigkeit von Sakkaden zu reduzieren (SNODDERLY [1987]). Die Blickrichtung des Versuchstiers wurde so stabilisiert.

In der Abbildung 2.1 auf der nachfolgenden Seite wird der *Task* schematisch dargestellt. Jeder *Trial* (einzelner Versuchsdurchgang) startete mit einer Periode, in der als räumlicher Hinweis maximal 3 000 ms am Ort der zu attendierenden Sequenz auf dem ansonsten schwarzen Bildschirm ein graues Quadrat gezeigt wurde. Drückte der Affe in diesem Zeitraum die im

Primatenstuhl angebrachte Taste, so wurde der Trial gestartet<sup>(1)</sup>, das Quadrat verschwand und der Fixationspunkt<sup>(2)</sup> erschien im Zentrum des Bildschirms. Der musste vom Versuchstier für die Dauer des Trials fixiert werden. Ein Wegblicken vom Fixationspunkt während des Trials hatte dessen Abbruch zur Folge.



**Abb. 2.1:** Der Taskablauf schematisch dargestellt für einen Trial der Sequenzlänge 4. Zwischen den einzelnen Trials gibt es eine Pause von 2 800 ms nach der für maximal 3 000 ms auf dem Ort der Zielfigur ein graues Quadrat gezeigt wird. Erfolgt in diesem Intervall ein Tastendruck, so wird der Trial gestartet und der Fixationspunkt (FP) wird für 650 ms allein gezeigt. Das Intervall dient der Bestimmung der Spontanaktivität (SA). Es folgt ein Intervall der statischen Präsentation der beiden Figuren, welche nach 1 300 ms zu morphen beginnen. Um den Zeitpunkt des Wiedererscheins der Zielfigur herum wird ein Antwortfenster (AF, rotes Rechteck mit durchgezogener Linie) aufgespannt, während der das Loslassen der Taste als richtige Antwort gewertet wird. Weitere mögliche Antwortfenster für die drei kürzeren möglichen Sequenzlängen sind mit Rechtecken mit gestrichelten Linien markiert (Antworten würden hier, wie auch zwischen den Antwortfenstern, als Earlies gewertet werden). Die abgeleiteten Daten wurden über die Morphzyklen 2–3 für die weitere Analyse gemittelt.

Nach 650 ms erschienen beide Figuren an ihren Orten, wobei die Zielfigur leicht grünlich gefärbt war. Diese Zielfigur musste attendiert werden, wobei der Blick weiterhin auf den Fixationspunkt gerichtet bleiben musste. Im Rahmen des Trainings sollte der initiale Farbhinweis eigentlich abtrainiert werden und nur noch der räumliche Hinweis durch das vorher gezeigte graue Quadrat benutzt werden. Jedoch nahm das Versuchstier den räumlichen Hinweis nicht an; er muss als verhaltensirrelevant betrachtet werden. Eine leicht grünliche Färbung (0,35, 0,38 und 0,35 in relativen Rot-Grün-Blau-Werten) der initialen Figur war also nötig, um dem Tier die Zielsequenz anzuzeigen. Die Ergebnisse von BUSHNELL & PASUPATHY [2012] weisen darauf hin, dass die Zellen, die an der Formwahrnehmung beteiligt sind, nur schwach von Farbunterschieden der Formen beeinflusst werden. Das spricht dafür, dass die für diesen Task relevanten Nervenzellpopulationen nicht relevant von der schwachen Färbung beeinflusst wurden. Hinzu kommt, dass die Färbung nur ganz am Beginn des Trials stattfand, zu Beginn des ersten Antwortfensters ist die Zielsequenz schon seit 1 700 ms grau gefärbt und nicht mehr anhand der Farbe von der Distraktorsequenz zu unterscheiden gewesen.

Die andere gezeigte Figurensequenz musste vom Versuchstier ignoriert werden und wird im Folgenden in Anlehnung an den englischen Begriff Distraktor (engl. *distracter*) genannt.

<sup>(1)</sup> Der Zeitpunkt des Trialstarts wurde mit aufgezeichnet, um später für die Analysen der Trial die Daten entsprechend selektieren zu können. Das Ende eines Trials wurde entweder durch einen Fehler des Versuchstieres oder 330 ms nach einer korrekten Antwort festgelegt.

<sup>(2)</sup> Streng genommen ist der Fixationspunkt ein kleines Quadrat von  $0,198 \times 0,198^\circ$  Sehwinkel. Wie kürzlich gezeigt werden konnte, kann die Fixation verbessert und das Auftreten von störenden Mikrosakkaden reduziert werden, wenn anstatt eines einfachen Punktes eine kompliziertere Figur verwendet wird (THALER ET AL. [2013]). Das könnte in weiter entwickelten Experimenten in diesem Projekt genutzt werden um dem Versuchstier die Fixation zu erleichtern.

Die Distraktorsequenz unterschied sich physikalisch nicht von der Zielsequenz; beide zeigten pseudo-randomisierte Abfolgen der identischen sieben Figuren (siehe Abbildung 2.3 auf Seite 17). Während eines Trials unterschied sich allerdings die Abfolge der beiden Sequenzen. Ohne den am Beginn des Trials gezeigten Hinweis war es nicht möglich zu entscheiden, welche Sequenz die zu attendierende war.

Die Färbung der Zielfigur begann sich nach 200 ms abzuschwächen, die komplette Entfärbung trat nach weiteren 400 ms ein. Die initialen Figuren blieben insgesamt für 1 950 ms statisch sichtbar. Dann begannen beide Figuren innerhalb von 1 400 ms zu individuellen Zwischenfiguren zu morphen (fließende Formveränderung). Die Veränderung von einer zur anderen Figur fand nicht linear statt, sondern begann langsam, beschleunigte sich und verlangsamte sich wieder. Dieser Sachverhalt ist in den gebogenen Abschnitten der Morphzyklen schematisch dargestellt. In den nächsten 1 400 ms veränderten sich die Figuren in eine weitere der sieben möglichen Figuren. Das war der erste Zeitpunkt, an dem die Zielfigur am attendierten Ort wieder auftauchen konnte (Sequenzlänge 1). Trat die Initialfigur nach einem weiteren Morphzyklus auf, so entsprach dies einer Sequenzlänge von 2. Da insgesamt vier Sequenzlängen möglich waren, betrug die Länge eines Trials maximal 8 950 ms<sup>(3)</sup>. Die einzelnen Trials wurden durch ein 2 800 ms dauerndes Intertrial-Intervall unterbrochen, in dem keine visuelle Stimulation stattfand und das der Entspannung des Versuchstiers galt.

Als richtige Antwort wurde gewertet, wenn der Affe in einem Zeitfenster zwischen 400 ms vor und 750 ms nach dem Erscheinen der Zielfigur die Taste losließ. Die Zeit vor der Zielfigur ergibt sich dadurch, dass die Zielfigur durch die kontinuierliche Änderung schon vor dem eigentlichen Zeitpunkt zu erkennen ist, obwohl sie noch durch die vorherige Figur partiell deformiert ist.

Zusätzlich zu dieser Standardaufgabe wurde zu Kontrollzwecken der Distraktor weggelassen. Dies diente dazu, eine Bedingung zu schaffen, bei der nur eine Stimulussequenz sowohl in den V1- als auch in den V4-RFs vorhanden ist (Einzelpräsentation (EP)-Kondition). So ließ sich untersuchen, ob die abgeleitete V1-Neuronenpopulation ausschließlich von dem einen Stimulus, und die V4-Neuronenpopulation gleich stark von beiden separat präsentierten Stimuli aktiviert wurde. In der ersten Hälfte der Ableittage wurden die Kontrolltrials noch in Blöcken präsentiert, in der zweiten Hälfte zwischen die Trials der dualen Präsentation (DP) eingestreut.

### 2.1.1.1 ANWORTTYPEN

Aufgrund des Paradigmasdesigns waren verschiedene Antworttypen möglich. Wurde die Taste im richtigen Antwortfenster losgelassen, d.h. kurz bevor oder nachdem sich die Zielfigur wiederholte, wurde der Durchgang als korrekt beantwortet gewertet und entsprechend belohnt (siehe *Hits* in Abbildung 2.2 auf der nachfolgenden Seite). In dieser Arbeit werden ausschließlich die neuronalen Daten bei richtigen Antworten weiter analysiert.

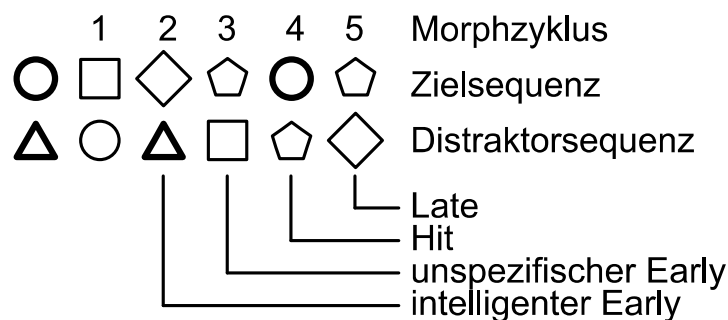
<sup>(3)</sup> 1 950 ms (Initialphase) + 5 × 1 400 ms (Morphzyklen) = 8 950 ms (Gesamtzeit).

Wurde die Taste später losgelassen, so wurde die Zielfigur nicht oder nicht schnell genug erkannt. Dies wurde als *Late* klassifiziert und mit einem definierten Fehlerton quittiert.

Interessante Fehler sind vor allem diejenigen, die eine zu frühe Antwort anzeigen und mit einem anderen Fehlerton Rückmeldung gaben. Diese *Earlies* (engl. für früh) bedeuten, dass sich das Versuchstier auf eine andere Art geirrt hat. Das konnte unterschiedliche Ursachen haben. Wenn das Versuchstier unaufmerksam war und sich die Zielfigur nicht gemerkt hatte, so sollte das zu keinen systematischen Fehlern führen. Das Tier würde dann zu irgendeinem Zeitpunkt oder gar nicht (*Late-Fehler*) die Taste lösen. Wenn sich die initiale Figur der nicht-markierten Sequenz gemerkt wurde, so würde erwartet werden, dass das Tier antwortete, wenn sich auf der nicht-markierten Seite die initiale Figur wiederholt hat (was nicht immer, aber regelmäßig der Fall war). Diese Fehler werden ›*intelligente*‹ *Earlies* genannt.

Ebenfalls vorstellbar sind aber auch systematische Fehler, die einen Wechsel des Aufmerksamkeitsfokus zwischen den beiden Figurensequenzen beinhalten. So ist es denkbar, dass das Tier sich die Zielfigur richtig gemerkt hatte, dann aber während des Trials die Aufmerksamkeit plötzlich auf die andere Sequenz legte und dann dort die Zielfigur auftauchte (auch dieser Fehler ist nicht in jedem Trial möglich gewesen, da die Zielfigur nicht immer auch in der anderen Sequenz gezeigt wurde). Ebenso ist auch der umgekehrte Fall möglich: das Versuchstier merkte sich die falsche initiale Figur und wechselte dann mit der Aufmerksamkeit auf die richtige Seite und ließ dann bei der entsprechenden Figur die Taste los.

Weiterhin gab es die Augenfehler, die mit Abstand häufigste Fehlerart. Durch das Abbrechen der Fixation wurde der Trial unmittelbar mit einem dritten Fehlerton beendet. Da diese Fehler nicht aufgabenbezogen waren, wurden sie nicht für die Berechnung der *Performance* (relative Häufigkeit der richtigen Antworten), *Earlies* und *Lates* berücksichtigt.



**Abb. 2.2:** Schematische Darstellung der verschiedenen Antworttypen. Die Zielfigur in diesem vereinfachten Beispiel ist der Kreis in der Zielsequenz. Wird im vierten Morphzyklus, wenn sich die initiale Figur wiederholt, die Taste losgelassen, so wird es als richtige Antwort (*Hit*) gewertet, erfolgt das Loslassen später oder gar nicht, so wird ein später Fehler (*Late*) ausgegeben.

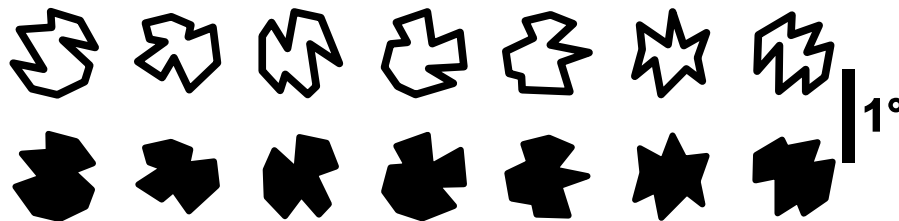
Wird die Aufmerksamkeit von Beginn an auf die falsche Sequenz gelenkt und beim Wiederauftreten des Dreiecks (zweiter Morphzyklus) geantwortet, so spricht man von einem intelligenten frühen Fehler (*intelligenter Early*), da die Aufgabe an sich korrekt ausgeführt wurde, nur in der falschen Sequenz. Wird zu irgendeinem anderen Zeitpunkt geantwortet, wird das als unspezifische früher Fehler gewertet.



## 2.1.2 STIMULI

Es wurden sieben unterschiedliche Figuren verwendet (siehe Abbildung 2.3), die pseudo-randomisiert zu Sequenzen zusammengestellt wurden. Die Figuren selbst wurden ursprünglich von Dipl.-Phys. Yulia Smiyukha erstellt. Dabei achtete sie darauf, Formen zu erzeugen, die sich ähnlich genug sind, um für die Unterscheidung erhöhte Aufmerksamkeit zu verlangen, aber unterschiedlich genug, um dem Versuchstier die Aufgabe mit einer guten Performance<sup>(4)</sup> zu ermöglichen. Die Eckpunkte der Figuren wurden im Präsentationsprogramm VStim mit Bézierkurven<sup>(5)</sup> verbunden, was die Figuren etwas runder als abgebildet erschienen ließ.

Für einen Teil der Aufnahmen wurden die Figuren gefüllt gezeigt (zu den Gründen siehe Abschnitt 3.1.3 UMRANDETE UND GEFÜLLTE FIGUREN auf Seite 53). Dazu waren minimale Anpassungen der Figurform notwendig. Die Positionen im Gesichtsfeld relativ zur Fovea und die gemittelten Figureigenschaften sind in der Tabelle 2.1 auf der folgenden Seite aufgeführt.



**Abb. 2.3:** Die sieben verwendeten Figuren in der umrandeten (oben) und gefüllten Version (unten) schematisch dargestellt. Im Programm VStim wurden die Eckpunkte der Figuren mit Bézierkurven verbunden und dadurch leicht abgerundet. Für die gefüllte Version wurde die Form der Figuren noch leicht optimiert, wie man an einigen Ecken erkennen kann.

Die Schwere der Aufgabe steigt mit der Exzentrizität<sup>(6)</sup> (CARRASCO ET AL. [2002]), kann aber mit gerichteter Aufmerksamkeit verbessert werden (siehe YESHURUN & CARRASCO [1999] und CARRASCO ET AL. [2002]). Die Exzentrizität von  $1,39^\circ$  Sehwinkel war das Maximum, welches das Versuchstier mit einer geeigneten Performance erreichen konnte. Ein weiteres Verschieben der Stimuli in noch exzentrischere Bereiche machte die Aufgabe bei diesen kleinen Figuren kaum noch lösbar. So konnte Dipl.-Biol. Katja Taylor die Figurensequenzen nur deshalb bei etwa  $3^\circ$  Exzentrizität platzieren, weil sie deutlich größere Figuren verwendete (TAYLOR ET AL. [2005]).

Man beachte, dass der mittlere Durchmesser  $\varnothing_{\text{norm}}$  der Figuren unter einem Grad Sehwinkel lag und damit im Bereich der Größe der V1-RFs (GATTASS ET AL. [2005]). Dies war wichtig, da das Experiment darauf aufbaute, dass die Figuren nur die V1-RFs überdeckten und beide Sequenzen zusammen in ein V4-RF gelegt werden konnten. Obwohl der Abstand



<sup>(4)</sup> Für diese Aufgabe wurde keine perfekte Performance des Versuchstieres angestrebt; die Aufgabe sollte so schwer zu bewältigen sein, dass es auch fehlerhafte Antworten gab. Einerseits wurde so sichergestellt, dass das Versuchstier die Aufgabe tatsächlich nur mit voller Aufmerksamkeit bewältigen konnte, andererseits können aus der Analyse der entstehenden Fehler ebenfalls Erkenntnisse gezogen werden (in TAYLOR ET AL. [2005] wurden solche Verhaltensdaten des hier gezeigten Versuchstiers analysiert).

<sup>(5)</sup> Zur Mathematik der Bézierkurven siehe BÖHM ET AL. [1984].

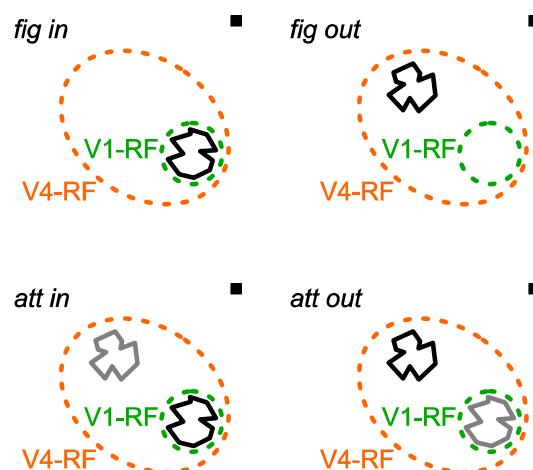
<sup>(6)</sup> Exzentrizität bezeichnet den radialen Abstand zur *Fovea centralis*.

mit  $1,14^\circ$  recht klein war, zeigen die Daten der EPs, dass die Figuren von V1-Neuronen mit nicht-überlappenden RFs verarbeitet wurden (vergleiche Abbildung 3.12 auf Seite 67).

**Tab. 2.1:** Die Positionen der beiden Figurensequenzen relativ zum Fixationspunkt in Millimeter und Grad Schwinkel. Aufgelistet ist zudem der aus den zwölf Eckpunkten und sieben Figuren gemittelte Durchmesser der umrandeten Figuren.

Figurensequenz <i>figure in</i> V1-RF ( <i>fig in</i> ) 	X-Position	-6,650 mm	-0,438°
	Y-Position	-20,000 mm	-1,317°
	Exzentrizität	21,077 mm	1,388°
Figurensequenz <i>figure out</i> V1-RF ( <i>fig out</i> ) 	X-Position	-19,385 mm	-1,277°
	Y-Position	-8,272 mm	-0,545°
	Exzentrizität	21,077 mm	1,388°
Figurensequenzen Abstand	X-Position	12,735 mm	0,839°
	Y-Position	11,728 mm	0,772°
	Exzentrizität	0,000 mm	0,000°
	geometrisch	17,313 mm	1,140°
Figuren	$\varnothing_{\text{norm}}$	10,869 mm	0,716°

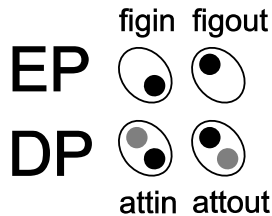
Die Abbildung 2.4 zeigt die Nomenklatur für die beiden Bedingungen *fig in* und *fig out* bzw. *attention in* V1-RF (*att in*) und *attention out* V1-RF (*att out*). Die ersten beiden gelten für die Kontrolle durch EPs, die letzten beiden werden in der dualen Präsentation verwendet.



**Abb. 2.4:** Diese Abbildung zeigt schematisch die zwei Aufmerksamkeitsbedingungen und zwei Stimulusbedingungen übereinander, wie die Figurensequenzen auf dem Monitor für den Affen präsentiert wurden. Der Fixationspunkt und die attendierte bzw. allein präsentierte Figurensequenz sind in schwarz gezeichnet; nicht-attendierte grau. Die Lage des V1- und V4-RF ist mit einem grün bzw. orange gestrichelten Kreis markiert.

Die Benennung der Konditionen bezieht sich im Fall der DP auf die Ausrichtung der Aufmerksamkeit, im Fall der EP auf die Präsentation der gezeigten Figurensequenz in Bezug auf die Position des V1-RF, dessen repräsentierende Neuronenpopulation abgeleitet wurde. Liegt die Aufmerksamkeit (bzw. die einzige Figurensequenz) auf der Position des V1-RF, so wird von der *att in*-Bedingung (bzw. *fig in*) gesprochen, liegt die Aufmerksamkeit (bzw. die einzige Figurensequenz) auf der anderen Position, und damit außerhalb des V1-RF, so wird von der *att out*-Bedingung (bzw. *fig out*) gesprochen.

In vereinfachter Form werden die Schemata in der Abbildung 2.5 als Piktogramme dargestellt. Diese werden im Folgenden immer wieder in den Text eingebunden, um die Stimuluskonfiguration zu veranschaulichen. Dabei werden Stimuli als Kreise und das V4-RF als Ellipse gezeigt. Die Zielfigur wird durch schwarze Kreise symbolisiert, was in der DP der Ausrichtung der Aufmerksamkeit entspricht. In grau sind in der DP die Distraktorsequenzen gekennzeichnet.



**Abb. 2.5:** Darstellung der vier Aufmerksamkeitskonditionen *fig in*, *fig out*, *att in*, *att out* als Piktogramme. Es werden die Präsentationsbedingungen der Abbildung 2.4 auf der gegenüberliegenden Seite vereinfacht dargestellt.

### 2.1.3 EXPERIMENTELLE VORAUSSETZUNGEN

Um die Modulation der effektiven Konnektivität zwischen den V1- und V4-Neuronenpopulationen mittels des hier verwendeten Formidentifikations-Paradigmas untersuchen zu können, müssen einige Voraussetzungen erfüllt werden. Die experimentelle Situation (siehe dazu Abbildung 2.4 auf der gegenüberliegenden Seite) sollte dabei sicherstellen, dass zwei V1-Neuronenpopulationen (von denen nur eine abgeleitet wurde) um den Eingang in V4 konkurrieren.

Dazu musste zum einen der rechte untere Stimulus die abgeleitete V1-Neuronenpopulation gut aktivieren, ohne dass der zweite Stimulus das tat. Die beiden Figurensequenzen lagen dabei so dicht zusammen, dass beide zwar jeweils von einer V1-, aber beide zusammen von einer gemeinsamen V4-Neuronenpopulation verarbeitet wurden (wenn auch die visuelle Information über das dazwischen liegende Areal V2 läuft; siehe GATTASS ET AL. [2005], UNGERLEIDER ET AL. [2007] und MARKOV ET AL. [2011]).

Zum anderen musste die V4-Neuronenpopulation von beiden Stimuli gleich stark getrieben werden. In der RF-Konstellation, die im unteren Teil der Abbildung 2.4 auf der gegenüberliegenden Seite gezeigt ist, war das der Fall. Um dies zu kontrollieren, wurden EPs durchgeführt, bei der nur jeweils eine Sequenz auf der rechten oder linken Position gezeigt wurde (siehe auch Abschnitt 3.1.4 EINZEL- UND DUALE PRÄSENTATIONEN auf Seite 57 und den oberen Teil der Abbildung 2.4 auf der gegenüberliegenden Seite). Es wurden nur Daten ausgewertet, die diesen Anforderungen entsprachen (für die weitere Datenselektion siehe Abschnitt 2.5.5 DATENSELEKTION auf Seite 45).

## 2.2 VERSUCHSTIER

Als Versuchstier kam ein ausgewachsener, männlicher Rhesusaffe (*Macaca mulatta*) zum Einsatz, der 1994 geboren wurde und während des Ableitzeitraums im Median<sup>(7)</sup>  $13,00 \pm 0,23$  kg

<sup>(7)</sup> Sofern nicht anders angegeben sind gemittelte Zahlen als Median  $\pm$  Standardabweichung angegeben.

(n = 15) wog. Dieses Tier wird im Folgenden nach dem Initial seines institutsinternen Namens als Versuchstier F bezeichnet.

Im Rahmen des Tierversuchsgesetzes und dem Prinzip der 3R (*Replacement, Reduktion, Refinement*; engl. für Ersetzung, Reduktion, Verfeinerung; RUSSELL & BURCH [1959], Kapitel 4) müssen die Versuchstiere so wenig komplex wie möglich sein, bzw. dürfen gerade so komplex sein, dass sinnvolle Ergebnisse zu erwarten sind. Makaken bieten sich für die hier erörterten Experimente als Versuchstiere aus mehreren Gründen an: Zum einen sind sie eines der Standardtierarten in der visuellen Grundlagenforschung. An ihnen wurde seit Jahrzehnten geforscht und um heute Ergebnisse mit denen früherer Jahre vergleichen zu können macht es Sinn die gleiche Tierart zu nutzen. Zum anderen (und auch aus diesem Grund wurden sie zu einer so häufig untersuchten Art) können sie gut in Gruppen gehalten werden und sind sehr lernfähig. Ihr Nervensystem ist dem humanen ähnlich genug, um grundlegende Ergebnisse auf den Menschen übertragen zu können.

Da Experimente mit Makaken meist sehr zeitaufwendig sind und oft eine längere Vorbereitungs- und Trainingszeit benötigt wird, hat man sich in der Grundlagenforschung auf Versuchstierzahlen von unter zehn für aussagekräftige Ergebnisse geeinigt (BATESON ET AL. [2011]). Im Rahmen der Promotion waren zwei Tiere eingeplant worden. Das erste Tier F wurde erfolgreich abgeleitet und alle hier präsentierten Daten gehen auf dieses Versuchstier zurück. Das zweite Versuchstier J konnte aufgrund seines fortgeschrittenen Alters die komplexe Aufgabe aber nicht mehr erlernen. Auch das dritte Versuchstier S, welches als Ersatz für das zweite vorgesehen war, erlernte als erwachsenes Tier die Aufgabe nicht mehr. Für die sich aus dem Versuchstier F ergebende Veröffentlichung wurden die Daten mit dem Tier B von M.Sc. Iris Grothe zusammengelegt (siehe GROTHE ET AL. [2012]).

### 2.2.1 OPERATIVE EINGRIFFE

Als vorbereitende Operation wurde am 28. November 2000 beim Versuchstier F ein kleiner goldener Ring zwischen *Sclera* und *Conjunctiva* des linken Auges eingesetzt. Dieser diente für die ersten Jahre der Experimente der magnetischen Augenpositionskontrolle (siehe BOUR ET AL. [1984] und JUDGE ET AL. [1980]). Später wurde ein kameragestütztes Verfahren eingeführt, das die Blickrichtung optisch ermittelte und für diese Versuche verwendet wurde (siehe auch Abschnitt 2.3.2 AUGENPOSITIONSMESSUNG auf Seite 24); der Augenring wurde dafür nicht mehr benötigt, aber im Tier belassen.

Am 12. Juni 2002 folgte die Implantation eines epiduralen MEA über den Arealen V1 und V4 auf der linken Hemisphäre. Daten von dem Array wurden hauptsächlich von Dipl.-Biol. Katja Taylor – seinerzeit Doktorandin in dieser Arbeitsgruppe – aufgenommen und veröffentlicht (siehe TAYLOR ET AL. [2005]). Aber auch Dipl.-Phys. Yulia Smiyukha (ebenfalls Doktorandin dieser Arbeitsgruppe) und ich selbst haben Daten mit dem Array erhoben (die Daten werden nicht gezeigt).

Die vorbereitende Operation für die intrakortikalen V1- und V4-MEAs fand am 17. Mai 2005 im Rahmen der Promotion von Dipl.-Phys. Yulia Smiyukha statt. Dabei wurde die Zylind-

derbasis über der entsprechenden Ableitposition angebracht und mittels eines passenden Deckels verschlossen (siehe auch Abbildung 2.13 auf Seite 33).

Am 30. Januar 2006 wurde dann die für beide Arrays gemeinsame Trepanation über der rechten Hemisphäre durchgeführt, die MEAs über den Arealen V1 und V4<sup>(8)</sup> stereotaktisch positioniert<sup>(9)</sup> und mit Paladur<sup>®(10)</sup> fixiert. In den folgenden Wochen wurden die einzelnen Elektroden eingesetzt und vorgefahren.

Alle operativen Eingriffe waren bereits abgeschlossen, als ich im April 2007 dem Projekt, in das diese Dissertation eingebettet ist, beigetreten bin.

Am 21. Januar 2009 wurde das V4-Array entfernt, da das Signal-zu-Rausch-Verhältnis zu schlecht geworden war. Stattdessen wurde in der Folge mit einem Mikrotrieb akut abgeleitet (zur Technik beider Systeme siehe Abschnitt 2.3.5 ELEKTRODENSYSTEME auf Seite 26).

Alle Maßnahmen wurden im Einklang mit dem deutschen Tierschutzgesetz und mit Genehmigung der Behörden durchgeführt.

## 2.2.2 TREPANATION UND PFLEGE

Während die beiden V1- und V4-MEAs noch implantiert waren, benötigte die gemeinsame Trepanation keine besondere Pflege. Die Trepanation war mit gewebeverträglichem Silikon<sup>(11)</sup> steril verschlossen und die Arrays in Paladur eingebettet. Es musste lediglich dafür gesorgt werden, dass der Zylinderdeckel durch Silikonpaste dicht mit der Zylinderbasis abschloss, um die Ableitkammer möglichst staubfrei zu halten.

Die Pflege änderte sich, als das intrakortikale V4-Array entfernt wurde. Im Weiteren sollte mit einem Mikroelektrodentrieb und Einzelelektroden abgeleitet werden. Dazu wurde an der Ableitstelle das Silikon entfernt und die *Dura mater* freigelegt. Die Stelle musste vor jeder Ableitung präpariert werden, um schnell wachsendes Granulationsgewebe zu entfernen und gegebenenfalls die Dura zu verdünnen. Dies konnte ohne Lokalanästhesie erfolgen, da dieses Gewebe nicht innerviert ist und das Versuchstier die Entfernung somit nicht spüren konnte. Zur Desinfektion wurde das Antiseptikum Braunol<sup>®(12)</sup> und teilweise 0,5 %iges H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> verwendet. Nach dem Ende jeder Datenaufnahme wurde die Trepanation wieder mit dem gewebeverträglichen Silikon verschlossen.

Weiterhin wurde der Geweberand zwischen Kopfhaut und Implantat regelmäßig gereinigt und einwachsende Haare entfernt.

---

<sup>(8)</sup> Genauer über V4d, dem dorsalen Teil des Areals (TOOTELL & HADJIKHANI [2001], GATTASS ET AL. [2005], FIZE ET AL. [2003], UNGERLEIDER ET AL. [2007]).

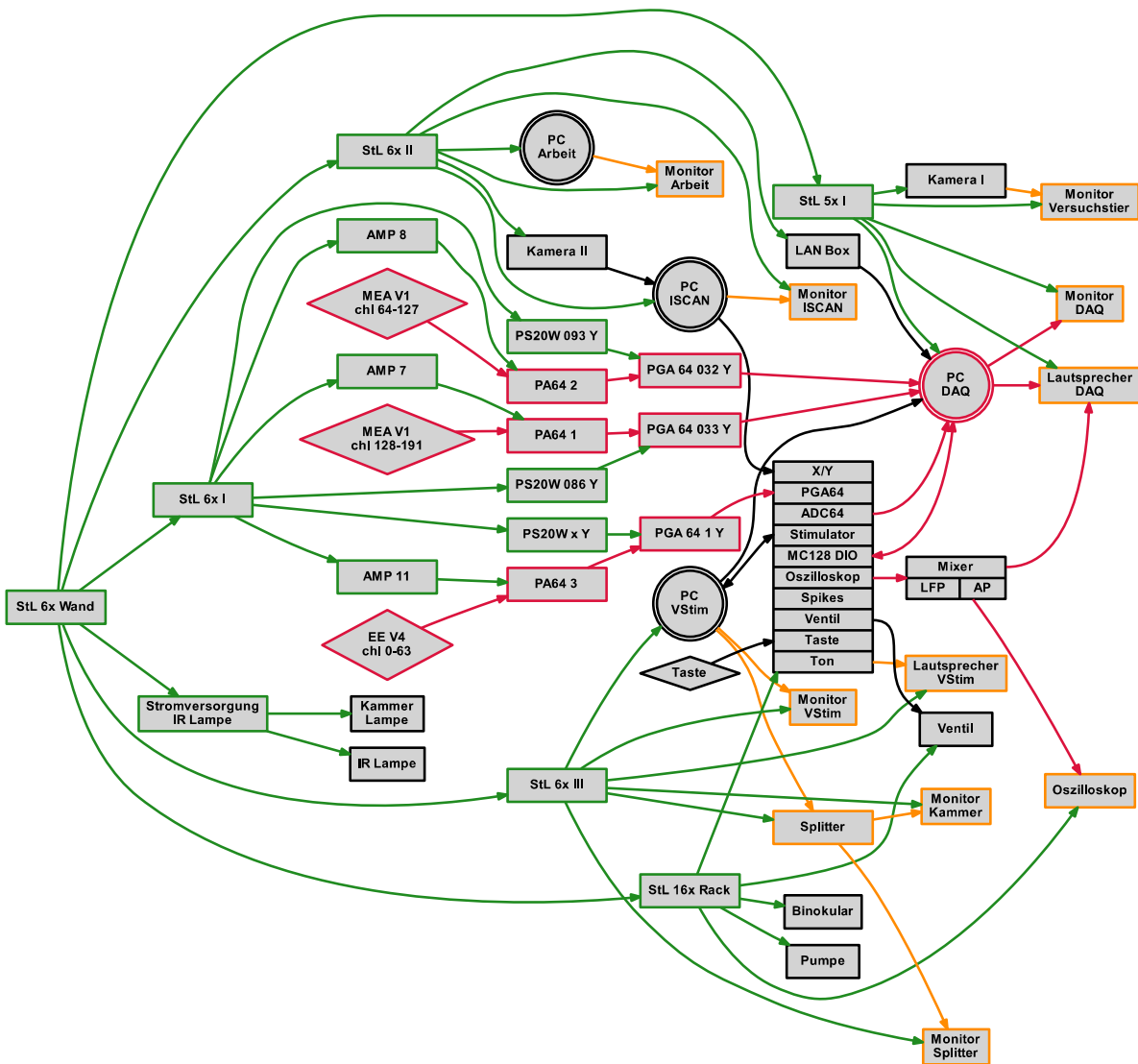
<sup>(9)</sup> Dabei wurde das V1-Array vermutlich um ein bis zwei Millimeter zu weit anterior gesetzt (siehe auch Abbildung 2.9 auf Seite 29).

<sup>(10)</sup> Paladur<sup>®</sup> von Heraeus Kulzer GmbH ([www.heraeus-pala.com](http://www.heraeus-pala.com)).

<sup>(11)</sup> Biopor<sup>®</sup> AB 25 Shore von Dreve ([www.dreve.de](http://www.dreve.de)).

<sup>(12)</sup> Braunol<sup>®</sup> ist ein Produkt der Firma B. Braun Melsungen AG ([www.bbraun.de](http://www.bbraun.de)).

## 2.3 VERSUCHSAUFBAU



**Abb. 2.6:** Schematische Darstellung der Geräte, ihrer Stromversorgung und den Verbindungen untereinander. Grüne Rechtecke zeigen die Netzteile, die Pfeile die Verbindungskabel. Rote Pfeile zeigen den Weg der neuronalen Signale, rote Geräte dienen der Verarbeitung dieser Daten (Verstärker, Computer), orange kennzeichnet die Ausgabe über Monitore oder Lautsprecher, schwarz sind andere Verbindungen und Geräte. Rauten deuten Eingabesysteme an, Doppelkreise Computer und Rechtecke andere Geräte.

In der Abbildung 2.6 wird schematisch der Versuchsaufbau gezeigt. Geräte und Kabelverbindungen sind in farbkodierten Polygonen bzw. Pfeilen dargestellt. Netzteile und Stromversorgungen sind in grün hervorgehoben. Da die Abbildung den Versuchsaufbau hierarchisch von links nach rechts darstellt, erkennt man, dass sich alle Stromversorgungen auf eine Steckdosenleiste (*StL 6 x Wand*) zurückführen lassen. Weitere Steckdosenleisten wurden spinnennetzartig eingebunden und so den gesamten Versuchsaufbau versorgt, ohne unnötige Erdschleifen aufzubauen, die zu stärkeren Signalstörungen durch das 50 Hz-*Brummen* geführt hätten. Ausgaben auf Monitore, Lautsprecher oder ähnliche Geräte werden in orange, Datenflüsse vom Versuchstier zum Rechner in rot dargestellt. Geräte in Doppelkreisen kennzeichnen Computer, Rechtecke wurden für alle anderen Gerätetypen verwendet. Der

mehrfach unterteilte, mittige Kasten zeigt das sogenannte ›Rack‹ (ein spezielles Regal), in dem unter anderem Signale vom Kontrollrechner (PC VStim) mit weiteren Daten aus der Verstärkerkette, der Antworttaste und den Augenpositionen (PC ISCAN) zusammengeführt wurden. Als Abkürzungen wurden verwendet: AMP: Netzteil für Vorverstärker (engl. *amplifier*), chl: Kanal (engl. *channel*), EE: Einzelelektroden, MEA: Multielektrodenarray, PA: Vorverstärker (engl. *preamplifier*), PGA: Hauptverstärker (engl. *programmable gain amplifier*), PS: Netzteil für Hauptverstärker (engl. *power supply*), StL: Steckdosenleiste.

Die Datenkette EE V4 chl 0-63 → PA64 3 → PGA 64 1 Y → PGA 64 → PC DAQ übertrug seit der Entfernung des ehemaligen V4-MEA nicht mehr die neuronalen Daten, sondern nur noch Kontrollsignale.

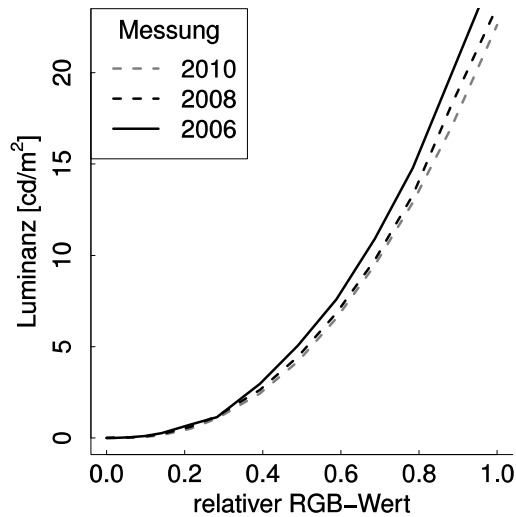
### 2.3.1 ANZEIGE

Zur Darstellung der visuellen Aufgabe für das Versuchstier in der Ableitkammer wurde ein CRT-Monitor<sup>(13)</sup> verwendet (siehe auch Abschnitt 2.5.1 VORVERARBEITUNG auf Seite 36). Dieser Monitortyp hat keinen linearen Luminanz-Darstellungsbereich und verliert zudem mit zunehmendem Alter langsam an Helligkeit. Um diese Abnahme abschätzen zu können, wurde mehrere Male die Helligkeitskurve des Monitors erhoben. Der Monitor wurde dazu auf eine Anzahl verschiedener Rot-Grün-Blau-Werte gesetzt (jeweils identische, um Grautöne zu erhalten) und mittels eines Photometers<sup>(14)</sup> die Luminanz in der ansonsten verdunkelten Kammer bei konstantem Abstand zum Monitor ermittelt. Die so ermittelte Gamma-Kurve<sup>(15)</sup> ist in der Abbildung 2.7 auf der nachfolgenden Seite dargestellt. Man erkennt zum einen deutlich die nicht-lineare Zunahme der Luminanz mit steigenden relativen Rot-Grün-Blau-Werten (Eins entspricht maximaler Helligkeit des Bildschirms). Da die Figuren mit gleichbleibenden Grauwerten gezeigt wurden und auch kein Helligkeitsverlauf verwendet wurde, ist der Einfluss dieser Nicht-Linearität zu vernachlässigen. Ebenso erkennt man die geringe Abnahme der Luminanz, die im Verlauf der gesamten vier Jahre zwar auf ca. 87 % des Anfangswertes zurückgegangen ist, im vergleichsweise engen Ableitzeitraum 23.06.2009–09.07.2010 aber nur um schätzungsweise 2,6 % abnahm. Die Gamma-Faktoren lagen dabei zwischen 2,319 und 2,349. Die Luminanzabnahme wird sich daher nur marginal auf die Darstellung der Aufgabe ausgewirkt haben.

<sup>(13)</sup> Engl. für *Cathode Ray Tube*, klassischer Röhrenmonitor im Gegensatz zum LCD-Monitor (engl. *Liquid Crystal Display*).

<sup>(14)</sup> Chroma Meter<sup>®</sup> CS-100 der Firma Minolta ([www.konicaminolta.eu](http://www.konicaminolta.eu)).

<sup>(15)</sup> Diese hat nichts mit der schon beschriebenen  $\gamma$ -Band-Synchronisation zu tun, sondern geht auf den Parameter  $\gamma$  zurück, der als Potenz die Form der Kurve beschreibt ([www.graphics.cornell.edu/~westin/~gamma/gamma.html](http://www.graphics.cornell.edu/~westin/~gamma/gamma.html); abgerufen am 07.01.2014).



**Abb. 2.7:** Die Abbildung zeigt die Gamma-Kurve des verwendeten Stimulationsmonitors und die leichte Abnahme der Luminanz über die Jahre. Im Verlauf der vier Jahre ist die Luminanz auf ca. 87 % des Anfangswertes zurückgegangen, im Ableitzeitraum näherungsweise nur um 2,6 %.

### 2.3.2 AUGENPOSITIONSMESSUNG

Eine essentielle Bedingung für den Versuch war die konstante räumliche Lage der Stimuli relativ zur Retina. Nur dadurch konnte sichergestellt werden, dass während der Aufnahmen die RFs der abgeleiteten Zellen gleichbleibend stimuliert wurden. Um dies sicherzustellen, musste die Blickrichtung, d.h. die Augenposition des Affen, genau ermittelt werden. Dazu wurde ein kameragestütztes Messverfahren eingesetzt, das von der Firma ISCAN<sup>(16)</sup> stammt. Bei dieser Methode wurde die Pupille über ein Makroobjektiv stark vergrößert aufgenommen und über einen Schwellenwert das Graustufenbild auf ein schwarz-weißes reduziert. Von dem Bild wurde dann der optische Schwerpunkt (~Mittelpunkt) der schwarzen Pupille errechnet. Der Versatz des Mittelpunktes relativ zu einer zuvor festgelegten Eichposition kann zur Bestimmung der Blickrichtung verwendet werden. Zur Eichung des Systems wurde an jedem Trainings- bzw. Aufnahmetag vor dem Versuch der Fixationspunkt um  $\pm 2^\circ$  in der X- und Y-Dimension bewegt, das Folgen der Augenbewegung gemessen und zur Kalibrierung verwendet. Aus diesen Werten wurde auch die Größe des Fixationsfensters für den Tag berechnet, also der Bereich, den die Blickrichtung des Versuchstiers während der Trials nicht verlassen durfte. Über die hier analysierten Aufnahmetage gemittelt ergab sich ein Fixationsfenster in Form einer Ellipse mit dem Durchmesser von  $1,15 \pm 0,06 \times 1,00 \pm 0,28^\circ$  Sehwinkel ( $n = 15$ ; siehe auch Tabelle B.1 auf Seite 134). Die fast in Echtzeit (mit einer Latenz unter 5 ms) erfassten Augensignale wurden dann an den Stimulations- und Aufnahmerechner gesendet. Ersterer steuerte das Experiment und interagierte mit dem Versuchstier, letzterer zeichnete unter anderem das Augenpositionssignal auf, um spätere Analysen zu ermöglichen.

<sup>(16)</sup> ISCAN Inc. ([www.iscaninc.com](http://www.iscaninc.com)).



### 2.3.3 BELOHNUNGSSYSTEM

Zur Motivation des Tieres diente die fast<sup>(17)</sup> ausschließliche Gabe von Flüssigkeit im Labor in Form von verdünntem Fruchtsaft oder Wasser. Das Belohnungssystem bestand aus der Schlauchpumpe<sup>(18)</sup>, welche die Flüssigkeit umwälzte und in Bewegung hielt und mehreren Silikonschläuchen mit stabilisierendem Trinkrohr, welches das Kunststoffmundstück direkt an die Lippen des Versuchstieres brachte. Ferner wurde ein computergesteuertes Ventil<sup>(19)</sup> und natürlich die Flüssigkeit selbst benötigt. Das Versuchstier F hat sehr gut mit Leitungswasser gearbeitet, jedoch führte Abwechslung in Form von verdünntem Saft zu mehr Arbeitsleistung. Wurde ein Trial korrekt beantwortet, wurde durch das Ventil dem Versuchstier ein Schluck Flüssigkeit zugeführt. Die genaue Menge variierte je nach Einstellungen im Programm (für einfache Fixationstrials gab es weniger Belohnung als für die deutlich schwerere Formidentifikations-Aufgabe) und Verhaltensleistungen des Versuchstiers (je mehr richtige Antworten in Folge gemacht wurden, desto mehr Belohnung gab es). Im Schnitt wurden  $0,316 \pm 0,061 \frac{\text{ml}}{\text{Hit}}$  ( $n = 15$ ; gemittelt sowohl über den vorbereitenden Fixations-, als auch den *shape-tracking-task*) Flüssigkeit dem Versuchstier zugeführt.

Innerhalb der Arbeitswoche erarbeitete sich das Versuchstier den Flüssigkeitsbedarf durch die tägliche Belohnung bei der Durchführung der Aufgabe. Von Freitagabend ab erhielt das Tier dann am Wochenende Obst, Gemüse und zusätzliche Flüssigkeit.

### 2.3.4 SIGNAL-AKQUISITION UND -VERSTÄRKUNG

Das Signal der Elektroden wurde zunächst in den drei 64-Kanal-Differential-Vorverstärkern<sup>(20)</sup> der Firma Multi Channel Systems (MCS)<sup>(21)</sup>  $5 \times$  verstärkt und in der Impedanz angepasst. Diese Vorverstärker befanden sich aufgrund der sehr schwachen zu messenden Spannungen in der Kammer nahe am Tier und führten die nun verstärkten und robusteren Signale aus der Kammer hinaus zu den drei programmierbaren 64-Kanal-Hauptverstärkern (ebenfalls von MCS), die die neuronalen Signale weitere  $1\,000 \times$  verstärkten.

Die Datenaufnahme fand mit einer Abtastrate von 25 kHz statt, wobei die Bit-Tiefe für die beiden verwendeten Analog-Digital (AD)-Wandlerkarten unterschiedlich war. Die Kanäle der ADC64-Karte<sup>(22)</sup> (auf ihr lagen die Signale der Photodioden<sup>(23)</sup> und Kontrollkanäle wie Augensignal und 50 Hz-Netzspannung) hatte eine 16 Bit-Tiefe und einen Eingangsspannungsbereich

---

<sup>(17)</sup> Zeitweise wurde dem Versuchstier zusätzlich auch am Wochenende Flüssigkeit zugeführt.

<sup>(18)</sup> Cyclo<sup>®</sup> I der Firma Roth ([www.carl-roth.de](http://www.carl-roth.de)).

<sup>(19)</sup> Das Ventil vom Typ Bio-Chem Valve Pinch Valve 100P3MP12<sup>®</sup> ([www.bio-chemvalve.com/spec.asp?id=7](http://www.bio-chemvalve.com/spec.asp?id=7)) wurde mit einem Gleichstrom-Netzteil der Firma Voltcraft ([www.voltcraft.de](http://www.voltcraft.de)) betrieben.

<sup>(20)</sup> Zum Differential-Verstärker siehe auch WINDHORST & JOHANSSON [1999], Kapitel 45, Seite 1 283ff.

<sup>(21)</sup> Multi Channel Systems GmbH ([www.multichannelsystems.com](http://www.multichannelsystems.com)).

Die Stromversorgung für die Vor- und Hauptverstärker wurde durch die Netzteile PS20W (*Power Supply*) gewährleistet (siehe auch Abbildung 2.6 auf Seite 22).

<sup>(22)</sup> Eine Standard-AD-Wandlerkarte.

<sup>(23)</sup> Die Photodioden waren in zwei Ecken des Versuchsmonitors in der Ableitkammer aufgeklebt und maßen das Helligkeitssignal von den beiden Stimulisequenzen, deren Helligkeit in einen anderen, hier nicht gezeigten, Versuch moduliert wurde.

von  $\pm 10$  V. Die MC128-Karte<sup>(24)</sup> (auf ihr lagen die Elektrodensignale) hatte eine 12 Bit-Tiefe, die später zu 16 Bit konvertiert wurde und erhielt Eingang von zwei Hauptverstärkern. Der Eingangsspannungsbereich lag bei  $\pm 4$  V.

Diese Signale wurden dann weiter zum Aufnahmerechner und zum Audiomixer geführt, der die Signale für die Anzeige auf einem Oszilloskop<sup>(25)</sup> und auf einem Lautsprecher aufbereitete. Sowohl die Vor-, als auch die Hauptverstärker besaßen eine separate Stromversorgung, wie in der Abbildung 2.6 auf Seite 22 dargestellt.

Jede AD-Wandlerkarte besaß ihren eigenen Taktgeber für die Abtastung der analogen Daten, die nur bei Aufnahmebeginn synchronisiert wurden. Kleinste Unterschiede in den Taktraten summierten sich über die Aufnahmedauer von 30–70 min und mussten nachträglich aneinander angepasst werden (siehe auch Abschnitt 2.3.4 SIGNAL-AKQUISITION UND -VERSTÄRKUNG auf der vorherigen Seite). Damit die beiden Taktgeber nicht zu große Differenzen aufwiesen, musste die Aufnahme bei längerer Dauer des Experiments kurz unterbrochen und neu gestartet werden. So wurden Daten eines Tages in bis zu drei Dateien gespeichert, die später wieder zusammengebracht werden mussten, um analysiert zu werden.

## 2.3.5 ELEKTRODENSYSTEME

Um neuronale Signale aus den interessierenden Arealen abzuleiten, wurden intrakortikale, extrazelluläre Elektroden eingesetzt. Für die zwei Areale V1 und V4 kamen dabei nach der Entfernung des V4-Arrays (siehe Abschnitt 2.2.2 TREPANATION UND PFLEGE auf Seite 21) zwei unterschiedliche Systeme zum Einsatz.

### 2.3.5.1 MULTIELEKTRODENARRAYS

Die ursprünglich zwei MEAs wurden von Dipl.-Phys. Yulia Smiyukha in dieser Arbeitsgruppe in Anlehnung an HOFFMAN & MCNAUGHTON [2002] während der Planungsphase an das Versuchstier F angepasst und auch aufgebaut. Mit den beiden MEAs sollten LFPs und APs in den Arealen V1 und V4 abgeleitet werden, jedoch konnten APs nur für zwei bis drei Wochen detektiert werden (mündliche Mitteilung von Dipl.-Phys. Yulia Smiyukha). Es liegt nahe anzunehmen, dass die Elektroden mit Narbengewebe umgeben wurden und daher keine APs mehr aufnehmen konnten (WARD ET AL. [2009], SCHMIDT ET AL. [1976]; zur Gewebereaktion siehe POLIKOV ET AL. [2005]; zur Narbenbildung siehe GRIFFITH & HUMPHREY [2006] und weiter SUPÈR & ROELFSEMA [2005] und NICOLELIS ET AL. [2003], die mit einer anderen Art von MEA im Gegensatz zu uns über viele Monate MUA ableiten konnten). Wie in Abschnitt 2.2.1 OPERATIVE EINGRIFFE auf Seite 20 kurz erwähnt, wurde das V4-MEA später entfernt und in der Folge mit Einzelelektroden aus diesem Areal abgeleitet.

Die Abbildung 2.8 auf Seite 28 zeigt das verbliebene MEA vor der Implantation in der Aufsicht noch ohne eingesetzte Elektroden. Es sind die Führungsröhrchen und Leiterbahnen zu den Steckern erkennbar. Weitere Leiterbahnen sind auf der Unterseite und der zweiten

---

<sup>(24)</sup> Eine AD-Wandlerkarte von MCS.

<sup>(25)</sup> Oszilloskop HM407-2 der Marke Hameg ([www.hameg.com/1.2.0.html](http://www.hameg.com/1.2.0.html)).

Platine angebracht (in dieser Abbildung nicht zu sehen). Von den 24-poligen Steckverbindungen von Omnetics<sup>(26)</sup> wurden vier in dem Array verbaut und konnten somit 96 Elektroden kontaktieren. Aufgrund der filigranen Bauweise (die goldenen Elemente sind Buchsen, also Röhrchen, keine massiven Stecker), sind im Laufe der Zeit durch die häufige Benutzung einige (11 von 96) der Röhrchen abgebrochen und die entsprechenden Kanäle konnten nicht mehr aufgenommen werden.

Von den 96 Elektroden wurden 57 abgeleitet, 36 enthielten nur Schutz Elektroden, die das Silikon nicht durchstießen und die Führungsröhrchen staubfrei hielten. Drei Elektroden waren defekt und wurden nicht abgeleitet (siehe auch Abbildung B.1 auf Seite 138).

Die Führungsröhrchen des V1-MEA sind so angeordnet, dass die Elektroden im hexagonalen Muster mit 2 mm Abstand zueinander auf dem Kortex platziert werden. Der Aufnahmebereich einer intrakortikalen Elektrode für LFPs bei Frequenzen zwischen 10 und 100 Hz liegt bei einem Durchmesser von etwa  $200 - 5\,000\ \mu\text{m}$ <sup>(27)</sup> (KAJIKAWA & SCHROEDER [2011], KRUSE & ECKHORN [1996], GIESELMANN & THIELE [2008], KREIMAN ET AL. [2006]). Da die verwendeten Elektroden aufgrund des langen Verbleibs im Kortex eine niedrige Impedanz von  $0,273 \pm 0,651\ \text{M}\Omega$  bei 100 Hz und  $0,243 \pm 0,183\ \text{M}\Omega$  (beide  $n = 71$ ; es konnte nicht alle Elektroden gemessen werden, da einige beim Entnahmeversuch in den Führungsröhrchen abbrechen) aufwiesen<sup>(28)</sup> (siehe auch SCHMIDT ET AL. [1976], SALCMAN & BAK [1976] und SALCMAN & BAK [1973]), wird sich der Aufnahmebereich eher am oberen Ende der Skala bewegt und den unter dem Array liegenden Kortex vollständig abgedeckt haben (WATANABE ET AL. [2012], LEGATT ET AL. [1980]). Für APs mit Frequenzen von 1 – 10 kHz ist der Bereich mit  $60 - 350\ \mu\text{m}$  deutlich kleiner (WORRELL ET AL. [2012], BUZSÁKI [2004], KRUSE & ECKHORN [1996], MINEAULT ET AL. [2013]), was für die in den ersten Wochen aufgenommenen APs und die nach dem Entfernen des V4-MEA eingeführten Einzelelektroden in V4 relevant ist. Die Führungsröhrchen des V1-MEA sind so angeordnet, dass die Elektroden im hexagonalen Muster mit 2 mm Abstand zueinander auf dem Kortex platziert werden. Der Aufnahmebereich einer intrakortikalen Elektrode für LFPs bei Frequenzen zwischen 10 und 100 Hz liegt bei einem Durchmesser von etwa  $200 - 5\,000\ \mu\text{m}$ <sup>(29)</sup> (KAJIKAWA & SCHROEDER [2011], KRUSE & ECKHORN [1996], GIESELMANN & THIELE [2008], KREIMAN ET AL. [2006]). Da die verwendeten Elektroden aufgrund des langen Verbleibs im Kortex eine niedrige Impedanz von  $0,273 \pm 0,651\ \text{M}\Omega$  bei

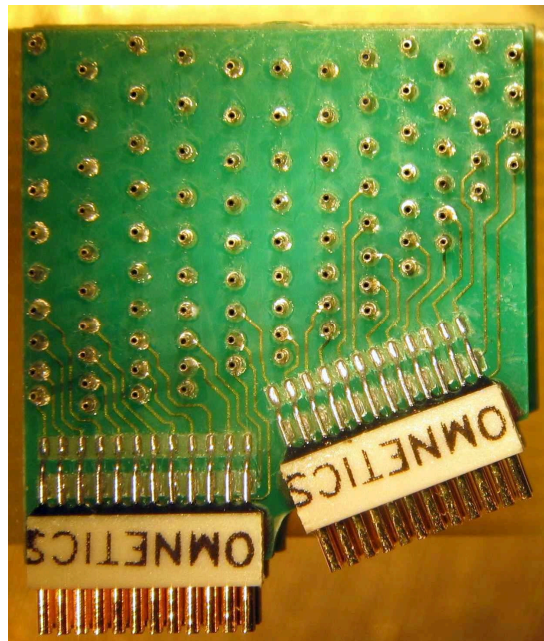
<sup>(26)</sup> Omnetics Connector Corporation ([www.omnetics.com](http://www.omnetics.com)).

<sup>(27)</sup> Ergebnisse von MINEAULT ET AL. [2013] legen nahe, dass das LFP-Signal neuronale Aktivität auf unterschiedlichen räumlichen Größenordnungen wiedergibt und die Interpretation damit komplexer als gedacht ist.

<sup>(28)</sup> Berichtet wird auch eine schnelle Abnahme der Impedanz kurz nach der Implantation und darauf folgende Zunahme über Tage und Wochen hinweg (WARD ET AL. [2009]). Hier kann angenommen werden, dass sich zwischen Epoxidharz-Lack und dem Elektrodendraht ein Spalt entwickelt hat und sich die Oberfläche der Elektrodenspitze vergrößerte. Ob dies die Ableiteigenschaften deutlich ändern würde, ist nicht klar, da sich die vergrößerte Oberfläche unter dem Lack befinden und dadurch isoliert würde. Möglicherweise könnte dies dennoch zu einer sinkenden Impedanz führen.

<sup>(29)</sup> Ergebnisse von MINEAULT ET AL. [2013] legen nahe, dass das LFP-Signal neuronale Aktivität auf unterschiedlichen räumlichen Größenordnungen wiedergibt und die Interpretation damit komplexer als gedacht ist.

100 Hz und  $0,243 \pm 0,183 \text{ M}\Omega$  (beide  $n = 71$ ; es konnte nicht alle Elektroden gemessen werden, da einige beim Entnahmeversuch in den Führungsröhrchen abbrechen) aufwiesen<sup>(30)</sup> (siehe auch SCHMIDT ET AL. [1976], SALCMAN & BAK [1976] und SALCMAN & BAK [1973]), wird sich der Aufnahmebereich eher am oberen Ende der Skala bewegt und den unter dem Array liegenden Kortex vollständig abgedeckt haben (WATANABE ET AL. [2012], LEGATT ET AL. [1980]). Für APs mit Frequenzen von 1 – 10 kHz ist der Bereich mit 60 – 350  $\mu\text{m}$  deutlich kleiner (WORRELL ET AL. [2012], BUZSÁKI [2004], KRUSE & ECKHORN [1996], MINEAULT ET AL. [2013]), was für die in den ersten Wochen aufgenommenen APs und die nach dem Entfernen des V4-MEA eingeführten Einzelelektroden in V4 relevant ist.



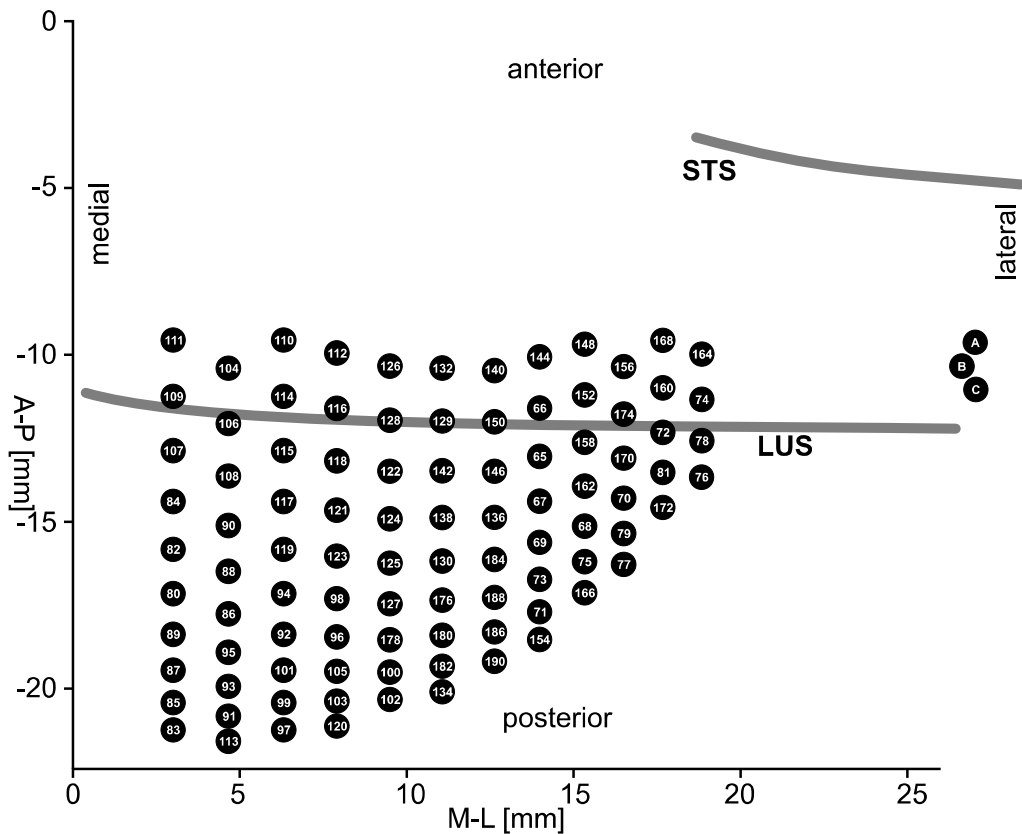
**Abb. 2.8:** Blick von oben auf die oberste Platine des V1-Arrays vor der Implantation. Zu sehen sind die Führungsröhrchen als silbern umrandete schwarze Punkte und die Leiterbahnen, die zu den Omnetics-Steckern führen (aufgenommen von Dipl.-Phys. Yulia Smiyukha).

In der Abbildung 2.9 auf der gegenüberliegenden Seite wird die stereotaktische Lage der Elektroden in Bezug zu den anatomischen Strukturen des Makakengehirns in einer Aufsicht dargestellt. Diese Darstellung ist anatomisch nicht ganz exakt, da die Lage anhand von Planungszeichnungen, Fotos und durch Messungen am konservierten Gehirn abgeschätzt werden musste.

Die V1-Ableitstellen lagen demnach zwischen *posterior* (P) 9,4 und P 22,0 mm, für die *medio-lateral* (M-L)-Achse zwischen 3,0 und 19,6 mm. Die V4-Ableitstellen für die Einzelelektroden wurden mit P 9,4 bis P 11,5 mm und M-L 26,9 mm abgeschätzt. Der Referenzpunkt liegt zwischen den knöchernen Ohrkanalausgängen, es gibt jedoch auch noch andere Koordi-

<sup>(30)</sup> Berichtet wird auch eine schnelle Abnahme der Impedanz kurz nach der Implantation und darauf folgende Zunahme über Tage und Wochen hinweg (WARD ET AL. [2009]). Hier kann angenommen werden, dass sich zwischen Epoxidharz-Lack und dem Elektrodendraht ein Spalt entwickelt hat und sich die Oberfläche der Elektrodenspitze vergrößerte. Ob dies die Ableiteigenschaften deutlich ändern würde, ist nicht klar, da sich die vergrößerte Oberfläche unter dem Lack befinden und dadurch isoliert würde. Möglicherweise könnte dies dennoch zu einer sinkenden Impedanz führen.

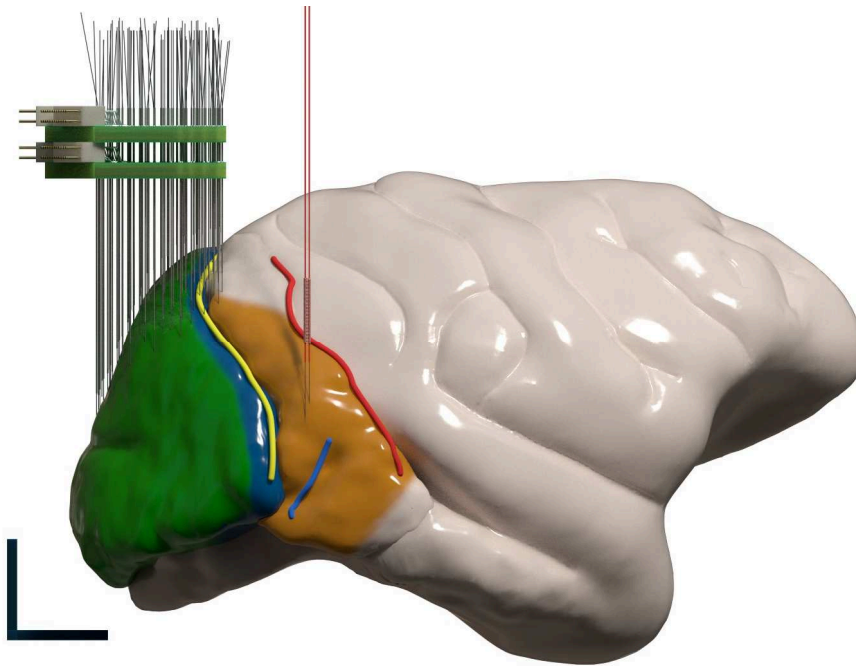
natensysteme für das Makakengehirn (vergleiche MARTIN & BOWDEN [1996] und PERCHERON ET AL. [1986]).



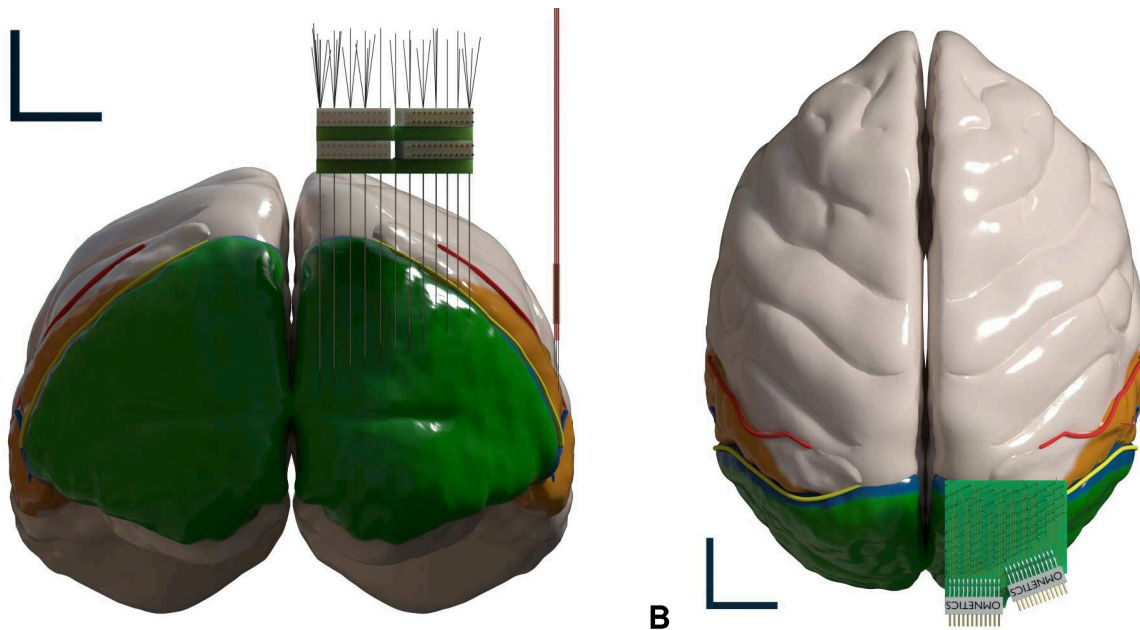
**Abb. 2.9:** Elektrodenlayout des V1-Arrays (links im Bild die Elektroden 65–190) und der V4-Einzelelektroden-Ableitstellen (rechts die Elektroden A–C) in geschätzter Relation zu den Sulci *Sulcus lunatus* (LUS) und *Sulcus temporalis superior* (STS). Welche der Elektroden abgeleitet wurden und welche Eigenschaften sie zeigten, ist im Anhang Abschnitt B.2 V1-MULTIELEKTRODENARRAY auf Seite 138 gezeigt.

Die dreidimensionale Lage und der Aufbau des V1-MEA ist schematisch in den Abbildungen 2.10 bis 2.12 auf den Seiten 30–31 in Computer-generierten Bildern dargestellt<sup>(31)</sup>. Die Areale V1 und V4 sind grün bzw. orange eingefärbt (vergleiche auch mit Abbildung 1.2 auf Seite 12). Die *Sulci* LUS, STS und der *Sulcus occipitalis inferior* (IOS) sind in gelb, rot bzw. blau gezeichnet. Es lassen sich die *anterior-posterior* (A-P)-, M-L- und Z-Position der Ableittechnik in Bezug auf das Gehirn erkennen. Ein kleiner Eichstab mit einer Kantenlänge von einem Zentimeter in jeder Dimension ist zur Größenabschätzung vorhanden.

<sup>(31)</sup> Die Abbildungen 2.10 auf der nachfolgenden Seite, 2.11 auf der folgenden Seite, 2.12 auf Seite 31 und 2.14 auf Seite 34 wurden mittels selbst geschriebener MATLAB<sup>®</sup>-Skripte<sup>(32)</sup>, MRIcro ([www.mccauslandcenter.sc.edu/micro](http://www.mccauslandcenter.sc.edu/micro)), MeshLab ([www.meshlab.sourceforge.net](http://www.meshlab.sourceforge.net)) und Blender ([www.blender.org](http://www.blender.org)) modelliert, mit der Blender-internen Cycles-Renderengine gerendert.

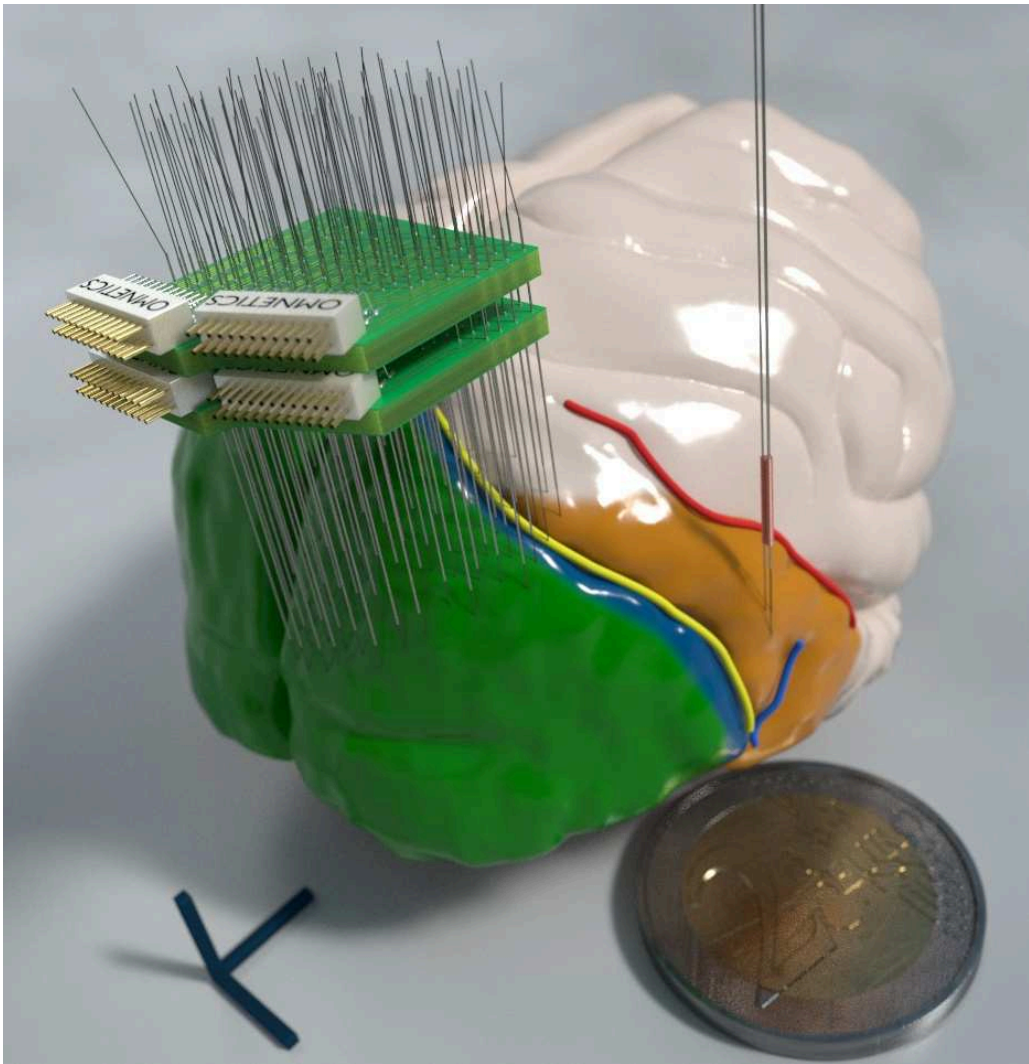


**Abb. 2.10:** Seitenansicht des MEA über dem visuellen Kortex V1 und der Einzelelektroden über V4. Die abgeschätzte A-P/Z-Positionierung des Elektrodenarrays und der Einzelelektroden (Führungsröhrchen in rot, analog zur Abbildung 2.13 auf Seite 33) über V1 und V4 werden deutlich. Der Gyrus occipitalis ist grün für V1 und blau für V2 gehalten. Der Teil vom Gyrus prelunatus, der das Areal V4 trägt, ist orange gefärbt. Die drei Sulci LUS (gelb), STS (rot) und IOS (blau) sind mittels farbiger Stränge nachgezeichnet. Der Balken hat eine Länge und Höhe von jeweils 10 mm.



**A** **Abb. 2.11:** Ansicht von posterior (A) und dorsal (B) auf das Elektrodenarray. Die abgeschätzte Positionierung ist hier in der M-L/Z bzw. A-P/M-L-Achse sichtbar. Farbgebung und Skalierung folgen der vorherigen Abbildung.

Abbildung 2.12 auf der gegenüberliegenden Seite zeigt das Gehirn aus einer schrägen Position und enthält neben dem V1-MEA und den V4-Elektroden auch eine 2€-Münze als Größenvergleich. Die Führungsröhrchen der V4-Elektroden werden am unteren Ende mit einer Kupferdrahtspindel auf einen konstanten Abstand gehalten.



**Abb. 2.12:** Perspektivische Ansicht des Elektrodenarrays. Farbgebung und Skalierung siehe Abbildung 2.10 auf der gegenüberliegenden Seite. Durch die schräge Aufsicht von hinten rechts soll die Dreidimensionalität und die Proportionen besser zur Geltung kommen. Um einen Eindruck für die Größendimension zu geben, ist eine Zwei-Euro-Münze abgebildet.

### 2.3.5.2 EINZELELEKTRODEN

Als V4-Elektroden dienten  $125\ \mu\text{m}$  starke Epoxid-ummantelte Wolfram-Elektroden der Firma FHC<sup>(33)</sup>, die über einen Mikroelektrodentrieb computergesteuert vor- und zurückgefahren werden konnten. Für die hier analysierten Daten kam ein speziell für diese Arbeitsgruppe hergestellter Mikrotrieb der Firma NAN Instruments<sup>(34)</sup> zum Einsatz. Die Impedanzen der verwendeten Elektroden sind der Tabelle B.1 auf Seite 134 im Anhang zu entnehmen.

Vor dem Einfahren wurden die Elektrodenspitzen unter Kontrolle eines Binokulars auf Höhe der Führungsröhrchen-Öffnung gebracht und die Tiefenangabe im Steuerungsrechner auf Null gesetzt, um später die Eindringtiefe bestimmen zu können. Zur Sicherung der sehr

<sup>(33)</sup> Frederic Haer Company Inc. ([www.fh-co.com](http://www.fh-co.com)). An den zwei ersten Ableittagen wurden Elektroden mit der Typenbezeichnung UEWLEGSEBN1E und einer Sollimpedanz von  $300\text{--}500\ \text{k}\Omega$  verwendet. An allen anderen Tagen waren die Elektroden vom Typ UEWLEGSEDN1J mit einer Sollimpedanz von  $2\text{--}4\ \text{M}\Omega$ .

<sup>(34)</sup> NAN Instruments Ltd. ([www.naninstruments.com](http://www.naninstruments.com)).

empfindlichen Spitzen wurden die Elektroden aber bis zum Einfahren in den Kortex um einen Millimeter in die Röhrrchen zurückgefahren.

Der verwendete Mikrotrieb für die Einzelelektroden ist in Abbildung 2.13 auf der gegenüberliegenden Seite dargestellt. In gelb ist unten die Zylinderbasis des Versuchstiers zu sehen, daran festgeschraubt in orange die L-Stücke mit Feintrieb zum horizontalen Ausrichten des Triebes. Durch weitere Feintriebe und Gelenke waren die Positionen der einzelnen Elektroden sehr flexibel an die Gegebenheiten anpassbar. Die Positionierung der Führungsröhrrchen (in rot dargestellt) auf der Dura wurde manuell unter Zuhilfenahme eines Binokulars vorgenommen. Das Einfahren der Elektroden in den Kortex erfolgte dann durch computergesteuerte Schrittmotoren.

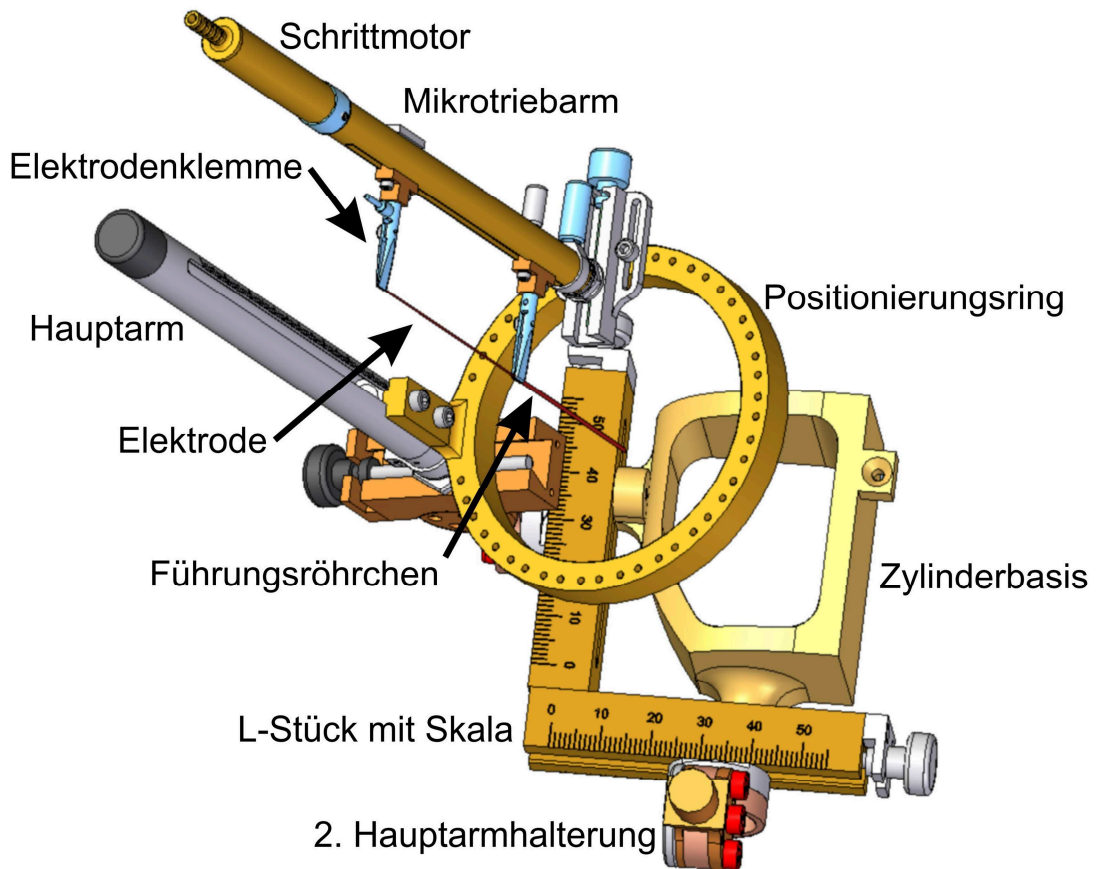
Die Vorwärtsbewegung der Elektroden im Gewebe wurde auf maximal  $50 \frac{\mu\text{m}}{\text{s}}$  begrenzt. Sobald die potentielle Ableittiefe erreicht wurde, wurden die Elektroden nur noch mit  $10 \frac{\mu\text{m}}{\text{s}}$  zum Finden der optimalen Ableitposition bewegt. Ziel war hierbei die möglichst gleichmäßige Aktivierung der abgeleiteten V4-Neuronenpopulation durch die beiden später gezeigten Figurensequenzen.

Statt des hier gezeigten einen Mikrotriebarmes, wurden drei Arme auf dem Positionierungsring befestigt und deren Führungsröhrrchen dicht zusammengebracht (siehe auch Abbildung 2.14 auf Seite 34). Die drei Röhrrchen wurden etwa einen Zentimeter vor dem Ende mittels eines dünnen Kupferdrahtes gebündelt. Auf diese Weise konnten drei Elektroden parallel in den Kortex eingefahren werden, was die Kontrolle über die Positionierung erhöhte und die Wahrscheinlichkeit, eine gute Ableitposition zu erreichen, verbesserte. Der Abstand zwischen den Elektroden betrug etwa  $280 \mu\text{m}$ <sup>(35)</sup>.

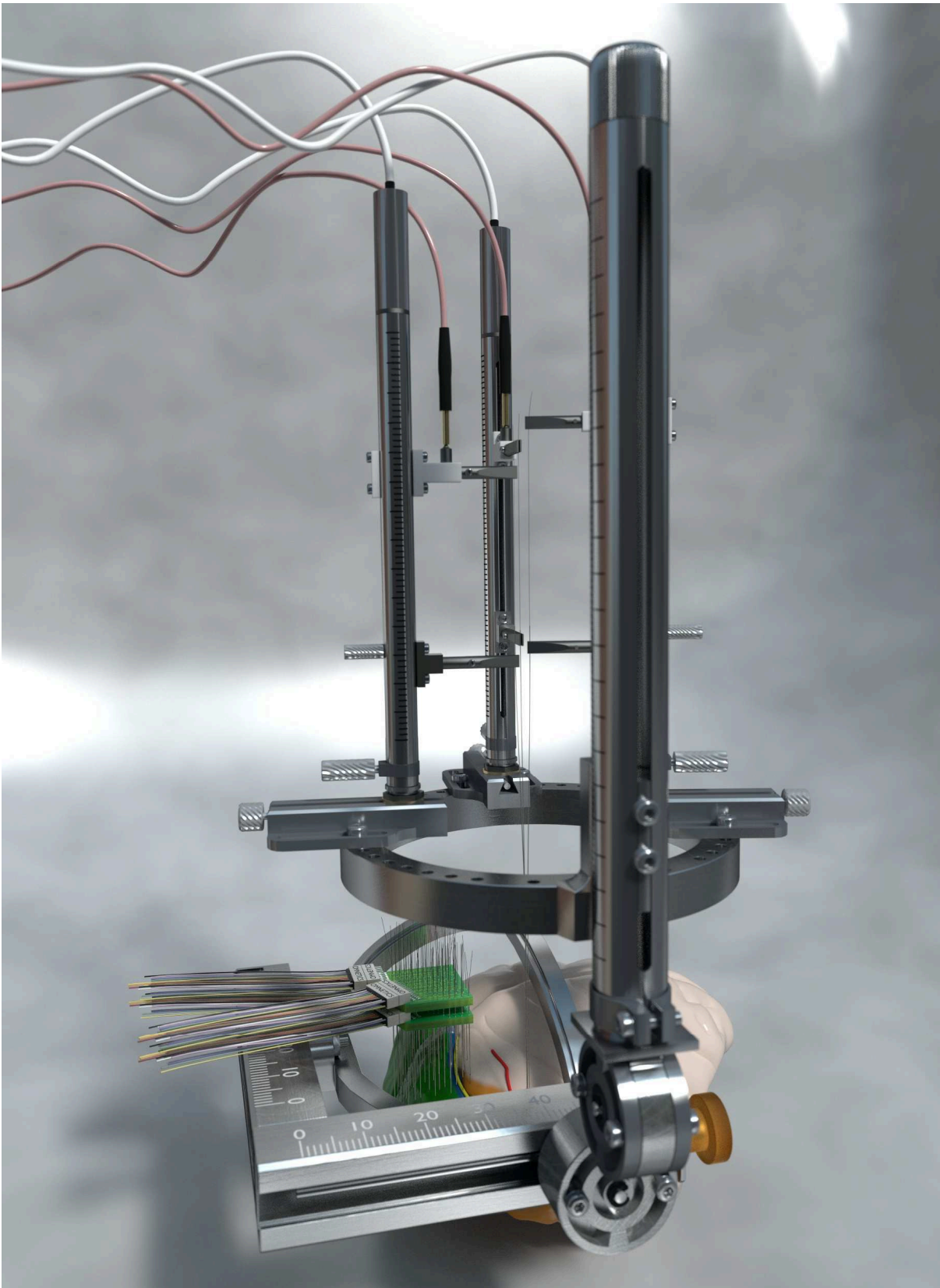
In der Abbildung 2.14 auf Seite 34 werden zusätzlich zu der Abbildung 2.12 auf der vorherigen Seite noch der Aufbau für die V4-Einzelelektroden mit dargestellt. Der gesamte Aufbau wurde, wie auch in Abbildung 2.13 auf der gegenüberliegenden Seite zu sehen, über ein L-Stück an die Zylinderbasis geschraubt, die zum Implantat des Versuchstiers gehört. Im L-Stück laufen Schlitten, mit denen der Hauptarm in einer Dimension über eine Schraube bewegt werden kann. Zwischen dem Schlitten und dem Hauptarm sind zwei Gelenke eingebaut, mit denen der Trieb in zwei Dimensionen geschwenkt werden kann. Der Hauptarm wiederum trägt den Positionierungsring, der manuell in der Höhe verstellt werden kann. Die drei Mikrotriebarme sind auf dem Positionierungsring befestigt und werden über Schrauben in Position gebracht. Die Führungsröhrrchen werden von der unteren Klammer gehalten und können über eine Schraube in der Vertikalen verstellt werden. Die Elektrode wird in einer zweiten, oberen Klammer leitend eingespannt, die das Signal über einen kleinen Stecker an ein abgeschirmtes Kabel weitergibt. Die Klammer wird mittels eines Schrittmotors am oberen Ende des Mikrotriebarmes bewegt.

<sup>(35)</sup> Der Abstand ergibt sich aus dem Radius der Führungsröhrrchen und dem Durchmesser des Kupferdrahtes, der die Röhrrchen auf Abstand hielt.





**Abb. 2.13:** NAN Instruments konstruierte in Zusammenarbeit mit der Arbeitsgruppe diesen Mikrotrieb (Quelle: Nabil Abunassar von NAN Instruments). In gelb ist die Zylinderbasis vom Versuchstier F zu sehen. Die dünnen Führungsröhrchen im Bild sind ebenfalls in der Abbildung 2.12 auf Seite 31 dargestellt.



**Abb. 2.14:** Perspektivische Ansicht der beiden Elektrodensysteme. Zusätzlich zu dem in der Abbildung 2.12 auf Seite 31 gezeigten V1-MEA ist der Mikroelektrodentrieb für V4 mit drei motorisierten Mikrotriebarmen und der Zylinderbasis gezeigt. Weiterhin wurden die signalübertragenden Kabel für das V1-MEA und die V4-Elektroden eingefügt.

## 2.4 DATENAUFNAHME

### 2.4.1 VORBEREITUNG UND DURCHFÜHRUNG DER ABLEITUNGEN

Nachdem das Versuchstier vom Stall in die Ableitkammer gebracht worden war, wurde der Primatenstuhl mittels vier Halterungsklammern am Boden und das Implantat des Tieres an einer Deckenkonstruktion fixiert. Dadurch wurde sichergestellt, dass das Tier den Kopf nicht bewegen konnte, was sowohl für die Ableitung der neuronalen Signale mittels intrakortikaler Elektroden als auch für die genaue Erfassung der Blickrichtung (siehe Abschnitt 2.3.2 AUGENPOSITIONSMESSUNG auf Seite 24) von essentieller Bedeutung war.

Der die Trepanation schützende Zylinderdeckel wurde abgenommen und das V1-MEA an die Vorverstärker angeschlossen. Das Silikon, das die Dura über der V4-Ableitstelle bedeckte, wurde entfernt, die Ableitstelle gesäubert und evtl. vorhandenes Granulationsgewebe auf der Dura abgezupft. Die zuvor in 70 %igem Ethanol desinfizierten Führungsröhrchen wurden samt dem Mikroelektrodentrieb an der Zylinderbasis befestigt und in Position gebracht (siehe Abbildung 2.13 auf Seite 33 und 2.14 auf der gegenüberliegenden Seite). Unter Sichtkontrolle durch ein Binokular wurden die Führungsröhrchen bis auf die Dura abgesenkt und sehr leicht aufgedrückt. Dies war wichtig, um die Stabilität zu gewährleisten. Während die Elektroden intrakortikal ableiteten, durfte es zu keinem noch so kleinen Versatz zwischen Führungsröhrchen und der Dura kommen, der den Kortex durch die resultierende Bewegung der Elektroden im Gewebe hätte verletzen können. Andererseits durfte auf die Dura auch kein größerer Druck ausgeübt werden, der die Durchblutung der Ableitstelle hätte reduzieren können.

Elektrische Spannung wird immer relativ zu einer Referenzspannung gemessen; es gibt keine absolute Spannung. Das Versuchstier hatte deshalb drei unter dem Schädel liegende Platin-Iridium-Drähte, die über kleine Goldstecker kontaktiert werden konnten (zwei Drähte frontal, einer lateral unten). Zusätzlich stellte ein weiterer Goldstecker (lateral oben) Kontakt zu der großflächigen Referenzelektrode über dem auf der linken Hemisphäre platzierten epiduralen MEA her (ursprünglich von Dipl.-Biol. Katja Taylor eingesetzt; siehe TAYLOR ET AL. [2005]). Die Referenz für die Elektroden wurde aus der Zusammenschaltung von den Kontakten frontal rechts und lateral oben (der großflächigen Referenzelektrode) gebildet. Die Masseverbindung der Vorverstärker wurde über die Kontakte frontal links und lateral unten geliefert. In systematisch durchgeführten Experimenten zeigte sich, dass diese Kombination das beste Signal-zu-Rausch-Verhältnis lieferte.

Die V4-Einzelelektroden wurden an den Vorverstärker angeschlossen und der Mikrotrieb zusammen mit dem MEA mit geerdeter Alufolie abgeschirmt, wodurch die Einstrahlung vom

Stromnetz und anderer Störquellen stark reduziert wurde. Damit war die Ableitung fertig vorbereitet.

Das Verhalten des Versuchstieres konnte über einen kleinen Monitor beobachtet werden, der den Kopf und Oberkörper des Tieres zeigte. Die dazugehörige infrarotsensitive Kamera war über dem Aufgabenmonitor samt einer Infrarotlampe angebracht. Somit konnten auch Pausenzeiten besser überwacht werden, da man, ohne das Tier zu stören, sehen konnte, ob es schläft oder nicht.

## 2.4.2 IMPEDANZMESSUNG

Die Impedanz einer Elektrode bestimmt deren Empfindlichkeit und Selektivität und ist frequenzabhängig. Je niedriger die Impedanz, desto größer ist der kortikale Bereich, aus dem neuronale Aktivität erfasst werden kann (WATANABE ET AL. [2012], vergleiche Abschnitt 2.3.5.1 MULTIELEKTRODENARRAYS auf Seite 26). Der untersuchte Frequenzbereich bestimmt dabei, welche Art neuronaler Aktivität aufgenommen wird: der von LFPs, welche die Aktivität sehr großer Neuronenpopulationen widerspiegelt reicht bis ca. 250 Hz. Ab 300 Hz sind die Signale eher auf MUA und *single unit activity* (SUA) zurückzuführen (HENRIE & SHAPLEY [2005]). Aus diesem Grund wurden für die LFPs und APs die Impedanzen separat bestimmt (bei 100 bzw. 1 000 Hz).

Für die Messung wurde die Elektrodenspitze etwa einen Millimeter in ein Glas mit physiologischer Kochsalzlösung gehängt und über diese Konstruktion nacheinander eine Wechselspannung mit den zwei genannten Frequenzen angelegt. Über die Dämpfung der Wechselspannung konnte die Impedanz der Elektrode bestimmt werden.

## 2.5 DATENAUSWERTUNG

### 2.5.1 VORVERARBEITUNG

Die Signale der relevanten V1-Elektroden, die aus dem parafovealen Bereich durch die visuelle Stimulation messen konnten, wurden im Rahmen der Vorverarbeitung re-referenziert. Das war nötig, um den allen V1-Kanälen gemeinsamen Signalanteil (engl. *common source*) zu entfernen. Dieser kam durch die Referenzelektrode, externe Störquellen und systemimmanente Eigenschaften zustande. Die 22 V1-Kanäle<sup>(36)</sup> wurden mit dem gemittelten Signal von 35 weit exzentrisch ableitenden V1-Kanälen<sup>(37)</sup> re-referenziert (Subtraktion des gemittelten Signals)<sup>(38)</sup>. Siehe hierzu auch Abbildung B.1 auf Seite 138 im Anhang. Die V4-Kanäle wurden

<sup>(36)</sup> Dies umfasst die Kanäle 68, 69, 70, 71, 73, 75, 77, 79, 81, 134, 136, 138, 154, 162, 166, 172, 180, 182, 184, 186, 188 und 190.

<sup>(37)</sup> Die Kanäle 80, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 105, 108, 113, 117, 119, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 127, 129 und 178.

<sup>(38)</sup> Diese Methode ist also eine abgewandelte Form der gemittelten Referenz (vergleiche mit DIEN [1998]). Der Vorteil der selektiven Mittelung ist, dass der visuell stimulierte Signalanteil nicht mit in das Re-Referenzsignal eingeht und daher bei der Subtraktion nicht abgeschwächt wird. Trotzdem ist das Re-Referenzsignal aus so vielen Kanälen gemittelt, dass es die allen Elektroden gemeinsamen Komponenten widerspiegelt (engl. *common source*).

nicht re-referenziert. Zwar teilten auch sie Signalkomponenten miteinander, jedoch lässt sich bei nur drei Elektroden kein geeignetes Referenzsignal mitteln. Wäre das gemittelte Signal der drei Kanäle subtrahiert worden, so wären auch die visuellen Antworten stark reduziert worden.

Theoretisch hätte auch eine zweidimensionale *current source density* (CSD)-Analyse den gemeinsamen Signalanteil der Daten entfernt (KAJIKAWA & SCHROEDER [2011], TENKE & KAYSER [2012]), jedoch ist eine Voraussetzung zur Nutzung der CSD ein regelmäßiges Gitter der Elektroden (siehe BUZSÁKI ET AL. [2012] und SHIMONO ET AL. [2000]). Dies ist jedoch nicht gegeben. Die hexagonale Anordnung der Elektroden lässt sich nicht ohne weiteres für die CSD-Berechnung verwenden. Hinzu kommt erschwerend, dass das MEA vermutlich zu weit anterior verbaut wurde. Durch die Krümmung des Gyrus occipitalis veränderten sich in der Folge die Abstände der Ableitpunkte untereinander im Kortex (siehe Beschreibung zur Abbildung 2.9 auf Seite 29).

Die Software zur Steuerung der Experimente (VStim) und zur Datenaufnahme (DAP<sup>(39)</sup>) wurde von Prof. Dr. Andreas K. Kreiter in C++ geschrieben und an die Erfordernisse angepasst. Zur späteren Analyse wurden die Verhaltensdaten als Textdatei im institutseigenen TDR-Format<sup>(40)</sup> und die neuronalen Daten im ebenfalls institutseigenen, aber binären, DAQ-Format<sup>(41)</sup> gespeichert. Diese wurden später im Rahmen der Datenkonvertierung in einer Datei als Derivat des HDF-Formates<sup>(42)</sup> zusammengebunden.

Der Steuerungsrechner gab das Monitorignal des Stimulationsrechners auf einen Signalteiler, der sowohl den Kontrollmonitor (für den Experimentator) als auch den Stimulationsmonitor<sup>(43)</sup> in der Kammer für das Versuchstier mit dem Signal versorgte. Der Abstand vom Monitor zum Auge des Versuchstieres betrug 87 cm, die Auflösung des Monitors 1 024 × 768 Pixel bzw. 403 × 303 mm bei einer Bildwiederholungsfrequenz von 100 Hz.

Die neuronalen Daten wurden vom Versuchstier kommend über Vor- und Hauptverstärker von MCS geleitet und verstärkt. Aufgrund der intrinsischen Eigenschaften der Verstärker fand eine Art Hardware-Filterung der Signale im Bereich 1 – 5 000 Hz statt (der Frequenz-Durchgangsbereich wurde aus der Produktbeschreibung entnommen).

Die Daten wurden anschließend mittels digitaler FIR-Filter<sup>(44)</sup> in zwei Frequenzbändern gefiltert.

---

<sup>(39)</sup> Engl. Abkürzung für *data acquisition program* (Datenaufnahme-Programm).

<sup>(40)</sup> Engl. Abkürzung für *trial description result* (Trial beschreibende Ergebnisse).

<sup>(41)</sup> Engl. Abkürzung für *data acquisition* (Datenaufnahme).

<sup>(42)</sup> Engl. Abkürzung für *hierarchical data format* (hierarchisches Datenformat; [www.hdfgroup.org](http://www.hdfgroup.org)).

<sup>(43)</sup> 22" Monitor ELSA Ecomo<sup>®</sup> 750 von ELSA Technology Inc. ([www.elsa.com/en](http://www.elsa.com/en)).

<sup>(44)</sup> Engl. für *finite impuls response* (begrenzte oder endliche Impulsantwort).

Für die LFPs wurden die hohen Frequenzen herausgefiltert (der Tiefpassfilter fiel ab 150 bis 300 Hz ab und erreichte dort eine Abschwächung von 40 dB)<sup>(45)</sup>. Weiterhin wurde die Abtastrate auf 1 kHz für die LFP-Daten reduziert.

Für die APs wurden die niederfrequenten Signalanteile herausgefiltert (der Bandpassfilter ließ Frequenzen von 300–12 200 Hz ungehindert durch und filterte Frequenzen von unter 100 und über 12 400 Hz ebenfalls mit einer Dämpfung von 40 dB)<sup>(46)</sup>. Signalspitzen wurden als APs gewertet, wenn sie einen negativen Schwellenwert unterschritten. Der Schwellenwert wurde an das Signal-zu-Rausch-Verhältnis angepasst<sup>(47)</sup> und lag im Schnitt bei  $-3,1 \cdot 10^{-5} \pm 0,9 \cdot 10^{-5}$  V ( $n = 9$ ).

Um eine Phasenverschiebung durch den Filterprozess zu verhindern, wurden die Signale sowohl vorwärts als auch rückwärts gefiltert. Da die Filter jeweils mit 40 dB Dämpfung arbeiteten, resultierten daraus 80 dB Dämpfung in den Sperrbändern.

Obwohl durch die Referenzierung, Erdung und Abschirmung der Einfluss von elektrischen Feldern schon minimiert wurde, konnten in den aufgezeichneten Daten immer noch die von der Netzwechselfrequenz eingefangene 50-Hz-Komponente und ihre harmonischen Oberwellen wie 100 und 150 Hz nachgewiesen werden. Da die Netzspannung ebenfalls mit aufgezeichnet wurde, konnte dieses Signal genutzt werden, um damit den verbliebenen Anteil zu entfernen. Dazu wurde ein dynamischer Filterkernel erzeugt, der alle Signalbestandteile, die synchron zur Netzspannung waren, herausfilterte (diese Routine wurde von Dipl.-Phys. Mikhail Borisov programmiert und bereitgestellt; siehe auch WINDHORST & JOHANSSON [1999], Kapitel 4, Seite 113).

## 2.5.2 PROGRAMME

Die Datenauswertung erfolgte größtenteils mittels in MATLAB<sup>®</sup> selbst geschriebener Programme. Hervorzuheben ist dabei das Programmpaket ›*Brainbox*‹, welches von Dr. F. Orlando Galashan geschrieben wurde, der ebenfalls Mitglied der Arbeitsgruppe war. Dieses Programmpaket (zusammen mit selbst geschriebenen Ergänzungen für die Analyse und Darstellung der Daten und Zusatzroutinen für z.B. SFC-, STPC-Abbildungen und *Shiftprediktoren*) erlaubte die Berechnung von normalisierter PSD (nPSD), PC und *peristimulus time histograms* (PSTHs). Die MATLAB<sup>®</sup>-Routinen und -Funktionen griffen häufig auf Programm-bibliotheken zurück, die von Dipl.-Phys. Mikhail Borisov für die Arbeitsgruppe geschrieben und von Nils Schlemminger überarbeitet wurden.

<sup>(45)</sup> Der Filter wurde mittels des Programms `fdatool` in MATLAB<sup>®</sup> als FIR-Filter mit den Einstellungen ›*Equiripple*‹ und der minimalen Filterordnung (422) erstellt.

<sup>(46)</sup> Der Filter wurde ebenfalls als FIR-Filter mit den Einstellungen ›*Equiripple*‹ und der minimalen Filterordnung (178) erstellt. Bei beiden Filtern wurde manuell die ersten und letzten Einträge so geglättet, dass Filterartefakte minimiert wurden, aber die Filtereigenschaften praktisch nicht verändert wurden. Für eine ausführlichere Darstellung zur digitalen Filterung siehe WINDHORST & JOHANSSON [1999], Kapitel 45, Seite 1 289ff..

<sup>(47)</sup> Der Schwellenwert wurde manuell so angepasst, dass offensichtliches Rauschen nicht zu einer falsch-positiven AP-Detektion führte.

Des Weiteren wurden für statistische Berechnungen und Abbildungen zur Populationsanalyse selbstgeschriebene Programme in *R statistic*<sup>(48)</sup> erstellt.

### 2.5.3 FELDPOTENTIALDATEN

In dieser Arbeit werden im Wesentlichen zwei Signaltypen ausgewertet: MUA (siehe Abschnitt 2.5.4 AKTIONSPOTENTIALDATEN auf Seite 42) und LFPs. Die LFPs wurden für die Analyse in die Frequenzkomponenten zerlegt und weiter analysiert. Je nach Analyseverfahren wurden dabei entweder die Amplituden- (PSD und SFC) oder Phaseninformationen (PC und STPC) des Signals verwendet<sup>(49)</sup>.

#### 2.5.3.1 WAVELET-TRANSFORMATION

Die LFP-Daten wurden für die weitere Analyse von der Zeit-Domäne in die Zeit-Frequenz-Domäne überführt. Das wurde mittels einer Wavelet-Transformation durchgeführt. Wavelets (zu deutsch etwa ›Wellchen‹) sind kurze sinusoidale Wellenpakete einer bestimmten Frequenz und zeitlichen Ausdehnung, die genutzt werden, um das Signal zu falten und den Anteil dieser Frequenz im Signal über die Zeit zu bestimmen<sup>(50)</sup>. Die Formel zur Erzeugung der verwendeten Morlet-Wavelets ist in der Gleichung 2.1 auf der folgenden Seite angegeben (TAYLOR ET AL. [2005]). Der Faltungskern ist sowohl in der Frequenz- als auch in der Zeitdomäne eine Gauß'sche Glockenkurve und ist über die Formel  $\sigma_f = \frac{1}{\pi\sigma_t}$  charakterisiert, wobei  $\sigma$  die Breite der Kurve für die Zeit  $t$  und Frequenz  $f$  beschreibt. Zur Normalisierung der Wavelets wurde die Gesamtenergie für die Frequenzen auf Eins gebracht. Die Frequenzen wurden von 5 bis 160 Hz analysiert, wobei zu beachten ist, dass jedes Wavelet einen kleinen Frequenzbereich mit einer mittleren Frequenz abdeckt (diese wird in den Abbildungen genannt) und dass aufgrund der nicht-linearen Verteilung der Frequenzbänder<sup>(51)</sup> keine lineare Frequenzskala<sup>(52)</sup> verwendet wurde (näheres siehe TAYLOR ET AL. [2005]). Eine Besonderheit der Morlet-Wavelets ist die Lieferung von komplexwertigen Daten (erkennbar an der imagi-

<sup>(48)</sup> R ist eine Open-Source-Programmiersprache für statistische Berechnungen, Modellierungen und Darstellung von Daten ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)). Für zwei sehr gute Statistikbücher, die Beispiele in R zeigen, siehe CRAWLEY [2005] und SACHS & HEDDERICH [2006].

<sup>(49)</sup> Für eine Abhandlung über Methoden der Elektrophysiologie siehe WINDHORST & JOHANSSON [1999], Kapitel 17, Seite 487ff.

<sup>(50)</sup> Für weitere Informationen über die Wavelet-Transformation inklusive der verwendeten Morlet-Wavelets siehe TORRENCE & COMPO [1998]. Für eine mehr theoretische Abhandlung über Methoden der Wavelet-Analyse siehe SAMAR ET AL. [1999] und WINDHORST & JOHANSSON [1999], Kapitel 18, Seite 503ff.. In KRONLAND-MARTINET ET AL. [1978] beschreibt J. Morlet selbst die Wavelets.

<sup>(51)</sup> Das  $\gamma$ -Band beispielsweise ist mit über 50 Hz deutlich breiter als das  $\beta$ -Band mit ca. 20 Hz oder das  $\alpha$ -Band mit 5 Hz (PENTTONEN & BUZSÁKI [2003]).

<sup>(52)</sup> Die mittleren Frequenzen sind nach dem Schema von TORRENCE & COMPO [1998]: 5,0, 5,5, 6,1, 6,8, 7,5, 8,3, 9,2, 10,2, 11,3, 12,5, 13,9, 15,3, 17,0, 18,8, 20,8, 23,1, 25,5, 28,3, 31,3, 34,7, 38,4, 42,5, 47,1, 52,1, 57,7, 63,9, 70,8, 78,4, 86,8, 96,1, 106,4, 117,8, 130,5, 144,5 und 160,0 Hz. Mit einem Verhältnis von  $\frac{f_0}{\sigma_f} = 6$  (zentrale Frequenz zur Standardabweichung der Frequenz) führt dies zu Wavelet-Dauern ( $2\sigma_t$ ) zwischen 190,99 und 5,97 ms und einer spektralen Bandbreite ( $2\sigma_f$ ) von 1,67 bis 53,33 Hz.

nären Einheit  $i$  in der Formel), die sowohl die Amplituden- als auch die Phaseninformation im Real- bzw. Imaginärteil enthalten.

$$w(t, f) = Ae^{-\frac{t^2}{\sigma_i^2}} e^{2i\pi f t} \quad (2.1)$$

### 2.5.3.2 RF-KARTEN

Die richtige topographische Lage der V1- und V4-RFs ist für diesen Versuch essentiell. Dies ist insbesondere für V4 kritisch, da die Elektroden für jede Ableitung neu in den Kortex eingefahren wurden und keine über Monate und Jahre konstanten RFs lieferten, wie es bei dem V1-MEA der Fall war. Um die richtige Lage zu überprüfen, wurde an möglichst allen Ableittagen ein RF-Mapping<sup>(53)</sup> durchgeführt. Dabei wurden zwei unterschiedliche Verfahren angewandt.

Während des Vorfahrens der V4-Elektroden wurde ein kleiner hellgrauer Balken auf dem Bildschirm mit der Computermaus bewegt und so ein einfaches Handmapping durchgeführt. Dazu wurde das neuronale Signal in ein akustisches umgewandelt und die Position des RF durch die stärkste Antwort abgeschätzt. Dies diente der Bestimmung der möglichst optimalen Ableittiefe der Elektrode (an einem Ableittag wurden die Elektroden bei schlechter Platzierung aus Zeitmangel nicht wieder neu an einer anderen Position eingefahren), wozu neben der Lage der RFs auch das Erreichen einer stabilen Ableitung von SUA und MUA gehörte.

Um eine genaue Karte der RFs zu ermitteln, wurde ein automatisches Mapping durchgeführt, allerdings gelang es nicht an jedem Ableittag. Da das automatische Mapping viele Trials erforderte und Versuchstier F eher wenige Trials pro Tag absolvierte, musste es auf Tage reduziert werden, an denen eine gute Leistung mit entsprechender Trialanzahl sicher war. Das automatische Mapping wurde in unserer Arbeitsgruppe von Anneke Meyer 2006 im Rahmen ihrer Diplomarbeit »*Mapping of Receptive Fields from Local Field Potentials in Macaque Visual Cortex*« entwickelt und von GALASHAN ET AL. [2011] erstmals veröffentlicht. Das Mapping wurde durch das abwechselnde Zeigen von kleinen weißen Punkten im linken unteren Quadranten ( $\frac{1}{4}$  Gesichtsfeld) durchgeführt. In der Abbildung 3.1 auf Seite 52 sind zwei Beispielergebnisse gezeigt.

### 2.5.3.3 LOKALE FELDPOTENTIALE

Aus dem Wavelet-transformierten LFP-Signal wurde zunächst die PSD berechnet, wobei das Integral über die Frequenzen die Energie zu jedem Zeitpunkt vergleichbar mit der *fast fourier transformation* (FFT)-Energie ergibt (in  $\frac{V^2}{Hz}$ )<sup>(54)</sup>. Um die neuronale Antwortstärke zu normalisieren, wurde sie ins Verhältnis zur Spontanaktivität gesetzt<sup>(55)</sup>.

<sup>(53)</sup> Engl. für Kartierung.

<sup>(54)</sup> Da durch die für diesen Versuchsaufbau konstante Nyquist-Frequenz (SHANNON [1949], UNSER [2000], BLANCHE & SWINDALE [2006]) – also die halbe Abtastrate – geteilt wird, enthält die Einheit auch Hertz. Die LFP-Daten wurden von 25 000 auf 1 000 Hz Abtastrate reduziert, daher lag die Nyquist-Frequenz bei 500 Hz.

<sup>(55)</sup> Die Spontanaktivität wird ermittelt, indem die Aktivität aus den ersten 650 ms aller Trials bestimmt wird. In diesem Intervall fand keine visuelle Stimulation statt und zeigt somit die »Hintergrundaktivität«. Das Zeit-Frequenz-Fenster wird über die Zeit gemittelt und der entstehende Datenvektor für die Berechnung der nPSD



In der Gleichung 2.2 wird die Berechnung der PSD über die Signalamplitude und die Abtastfrequenz  $f_{\text{Abtastung}}$  (1 000 Hz) als Funktion der Zeit  $t$  und Frequenz  $f$  gezeigt. Zu beachten ist, dass diese Berechnung für jedes Zeit-Frequenzbin<sup>(56)</sup> einzeln erfolgte.

Die Normalisierung der PSD über die Spontanaktivität wird in der Gleichung 2.3 gezeigt. Durch die Normalisierung ist die nPSD einheitslos und ein Wert von Null entspricht der Spontanaktivität, ein Wert von Eins entspricht der doppelten Spontanaktivität und höhere Werte entsprechend einem Vielfachen.

$$\text{PSD}(t, f) = \frac{2 \cdot \text{Signalamplitude}(t, f)^2}{f_{\text{Abtastung}}} \quad (2.2)$$

$$\text{nPSD}(t, f) = \frac{\text{PSD}(t, f) - \text{Spontanaktivität}(f)}{\text{Spontanaktivität}(f)} \quad (2.3)$$

Für die Populationsanalysen wurde über ein definiertes Zeit-Frequenz-Fenster eines jeden Falls gemittelt (siehe Tabelle 2.5 auf Seite 48).

#### 2.5.3.4 PHASENKOHÄRENZ

Zur quantitativen Erfassung der dynamischen Kopplung der zwei abgeleiteten Neuronenpopulationen wird in dieser Arbeit primär auf die Phasenkohärenz (PC) zurückgegriffen. Dabei werden von beiden LFP-Signalen aus der Phaseninformation die Winkeldifferenzen berechnet, die Einheitsdifferenzvektoren für jedes Zeit-Frequenzbin über die Trials addiert und die Länge des resultierenden Vektors durch die Anzahl der Trials geteilt, also die mittlere Phasenvektorenlänge (mPVL) berechnet. Die mPVL liegt dadurch immer zwischen Null und Eins, wobei Null keiner Kohärenz und Eins vollkommener Kohärenz entspricht. Die Gleichung 2.4 auf der nachfolgenden Seite zeigt die Berechnung der PC abhängig von Zeit  $t$  und Frequenz  $f$  (LACHAUX ET AL. [1999]), wobei  $\varphi$  die Phase der Signale  $j$  und  $k$  für den Trial  $n$  ist (von  $N$  Trials insgesamt). Da die PC systematisch zu groß berechnet wird (VINCK ET AL. [2010]), zieht man den Teil ab, der als Tendenz (engl. *bias*) erwartet wird. Der hängt von der Anzahl der eingehenden Trials  $N$  ab und wird, wie in Gleichung 2.5 auf der folgenden Seite

---

verwendet.

Gleichzeitig wurde durch die Division das  $\frac{1}{f}$ -Verhalten der neuronalen Signale neutralisiert und alle Frequenzen sind in der Folge in etwa gleich stark vertreten. Bei Signalen mit  $\frac{1}{f}$ -Struktur (wie auch im ›*Rosa Rauschen*‹; engl. *pink noise*) nimmt der Signalanteil mit steigender Frequenz ab (HENRIE & SHAPLEY [2005], YU ET AL. [2005], WINDHORST & JOHANSSON [1999], Kapitel 24, Seite 683 und Kapitel 45, Seite 1 280f.).

<sup>(56)</sup> Engl. *bin* bezeichnet hier die kleinste Dateneinheit in einem Vektor oder einer Matrix. Der eingeschlossene Datenbereich ist abhängig von der Abtastrate (das Zeitintervall ist  $\frac{1}{\text{Abtastrate}}$  lang) und der Frequenzauflösung (das Frequenzintervall entspricht etwa  $\frac{f_{n+1} - f_{n-1}}{2}$ ; da die Frequenzachse nicht-linear ist, ist die genaue Berechnung komplizierter; siehe zur Frequenzachse TORRENCE & COMPO [1998]) für zweidimensionale Daten wie Zeit-Frequenz-Darstellungen.

gezeigt, berechnet (SUN & YANG [1992]<sup>(57)</sup>). Je weniger Trials in die Berechnung mit eingehen, desto höher ist der Erwartungswert  $E$ <sup>(58)</sup>.

Die im Folgenden häufig genannte Variante der mit dem Erwartungswert korrigierten PC ( $PC_E$ ) wird nach Gleichung 2.6 berechnet. Sie wird für die Populationsdaten verwendet, während die mit dem Shiftprediktor korrigierte PC ( $PC_{SP}$ ) für die Zeit-Frequenz-Darstellungen nach Gleichung 2.7 berechnet wird, bei der ein *Shiftprediktor* (SP) erzeugt und von der rohen PC abgezogen wird (siehe LACHAUX ET AL. [1999]). Der SP wird durch Trialverschiebung erzeugt, indem die V1- und V4-Daten um je einen, zwei bis  $N - 1$  Trials gegeneinander verschoben werden, so dass die PC für  $N - 1$  Trialkombinationen berechnet und gemittelt wird. Alle Signalanteile, die auf kohärenten Beziehungen zwischen den Neuronenpopulationen in V1 und V4 beruhen, werden damit eliminiert.

$$PC(t, f) = \left| \frac{1}{N} \sum_{n=1}^N e^{i\varphi_j^n(t, f) - i\varphi_k^n(t, f)} \right| \quad (2.4)$$

$$E(N) = \frac{\sqrt{\pi}}{2\sqrt{N}} \quad (2.5)$$

$$PC_E = PC(t, f) - E(N) \quad (2.6)$$

$$PC_{SP} = PC(t, f) - SP(t, f) \quad (2.7)$$

## 2.5.4 AKTIONSPOTENTIALDATEN

Neben den LFP-basierten Daten, die sich aus der Summe der Transmembranströme tausender Neurone ergeben (QUYEN & BRAGIN [2007]), wurden in V4 zusätzlich auch Einzel- (SUA) und Mehrzellenaktivität (MUA) erfasst. Der Unterschied zu den LFP-Daten liegt in der ausschließlichen Messung von nur sehr lokal erfassten APs. In die MUA gehen somit nur wenige Zellen aus dem direkten Umfeld der Elektroden spitze ein. Bei der Datenselektion entsprach kein SUA-Datensatz den Anforderungen, daher gingen in die Auswertung nur MUA-Datensätze mit ein.

### 2.5.4.1 CLUSTERING

Obwohl mit einer Elektrode meist mehrere Zellen gleichzeitig erfasst werden und sich deren Signale alle überlagern, können die APs später in der Datenaufbereitung oft wieder einzelnen Zellen zugeordnet werden. Dazu untersucht man die Form der meist biphasischen AP und sucht nach Charakteristika, die sie voneinander unterscheiden (FEE ET AL. [1996a,b]).

<sup>(57)</sup> Dr. Udo Ernst aus der Arbeitsgruppe von Prof. Dr. Klaus Pawelzik hat die Formel aus dem genannten Artikel über den *random walk* (Zufallsbewegung, zum Beispiel bei der Brownschen Molekularbewegung) abgeleitet. Der Erwartungswert bestimmt die mittlere PC, wenn die Phasendifferenzen aus einer uniformen Verteilung zwischen Null und  $360^\circ$  gezogen werden.

<sup>(58)</sup> Hintergrund ist folgender: Bei nur einem Trial gibt es nur einen Einheitsvektor, der also immer die Länge Eins hat. Bei zwei Vektoren, die randomisiert addiert werden, ist die gemittelte Vektorlänge kleiner als Eins (im Mittel 0,627). Bei unendlich vielen Zufallsvektoren tendiert die mittlere Länge gegen Null, da sich die Vektoren gegenseitig ausmitteln.

Zunächst müssen jedoch in dem Signal die APs selbst identifiziert werden. Hierfür wird ein einfacher Schwellenwert verwendet (ein sogenannter Schmitt-Trigger). Ist der Ausschlag negativer als der (negative) Schwellenwert<sup>(59)</sup>, so wird ein kleiner Bereich um diesen Zeitpunkt herum ausgeschnitten und gespeichert. Für die vorliegenden Daten wurden 32 Datenwerte (entsprechend einem Zeitintervall von 1,28 ms) pro AP für das *Clustern* herangezogen. Diese kurzen Datenabschnitte wurden in einen 32-dimensionalen Datenraum eingetragen und mittels der *principle component analysis* (PCA)-Analyse (zur PCA siehe ABELES & GOLDSTEIN [1977] und FEE ET AL. [1996a]) die Achse der besten Trennung ermittelt (und die drei nächstbesten PCA-Achsen, die ebenfalls gute Trennungen der Daten ergeben). Erstellt man ein Koordinatensystem, indem man die beiden ersten Achsen (genannt PCA<sub>1</sub> und PCA<sub>2</sub>) gegeneinander aufträgt und stellt die APs als Punktwolken dar, so erkennt man oft schon einzelne Zellen sich vom ›Rauschen‹, der als ›Hash‹ bezeichneten Hintergrundaktivität, abheben. Weitere Achsen wurden unter anderem durch Berechnung der maximalen Amplitude, der maximalen Steigung im AP-Signal und der Zeit in Bezug auf den Aufnahmestart bereitgestellt und wurden in sinnvollen Kombinationen gegeneinander aufgetragen. Mittels der Computermaus konnten dann die zweidimensionalen Gruppen manuell mit einem Polygon umfasst und somit zu einem Cluster zusammengefasst werden. Das geschah interaktiv innerhalb einer in MATLAB<sup>®</sup> geschriebenen Routine der Brainbox. Die Cluster konnten als Interspike-Intervall-Histogramme (ISIHS) oder auch als Kreuzkorrelogramme dargestellt werden, was es erlaubte, die Cluster als Hash, MUA bzw. SUA zu klassifizieren<sup>(60)</sup>. Wie bereits erwähnt, werden in dieser Arbeit nur treibbare MUA-Cluster ausgewertet.

#### 2.5.4.2 FEUERRATEN

Um die Feuerraten-Entwicklung im Verlauf der Präsentation zu bestimmen, wurden PSTHs berechnet. PSTHs stellen die mittlere Feuerrate der aufgenommenen MUA gegen die Zeit dar. Die hier gezeigten Abbildungen tragen auf der Zeitachse immer die Zeit ab Trialbeginn auf. Für die Berechnung werden alle APs in einem Zeitabschnitt einer Abtastperiode zusammengezählt und anschließend über die Trials gemittelt und in Frequenzen (APs pro Sekunde) umgerechnet. Die neuronale Antwort, die im PSTH gezeigt wird, kann in drei Abschnitte eingeteilt werden: *Onset* (engl. für Beginn; die neuronale Antwort auf den Beginn der visuellen Stimulation), *Sustained* (engl. für anhaltend; dauerhafte neuronale Antwort während der laufenden visuellen Stimulation) und *Offset* (neuronale Antwort auf das Ende der Stimulation). Ein Offset ist in den Daten nicht zu erkennen, was daran liegen könnte, dass die visuelle Stimulation erst mit der Antwort des Tieres endete und daher für die Darstellungen der Stimulusantworten abgeschnitten wurde.

---

<sup>(59)</sup> Siehe hierzu Abschnitt 2.5.1 VORVERARBEITUNG auf Seite 38.

<sup>(60)</sup> Beide Darstellungsmethoden, insbesondere aber die ISIHS, erlauben es Aussagen über den zeitlichen Abstand zwischen den einzelnen APs zu machen. Sind die Abstände kleiner als die durchschnittliche Refraktärzeit von Neuronen von ca. 1–2 ms (GALL ET AL. [2002]), so ist sehr sicher, dass in dem Cluster nicht nur APs einer einzelnen Zelle vorhanden sind. Das Kreuzkorrelogramm zeigt unter anderem, ob die Zellen im Cluster rhythmisch aktiv sind oder nicht.

Das normalisierte PSTH (nPSTH) wurde analog zur nPSD durch Subtraktion und Division mit der Spontanaktivität<sup>(61)</sup> normalisiert.

### 2.5.4.3 SPIKE-FIELD-COHERENCE

Die PC ermittelt die Kopplungsstärke zwischen zwei LFP-Signalen und damit zwischen zwei Neuronenpopulationen. Da in V4 auch APs aufgenommen wurden, kann die Kohärenz auch zwischen Feldpotentialen in V1 und MUA in V4 ermittelt werden. Damit wird die Neuronenpopulation auf der V4-Seite auf wenige Zellen eingegrenzt.

Um dies umzusetzen, wurde die SFC entwickelt. Dabei wird zunächst ein STA berechnet, in dem die V1-LFPs auf die V4-APs getriggert gemittelt wurden. Die zeitliche Ausdehnung des STA betrug  $-100$  bis  $+100$  ms um die APs. Das STA wurde dann wavelet-transformiert und durch die gemittelte V1-PSD zu jedem V4-AP-Zeitpunkt geteilt. Die SFC quantifiziert wie stark die V4-APs an die LFPs in V1 koppeln. Werte nahe Null zeigen keine, Werte nahe Eins eine sehr starke Kopplung.

In Gleichung 2.8 wird symbolisch die SFC nach FRIES ET AL. [1997] beschrieben<sup>(62)</sup>, wobei das Wavelet-transformierte STA ( $PSD_{STA}$ ) mit den über alle  $N$  Trials ( $n$  bezeichnet einzelne Trials) gemittelten Wavelet-transformierten Signalsegmenten  $PSD_{LFP}$  normalisiert wird. Ähnlich wie bei der PC (vergleiche mit Abschnitt 2.5.3.4 PHASENKOHÄRENZ auf Seite 41) wird auch bei der SFC die Aktivität etwas überschätzt (GRASSE & MOXON [2010]). Um diese Tendenz zu umgehen, wird eine Korrektur vorgenommen. Für die Zeit-Frequenz-Darstellungen wird der berechnete SP abgezogen (Gleichung 2.9)<sup>(63)</sup>. Für die SFC-Populationsdaten (die sich aus den gemittelten Zeit-Frequenz-Fenster-Daten ergaben) wurde, wie in Gleichung 2.10 gezeigt, der Erwartungswert nach GRASSE & MOXON [2010] berechnet und abgezogen, um die mit dem Erwartungswert korrigierte SFC ( $SFC_{BC}$ ) zu erhalten, wobei  $N$  die Anzahl der APs kennzeichnet.

$$SFC = \frac{PSD_{STA}}{\frac{1}{N} \sum_{n=1}^N PSD_{LFP,n}} \quad (2.8)$$

$$SFC_{SP} = SFC - SP \quad (2.9)$$

$$SFC_{BC} = \frac{N \cdot SFC - 1}{N - 1} \quad (2.10)$$

### 2.5.4.4 AKTIONSPOTENTIAL-GETRIGGERTER PHASENKOHÄRENZ

Analog zum SFC wird eine Analyseverfahren verwendet, bei der anstatt der V1-LFP-Signale nur deren Phaseninformation benutzt wird und somit eine AP-getriggerte PC erhalten wird (siehe *point-field phase synchronization* bei VINCK ET AL. [2012]). Zu jedem V4-AP wird der Phasenwinkel des LFP in V1 für ein Zeitintervall von  $-100$  bis  $+100$  ms relativ zum AP-

<sup>(61)</sup> Die Spontanaktivität wurde wie für die nPSD aus dem Zeitfenster vor Stimulationsbeginn ( $0-650$  ms) berechnet.

<sup>(62)</sup> Siehe auch GROTHE ET AL. [2012] und ZEITLER ET AL. [2006].

<sup>(63)</sup> Die Berechnung des SP erfolgte über die pseudo-zufällige Verschiebung des V4-AP um  $\pm 100$  ms. Dadurch wurden mögliche Kopplungen zu dem V1-LFP zerstört.

Zeitpunkt und für jede Frequenz einzeln in einer Matrix gesammelt und dann über die Phasenwinkel der einzelnen Zeit-Frequenzbins der Matrix jeweils die mPVL berechnet. Treten alle APs mit identischer Phasenlage in V1 auf, so ergibt sich ein Wert von Eins; sind die V1-LFP-Phasen und V4-APs nicht korreliert, ergibt sich eine STPC nahe Null.

Die mit dem Erwartungswert korrigierte STPC ( $STPC_E$ ) wurde identisch wie die  $PC_E$  über die Subtraktion des Erwartungswertes  $E(N)$  berechnet (siehe Gleichung 2.12 und Gleichung 2.5 auf Seite 42), jedoch steht das  $N$  hier für die Anzahl der APs und nicht der Trials. Für die Populationsergebnisse wurde über das identische Zeit-Frequenz-Fenster wie bei der SFC gemittelt. Die STPC-Beispiele zeigen die mit dem Shiftprediktor korrigierte STPC ( $STPC_{SP}$ ), wobei der SP abgezogen wurde (Gleichung 2.11), der ebenfalls durch die pseudo-zufällige Verschiebung der V4-APs berechnet wurde (siehe Fußnote 63 auf der gegenüberliegenden Seite).

$$STPC_{SP} = STPC(t, f) - SP(t, f) \quad (2.11)$$

$$STPC_E = STPC(t, f) - E(N) \quad (2.12)$$

Zusammenfassend werden in der Tabelle 2.2 die Abkürzungen der im nächsten Kapitel gezeigten Daten aufgelistet.

**Tab. 2.2:** Die verwendeten Abkürzungen der Analysemethoden abhängig von Beispiel- und Populationsergebnissen.

Rohdaten	Beispielergebnisse	Populationsergebnisse
PSD	nPSD	nPSD
PC	$PC_{SP}$	$PC_E$
SFC	$SFC_{SP}$	$SFC_{BC}$
STPC	$STPC_{SP}$	$STPC_E$
PSTH	PSTH	nPSTH

## 2.5.5 DATENSELEKTION

Nicht alle aufgenommenen Daten entsprachen den experimentellen Voraussetzungen. Sie konnten Signalstörungen enthalten, die Elektroden konnten schlecht durch den Stimulus getriebene Neuronenpopulationen abgeleitet haben oder andere Mängel besitzen. Datensätze mit offensichtlichen, technisch basierten, Störungen wurden generell von der weiteren Analyse ausgeschlossen. Wichtig zu unterscheiden ist im Folgenden die sogenannte EP und die DP. Bei der EP wurde als Kontrollbedingung jeweils nur eine Figurensequenz gezeigt, bei der DP hingegen zwei simultan (siehe auch Abbildung 2.4 auf Seite 18). Dementsprechend wurden die Messgrößen beschriftet (z.B.  $nPSD_{EP}$  und  $nPSD_{DP}$ ).



Es gab je nach Analysemethode unterschiedliche Kriterien, nach denen die Daten selektiert wurden. Allen Analysen gemeinsam war die Beschränkung auf den V1-Kanal 77. Da eng benachbarte V1-Kanäle aufgrund des kleinen Abstandes und der niedrigen Impedanz der

Elektroden ähnliche Signale lieferten (WATANABE ET AL. [2012], NELSON & POUGET [2012]), wurde die Analyse auf den besten V1-Kanal beschränkt. Ausgesucht wurde der Kanal 77 aufgrund der starken nPSD- und PC<sub>SP</sub>-Stimulusantwort.

Um sicherzustellen, dass überhaupt eine ausreichende Aktivierung der abgeleiteten Neurone stattfand, war ein Selektionskriterium die Verdopplung der neuronalen Aktivität relativ zur Spontanaktivität für die DPs sowohl im Areal V1 als auch V4 ( $nPSD_{DP} \geq 1$ ). Ähnliches galt für die gemessenen Feuerraten. Die abgeleiteten MUAs sollten stark genug auf den Stimulus antworten. Als Kriterium wurde eine Zunahme der relativen Feuerrate um 50 % über der Spontanfeuerrate ( $nPSTH_{DP} \geq 0,5$ ) und eine absolute Feuerrate ( $PSTH_{DP}$ ) von mindestens 10 Hz definiert. Die relative Feuerrate ergab sich durch die Normierung mit der Spontanaktivität analog zu der der nPSD (vergl. Gleichung 2.2 auf Seite 41).

Ein weiteres Kriterium betraf die V4-RF-Positionen. Wenn EPs für einen Datensatz vorlagen, musste der Quotient aus der nPSD<sub>EP</sub>-Aktivität in V4 zwischen den zwei Bedingungen (es wurde nur die rechte vs. es wurde nur die linke Figurensequenz gezeigt) zwischen  $\frac{1}{2,5}$  und 2,5 liegen. Dieses Werteintervall stellte sicher, dass eine etwa gleichstarke Aktivierung von V4 durch die Stimuli gegeben war. Dieses Selektionskriterium galt für die PC-Daten gleichermaßen. Für die SFC/STPC-Daten wurde anstatt der nPSD<sub>EP</sub> die Feuerrate ( $PSTH_{EP}$ ) als Selektionskriterium genutzt. Konnten an einem Tag keine EPs erhoben, dafür aber die V4-RF-Positionen ermittelt werden, so musste der Winkel zwischen dem Zentrum des RFs, dem Fixationspunkt und dem vertikalen Meridian zwischen 18,4 und 66,9° liegen (die Winkelgrenzen ergeben sich aus den Mittelpunkten der gezeigten Figurensequenzen). Aufgrund der Größe der V4-RFs überlappten beide Stimuluspositionen dadurch mindestens noch mit dem Rand des RF und konnten die abgeleitete V4-Neuronenpopulation gleich oder zumindest ähnlich stark aktivieren. Wie der Tabelle B.1 auf Seite 134 zu entnehmen ist, liegen alle Winkel zwischen 29,2° und 57,4°.

Um sicherzustellen, dass eine genügend starke Kohärenz gemessen wurde, um deren Modulation durch Aufmerksamkeit untersuchen zu können, wurden die PC<sub>DP</sub>- und SFC<sub>DP</sub>-Daten auf signifikant größere Kohärenz als eine Vergleichsverteilung geprüft. Dies geschah für die PC, indem 1 000 × die Reihenfolge der V4-Trials permutiert wurden, während die V1-Trialreihenfolge intakt gelassen wurde. Die Verteilung der PC-Werte wurde mit dem originalen Wert verglichen. Waren weniger oder genau 5 % der Verteilung größer als der Originalwert, so wurde dieser als signifikant deklariert. Die Prüfung für die SFC verlief ähnlich, jedoch wurden hier nicht die Trialreihenfolge, sondern der Zeitpunkt des APs um  $\pm 25$  ms pseudo-randomisiert verändert. Dadurch wurde die feste Bindung zwischen dem V1-LFP und den V4-APs zerstört und ein pseudo-randomisierter SFC-Wert ermittelt. Dies wurde ebenfalls 1 000 × wiederholt und die Verteilung mit dem Originalwert verglichen. Sofern die Datensätze in einer der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen eine signifikant größere Kohärenz als die Vergleichsverteilung zeigte, wurden sie in die Analyse miteinbezogen (siehe auch GROTHE ET AL. [2012]). Durch die Prüfung wurden alle bis dahin selektierten Datensätze als signifikant bestätigt. Tabelle 2.3 auf der gegenüberliegenden Seite listet alle Selektionskriterien auf

und zeigt, welche Kriterien für welche Daten angewendet wurden. Die Abkürzung *fig in*  bezeichnet dabei die Ausrichtung der Aufmerksamkeit auf die Figurensequenz im V1-RF, *fig out*  auf die Figurensequenz außerhalb des RF in der EP (siehe auch Abbildung 2.4 auf Seite 18).

**Tab. 2.3:** Auflistung der angewendeten Datenselektionskriterien. Die Daten wurden je nach Zugehörigkeit zu den Messmethoden PSD, PC und SFC|STPC unterschiedlich, je nach Notwendigkeit, selektiert.

	PSD	PC	SFC STPC
$\frac{1}{2,5} \leq \frac{fig\ in}{fig\ out} V4\ nPSD_{EP} \leq 2,5$	+	+	
$\frac{1}{2,5} \leq \frac{fig\ in}{fig\ out} V4\ PSTH_{EP, sustained} \leq 2,5$			+
V1 $nPSD_{DP} \geq 1$		+	+
V4 $nPSD_{DP} \geq 1$		+	
$PSTH_{DP} \geq 10\ Hz$			+
$nPSTH_{DP} \geq 0,5$			+
PC <sub>DP</sub> -Signifikanztest		+	
SFC <sub>DP</sub> -Signifikanztest			+

Als Folge der Datenselektion wurde die Anzahl der auswertbaren Tage, Datensätze und der eingehenden Trials reduziert. Die Tabelle 2.4 listet die Anzahl der für die genannten Analysemethoden verbliebenen Datensätze – sowohl für die DP als auch für die EP – auf (siehe auch Tabelle B.1 auf Seite 134). Die geringe Anzahl an Datensätzen für die SFC und STPC kommt auch dadurch zustande, dass nicht an allen Tagen treibbare Neurone abgeleitet werden konnten und somit die Zahl der SUA- bzw. MUA-Datensätze gering war.

**Tab. 2.4:** Anzahl der nach der Datenselektion verbliebenen Datensätze für DP | EP. Durch die unterschiedliche Datenselektion für die einzelnen Messmethoden (siehe Tabelle 2.3) basieren die Analysen auf unterschiedlichen Datenpopulationen.



	Tage	V1-Kanäle	V4-Kanäle	Paare	Trialanzahl pro Tag
PSD	15	15	39   24	39   24	133 ± 58 (n = 2061)   20 ± 7 (n = 199)
PC	9	9	22   16	22   16	152 ± 49 (n = 1470)   20 ± 5 (n = 153)
SFC STPC	6	6	9   6	9   6	143 ± 47 (n = 991)   22 ± 5 (n = 88)

In der Tabelle 2.5 auf der folgenden Seite sind die Zeit-Frequenz-Fenster für die unterschiedlichen Analysen aufgelistet. Die Unterschiede der Frequenzbereiche ergeben sich aus der Anpassung der Zeit-Frequenz-Fenster an die Daten. So wurden die Zeit-Frequenz-aufgelösten Daten für die PSD, PC und SFC zunächst über alle Fälle gemittelt, dann nur über die Zeit gemittelt und von dem verbliebenen Frequenzvektor die »volle Breite bei halben Maximum« (engl. *full width by half maximum*, FWHM) ermittelt. Die Zeitintervalle beziehen sich dabei für die PSD und PC auf die Zeit im Trial, für die SFC und STPC für die Zeit relativ zum AP-Zeitpunkt.

**Tab. 2.5:** Auflistung der Zeit-Frequenz-Fenster-Größe für die unterschiedlichen Analysen. Da das zu mittelnde Fenster auf die jeweilige Analysemethode angepasst wurde, unterscheiden sich die Bereiche.

	PSD	PC	SFC STPC
Frequenzbereich	52,1–96,1 Hz	47,1–78,4 Hz	42,5–78,4 Hz
Zeitintervall	3,35–6,15 s	3,35–6,15 s	–30–+20 ms

### 2.5.5.1 ANGEGLICHENE V1-AKTIVITÄT

Neben Aktivitätssteigerungen durch selektive Aufmerksamkeit in V4 und der Zunahme der Kohärenz zwischen den Neuronenpopulationen in V1 und V4 ist auch die Zunahme der  $\gamma$ -PSD in V1 bekannt. Um einen möglichen Einfluss der Unterschiede zwischen den beiden Aufmerksamkeitsbedingungen in V1 auf die Unterschiede der V1-V4-PC zu untersuchen, wurden zur Kontrolle nur solche Trials selektiert, in denen in beiden Aufmerksamkeitsbedingungen in V1 eine vergleichbare  $\gamma$ -PSD ermittelt wurde. Dazu wurde die V1-PSD für jeden Trial einzeln berechnet, indem von der LFP-Energie die Spontanaktivität subtrahiert und dann mit ihr dividiert wurde. Die  $\gamma$ -Stimulusantwort wurde über den Bereich 47,09–78,39 Hz gemittelt und aus den entstehenden zwei Datensätzen (*att in*  und *att out* ) wurden zwei Verteilungen generiert. Es wurden folgend aus dem überlappenden Bereich der Verteilungen je gleich viele Trials gleich starker PSD zur Berechnung der PC herangezogen.

### 2.5.5.2 VERHALTENS DATEN

Die gezeigten und analysierten Verhaltensdaten des Versuchstieres stammen aus den gleichen Datensätzen wie auch die neuronalen Daten. Es wurden beispielsweise keine Trials verwendet, die vor oder nach der Datenaufnahme vom Versuchstier gemacht wurden.

## 2.5.6 STATISTIK

Alle statistischen Berechnungen wurden in R ausgeführt (siehe dazu auch Fußnote 48 auf Seite 39).

### 2.5.6.1 NORMALVERTEILUNG DER DATEN

Die zugrundeliegende Verteilung der Daten spielt für die Auswahl der statistischen Tests eine wichtige Rolle. Sind die Daten normalverteilt, so kann zum Beispiel der Student's t-Test verwendet werden, um auf Gleichheit der Mittelwerte zweier Verteilungen zu testen. Weicht eine Verteilung von der Normalverteilung ab, so ist der Test nicht mehr zulässig (FAHRMEIR ET AL. [2007], Kapitel 11.1.1, Seite 438). Um Daten auf Normalverteilung zu prüfen, wurden unterschiedliche Tests entwickelt. In dieser Arbeit wurden gleich mehrere Tests verwendet: Der Shapiro-Wilk<sup>(64)</sup>, Shapiro-Francia, Anderson-Darling, Cramer-von Mises, Lilliefors (Kolmogorov-Smirnov) und Pearson  $\chi^2$  Normalitätstest. Die Ergebnisse der Tests

<sup>(64)</sup> Da der Shapiro-Wilk-Test nur für einen Stichprobenumfang bis 5000 ausgelegt ist, wurde für die Reaktionszeiten für beide Aufmerksamkeitsbedingungen einzeln geprüft. Beide Tests sind hoch signifikant ( $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$  (\*\*\*)); d.h. die Verteilungen sind mit Sicherheit nicht normalverteilt. Zudem sind die Tests Lilliefors (Kolmogorov-Smirnov) und Pearson  $\chi^2$  ebenfalls hoch signifikant.



waren nicht immer einheitlich, doch deutete stets mehr als ein Test auf nicht-normalverteilte Daten hin. Somit können weder die psychophysischen, noch die neuronalen Daten, die in dieser Arbeit behandelt werden, als normalverteilt angesehen werden.

Der Student's t-Test ist damit ausgeschlossen. Um trotzdem Unterschiede in den Mittelwerten zwischen zwei Datenpopulationen statistisch absichern zu können, wurde der verteilungsunabhängige Wilcoxon-Rang-Summen-Test mit Kontinuitätskorrektur verwendet (siehe dazu SACHS & HEDDERICH [2006], Kapitel 7.4.6 und 7.4.7).

### 2.5.6.2 VERGLEICH DER MITTELWERTE

Der Wilcoxon-Test ist in der Regel (besonders bei größeren Stichproben) konservativer als der t-Test, so dass die Nullhypothese eher angenommen wird (SACHS & HEDDERICH [2006], Kapitel 7.1.4, Seite 317f.). Dadurch kann es vorkommen, dass Mittelwerte noch als gleich angesehen werden müssen, die der Student's t-Test schon als signifikant verschieden bewertet hätte. Jedoch hat ein signifikantes Ergebnis dadurch beim Wilcoxon-Test umso mehr Gewicht. Der Test in R gibt als Rückgabewert das Signifikanzniveau (p-Wert) wieder. Um dieses zu klassifizieren, werden die p-Werte im Ergebnisteil nach dem folgenden Schema mit Punkten und Sternchen versehen:

Nicht-signifikante Unterschiede mit p-Werten zwischen 0,1 und 1,0 werden mit (–) angezeigt und mit (·), wenn sie kleiner gleich 0,1 und größer als 0,05 sind. Als signifikant wird ein Unterschied angesehen, wenn der p-Wert kleiner oder gleich 0,05 ist<sup>(65)</sup>. Die Irrtumswahrscheinlichkeit liegt dann bei 5 % oder weniger und wird im Text mit einem Sternchen markiert (\*). Unter 0,01 gilt ein Ergebnis als sehr signifikant (\*\*) und unter 0,001 als hoch signifikant (\*\*\*). In Ausnahmefällen werden nur Approximationen nach der Normalverteilung ermittelt und mit einer Tilde gekennzeichnet (z.B.  $p \sim 0,0063^{**}$ ); siehe SACHS & HEDDERICH [2006], Kapitel 7.3.3, Seite 359).

---

<sup>(65)</sup> Siehe [www.univie.ac.at/ksa/elearning/cp/quantitative/quantitative-8.html](http://www.univie.ac.at/ksa/elearning/cp/quantitative/quantitative-8.html); abgerufen am 07.01.2014.



## 3 ERGEBNISSE

### 3.1 KONTROLLEN

Neben den für die Beantwortung der Fragestellung relevanten Daten, wurden auch Daten zu Kontrollzwecken aufgenommen. Damit sollte sichergestellt werden, dass die Voraussetzungen für die Experimente gegeben waren.

Limitierender Faktor vieler Kontrollen war die geringe Trialanzahl, die das Versuchstier F pro Tag absolvierte ( $133 \pm 58$  richtige Antworten in der DP plus  $25 \pm 6$  in der EP; zusätzlich noch  $15 \pm 51$  Trials für die Fixationsaufgabe;  $n = 15, 11$  bzw.  $15$ ). So mussten die Kontrollen auf ein Minimum reduziert werden, um genügend Trials für das Hauptexperiment aufnehmen zu können. Es kam in der ersten Hälfte des Ableitzeitraums auch vor, dass an einigen Tagen gar keine EP-Blöcke stattfanden (siehe auch Abschnitt 2.1.1 ABLAUF DER VERHALTENSAUFGABE auf Seite 13). Diese Tage wurden nur dann mit in die Analyse aufgenommen, wenn aufgrund des RF-Mappings sichergestellt war, dass die gezeigten Figurensequenzen gut genug in den RFs lagen und so eine zwischen den Aufmerksamkeitsbedingungen vergleichbare Stimulation der abgeleiteten V4-Population gewährleistet war und keine Kreuzaktivierung der V1-Population stattfinden konnte. Nach einer Umstellung der Aufgabe wurden die EP-Trials in die DP-Aufgabe eingestreut.

#### 3.1.1 KARTIERUNG DER REZEPTIVEN FELDER

Für den Versuch war die Anordnung der V1- und V4-RFs zueinander und zu den Stimuli von großer Bedeutung (vergleiche mit Abbildung 2.4 auf Seite 18). Um zu überprüfen, ob die experimentellen Voraussetzungen hinsichtlich der RFs-Lage gegeben waren, wurde das in Abschnitt 2.5.3.2 RF-KARTEN auf Seite 40 beschriebene RF-Mapping durchgeführt. Da die V4-Elektroden an jedem Versuchstag neu in den Kortex eingefahren wurden, war die Überprüfung der Lage der V4-RFs sehr wichtig. Durch die chronische Ableitung in V1 waren die RFs der dort abgeleiteten Neuronenpopulationen über den Ableitzeitraum sehr stabil und änderten sich kaum.

In der Abbildung 3.1 auf der nachfolgenden Seite sieht man jeweils eine Beispielkarte des RF einer abgeleiteten neuronalen Population in V1- und V4. Das Mapping wurde im unteren linken Quadranten des Gesichtsfeldes durchgeführt und deckte die Positionen der beiden Figurensequenzen großzügig ab. Der Fixationspunkt liegt in der oberen rechten Ecke der Abbildung. Die großen weißen Viertelkreise kennzeichnen die Isoexzentrizitätslinien von ein bis vier Grad Schwinkel; die 179 ganz kleinen weißen Kreise markieren die Positionen der Mapping-Stimuli (vergleiche mit Abschnitt 2.5.3.2 RF-KARTEN auf Seite 40 und GALASHAN ET AL. [2011]). Die zwei weißen Kreise bei einer Exzentrizität von  $1,39^\circ$  (vergleiche mit Tabelle 2.1 auf Seite 18) zeigen die Positionen der Figurensequenzen bei der shape-tracking-Aufgabe an. Die neuronale Stimulusantwort (als PSD gemessen) ist farbkodiert und kann anhand der Farbskala abgelesen werden. Zur Berechnung der RF-Größe wurde ein Schwellenwert von  $\frac{\max(\text{PSD})}{3}$  verwendet und eine Ellipse optimal an die stärkste Stimulusantwort angelegt (in der

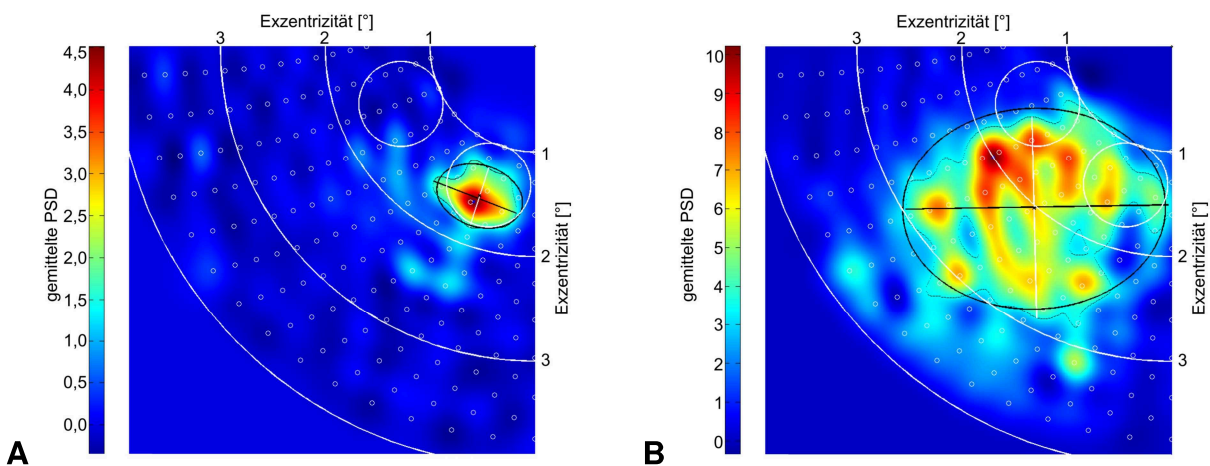
Abbildung in schwarz). In den Beispielen liegt das Zentrum für das V1-RF (3.1A) bei einer Exzentrizität von  $1,5^\circ$  ( $0,5^\circ$  links vom vertikalen und  $1,4^\circ$  unter dem horizontalen Meridian). Der ermittelte mittlere Durchmesser liegt bei  $0,72^\circ$ .

Das V4-RF (3.1B) ist größer und liegt bei einer Exzentrizität von  $2,0^\circ$  ( $1,3^\circ$  links vom vertikalen und  $1,5^\circ$  unter dem horizontalen Meridian). Der Durchmesser ist mit  $2,22^\circ$  gut dreimal so groß wie das in V1 gemessene RF. Wenn im Folgenden von V4-RFs gesprochen wird, sind damit – sofern nicht anderes erwähnt – die aus den LFP-Daten berechneten RFs gemeint.

Über die Population der V1-RFs ergibt sich ein mittlerer Durchmesser von  $1,42 \pm 0,14^\circ$  ( $n = 7$ ) und für V4-RFs von  $2,76 \pm 0,61^\circ$  ( $n = 17$ ). Die Lage der V1-RFs war im Mittel bei einer Exzentrizität von  $1,61 \pm 0,03^\circ$  Sehwinkel und einem Winkel zum vertikalen Meridian von  $24,08 \pm 3,23^\circ$  ( $n = 7$ ). Für V4 ergeben sich Werte von  $1,93 \pm 0,34^\circ$  bzw.  $37,33 \pm 4,41^\circ$  ( $n = 17$ ).

Auch beim vorausgehenden manuellen Mapping der V4-RFs wurden die Positionen ermittelt. Für die LFP-RFs ergaben sich Exzentrizitäten von  $2,22 \pm 0,43^\circ$  Sehwinkel bei  $47,00 \pm 9,40^\circ$  ( $n = 6$ ) relativ zum vertikalen Meridian; für die MUA-RFs  $2,33 \pm 0,45^\circ$  Sehwinkel bei  $48,02 \pm 10,98^\circ$  ( $n = 9$ ).

Die erfassten V1-RFs blieben über Wochen und Monate hinweg stabil und vergleichbar. Lediglich die V4-RFs, die für täglich neu eingefahrene Elektroden bestimmt wurden, lieferten unterschiedliche Positionen und wurden entsprechend der im Abschnitt 2.5.5 DATENSELEKTION auf Seite 45 beschriebenen Kriterien bei der Datenselektion berücksichtigt.



**Abb. 3.1:** Beispiel zweier RF-Karten für abgeleitete V1- und V4-Neuronenpopulationen vom 12. Februar 2010. Die mittlere PSD ist farbkodiert gezeigt.



**A** Der V1-Kanal 77 zeigt ein kleines RF mit  $0,72^\circ$  Sehwinkel Durchmesser, das über dem gezeigten unteren rechten Stimulus (weißer Kreis) liegt.

**B** Das RF des V4-Kanals 65 hat einen deutlich größeren Durchmesser ( $2,22^\circ$ ) und liegt so, dass beide gezeigten Stimuli etwa gleich weit vom Zentrum entfernt sind, jedoch werden nicht beide Stimuli gleich stark abgedeckt.

### 3.1.2 AUGENPOSITIONEN

Die Messung der Augenpositionen sollte sicherstellen, dass das Versuchstier den Fixationspunkt tatsächlich fixiert und die Stimuli immer auf die gleiche retinale Fläche projiziert werden. Die Fixation sollte dabei unabhängig von der zu attendierenden Figurensequenz sein

und es sollte daher zu keinen signifikanten Unterschieden zwischen den beiden Aufmerksamkeitsbedingungen kommen. Es ist jedoch bekannt, dass die Richtung von Mikrosakkaden<sup>(1)</sup> von der gerichteten räumlichen Aufmerksamkeit beeinflusst werden kann (MARTINEZ-CONDE ET AL. [2009], KOWLER [2011]).

Beim Vergleich der täglichen gemittelten Augenpositionen gibt es keinen statistisch signifikanten Unterschied zwischen den beiden Aufmerksamkeitsbedingungen für die X-Koordinate ( $p \sim 0,20(-)$ ;  $n = 15$ ). Die Y-Koordinate ( $p \sim 8,88 \cdot 10^{-4}(\***)$ ;  $n = 15$ ) und die Exzentrizität ( $p = 3,05 \cdot 10^{-4}(\***)$ ;  $n = 15$ ) zeigen jedoch einen statistisch signifikanten Unterschied. Das Versuchstier fixierte in der *att in*-Bedingung  auf dem Monitor einen Punkt, der systematisch ein klein wenig näher ( $7,65 \cdot 10^{-3} \pm 2,74 \cdot 10^{-3}^\circ$  Sehwinkel;  $n = 15$ ) in Richtung der Zielfigur unten rechts als in der *att out*-Bedingung  liegt.

### 3.1.3 UMRANDETE UND GEFÜLLTE FIGUREN

Im Aufnahmezeitraum für die hier diskutierten Daten wurde die visuelle Stimulation durch die Figuren verändert. Aufgrund einer Erweiterung des Forschungsthemas, in Zusammenarbeit mit der Arbeitsgruppe von Prof. Dr. Klaus R. Pawelzik, wurden die gezeigten Figuren von der umrandeten auf eine gefüllte Version umgestellt (vergleiche Abbildung 2.3 auf Seite 17). Infolgedessen wiesen die Figuren eine größere Luminanz auf (die Fläche der Figuren auf dem Monitor war größer), boten aber weniger Kontrastkanten (es gab nun nur noch eine Außenlinie anstelle von zwei Kontrastkanten innerhalb und außerhalb der Konturlinie).

Die Daten werden im Folgenden getrennt gezeigt und Unterschiede und Gemeinsamkeiten beschrieben. Der Vergleich soll die Frage beantworten, ob eine gemeinsame Analyse der beiden Datenpopulationen trotz der etwas unterschiedlichen visuellen Stimulation valide ist. Da Unterschiede zwischen den beiden Aufmerksamkeitsbedingungen erwartet werden (und es diese Unterschiede auch geben soll), wird der Vergleich jeweils separat für die beiden Bedingungen durchgeführt.

#### 3.1.3.1 VERHALTENSLEISTUNGEN

Der Unterschied der Figurentypen könnte sich unter anderem in den Verhaltensleistungen niederschlagen. So empfand ich persönlich die gefüllten Figuren schwieriger voneinander zu unterscheiden als die umrandeten. Dieser Eindruck bestätigt sich für das Versuchstier nicht.

Wie in Tabelle 3.1 auf der folgenden Seite zu sehen, ist der Performanceunterschied zwischen umrandeten und gefüllten Figuren gering ( $73,73 \pm 5,34\%$  vs.  $76,28 \pm 2,52\%$ ;  $n = 1\,447$  bzw.  $1\,301$  Trials), geht aber zugunsten der gefüllten Figuren. Der Unterschied bei den Lates und Augenfehlern ist, mit fast 7 bzw. 12 %, größer. Alles zusammen lässt darauf schließen, dass das Versuchstier die Aufgabe mit den gefüllten Figuren etwas besser und leichter lösen konnte. Bis auf die Earlies wurden bei diesen Trials generell weniger Fehler gemacht.

<sup>(1)</sup> Mikrosakkaden sind unwillkürliche Sakkaden mit Amplituden bis zu  $2^\circ$ , die während der Fixation auftreten (MARTINEZ-CONDE ET AL. [2009]).

**Tab. 3.1:** Vergleich der Verhaltensleistung (in Prozent) für umrandete (n = 9 Ableittage) und gefüllte Figuren (n = 6). Es werden die Mediane mit Standardabweichungen der Tages-Verhaltensleistung aufgelistet, in Klammern ist die Gesamt-Verhaltensleistung über alle Tage gemittelt angegeben. Unterschiede zeigen sich vor allem bei den Lates und den Augenfehlern. Das Tier machte insgesamt weniger Fehler bei gefüllten Figuren.

Antworttyp	umrandete Figuren [%]	gefüllte Figuren [%]
Hits	73,73 ± 5,34 (73,05)	76,28 ± 2,52 (77,25)
Earlies	7,82 ± 2,75 (8,16)	12,38 ± 2,38 (11,15)
Lates	18,52 ± 4,13 (18,80)	11,54 ± 1,51 (11,61)
Augenfehler	37,69 ± 5,10 (38,06)	26,09 ± 7,95 (28,95)

### 3.1.3.2 REAKTIONSZEITEN

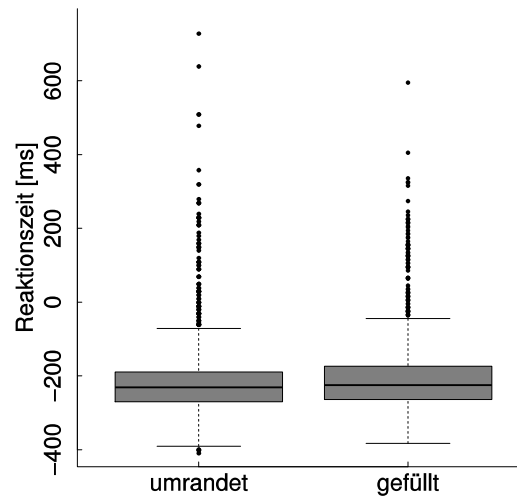
Als Reaktionszeit ist die Zeit definiert, die zwischen der exakten Präsentation der wieder-gekehrten Zielfigur und dem Loslassen der Taste verstrichen ist. Im Allgemeinen geht eine höhere Performance aufgrund einer leichteren Aufgabe häufig mit kürzeren Reaktionszeiten einher (SENKOWSKI & HERRMANN [2002], STUSS ET AL. [2002], CHEN ET AL. [2008], WALTER & PORGES [1976]). So werden Reaktionszeiten zum Teil auch als Maß für die Performance genutzt (PANAYIOTOU & VRANA [2004]). Andere Studien finden das gegenteilige Ergebnis: hier waren schnellere Reaktionszeiten mit schlechterer Performance gekoppelt (WICKELGREN [1977], THORPE ET AL. [1996], FÖRSTER ET AL. [2003], PRINZMETAL ET AL. [2005], CHITTKA ET AL. [2009]). Da leichte Unterschiede in der Performance gefunden wurden, sind ebenfalls leichte Unterschiede (kürzere für die gefüllten Figuren) in den Reaktionszeiten zu erwarten.

Betrachtet man die Reaktionszeiten (siehe das sogenannten Boxdiagramm<sup>(2)</sup> in Abbildung 3.2 auf der gegenüberliegenden Seite), so zeigen sich kleine, aber signifikante Unterschiede zwischen umrandeten und gefüllten Figuren. Umrandete Figuren werden mit Reaktionszeiten von  $-231,28 \pm 118,94$  ms (n = 1 057) ein wenig schneller erkannt als gefüllte Figuren mit  $-225,40 \pm 116,02$  ms (n = 1 005). Die Mediane sind trotz des nur kleinen Unterschiedes signifikant verschieden ( $p = 0,023^*$ ); n = 2 062; 1 057 korrekte Trials umrandet, 1 005 gefüllt).

Die Erwartung bestätigt sich also nicht; die Performance und Reaktionszeiten sind kontraintuitiv miteinander verknüpft. Eine mögliche Erklärung wäre die Annahme, dass das Tier sich bei den (neu eingeführten) gefüllten Figuren stärker auf die Aufgabe konzentrierte und sich dadurch die Performance erhöhte, aber auch mehr Zeit für die Verarbeitung benötigte.

Die beiden Ergebnisse zusammen zeigen, dass das Versuchstier die Aufgabe bei beiden Figurtypen mit einer guten Verhaltensleistung und mit normalen Reaktionszeiten lösen konnte.



<sup>(2)</sup> Auf der X-Achse sind die Figurtypen, auf der Y-Achse die Reaktionszeiten aufgetragen. Der schwarze horizontale Strich zeigt den Median der Werte. Der graue Bereich enthält alle Daten, die zwischen der 25er und 75er Perzentile liegen und umfasst daher 50 % der Werte. Die *Whisker* (engl. für Schnurrhaare) genannten Linien ober- und unterhalb der Boxen zeigen den Bereich an, der jeweils 1,5 mal so weit vom Median entfernt ist wie die Höhe der Box. Liegen Werte noch weiter vom Median entfernt, so werden diese mit kleinen Punkten separat gezeichnet (CRAWLEY [2005], Kapitel 5, Seite 54).



**Abb. 3.2:** Die Verteilungen der Reaktionszeiten unterscheiden sich zwischen den Figurtypen im Mittel nur um 6,04 ms, bei einem Wertebereich, der mehr als 1 000 ms umspannt.

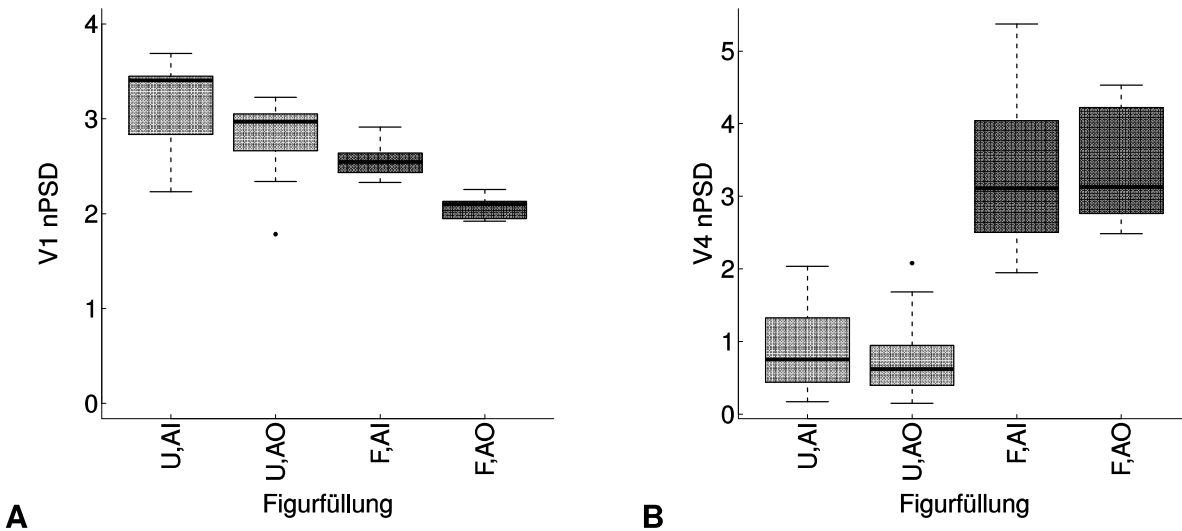
### 3.1.3.3 STIMULUSANTWORTEN

Da die abgeleiteten Neuronenpopulationen durch die beiden Figurtypen unterschiedlich stimuliert werden, ist davon auszugehen, dass sich auch die neuronalen Stimulusantworten unterscheiden. Dieser Unterschied betrifft aber die beteiligten Areale nicht in gleicher Weise. In V1 werden unter anderem Kontraste und Objektkanten verarbeitet (die in den umrandeten Figuren vorherrschen), während in V4 schon Figursegmente prozessiert werden (DAVID ET AL. [2006], ROE ET AL. [2012]).

In der Abbildung 3.3 auf der folgenden Seite wird der Einfluss der Figurfüllung auf die V1- (3.3A) und V4-Stimulusantworten (3.3B; beide als nPSD gemessen) dargestellt. Jede Abbildung zeigt vier Balken, von denen jeweils die zwei linken die Stimulusantwort bei umrandeten Figuren zeigen (hellgrau, je für *att in*  und *att out*  getrennt) und die beiden rechten Balken die Stimulusantwort für die gefüllten Figuren (dunkelgrau). In V1 ist die nPSD in beiden Aufmerksamkeitsbedingungen bei den umrandeten Figuren stärker als bei den gefüllten Figuren (*att in*:  $p = 0,026 \langle * \rangle$  und *att out*:  $p = 0,012 \langle * \rangle$ ; beide  $n = 15$ ). Die Stimulusantwort ist in der *att in*-Bedingung stärker: umrandet  $p = 0,077 \langle \cdot \rangle$  und gefüllt  $p = 0,002 \langle ** \rangle$  ( $n = 18$  bzw.  $12$ ). In Abschnitt 3.1.5 V1-STIMULUSANTWORTEN auf Seite 74 wird näher auf den Aufmerksamkeitseffekt eingegangen.

In der Abbildung 3.3B wird der Einfluss der Figurfüllung auf die V4-nPSD gezeigt. Hier zeigt sich ein anderes Bild: Einerseits ist kein Unterschied zwischen der *att in*- und der *att out*-Bedingung zu erkennen (umrandet  $p = 0,730 \langle - \rangle$  und gefüllt  $p = 0,818 \langle - \rangle$ ,  $n = 18$  bzw.  $12$ ), andererseits ist der Einfluss der Figurfüllung genau entgegengesetzt zu der auf die V1-Stimulusantwort und deutlich stärker (*att in*:  $p = 7,992 \cdot 10^{-4} \langle *** \rangle$ , *att out*:  $p = 3,996 \cdot 10^{-4} \langle *** \rangle$ ; beide  $n = 15$ ). Hier führen die gefüllten Figuren insgesamt zu einer stärkeren V4-Stimulusantwort.

Die Daten zeigen damit die erwarteten Unterschiede. Im Abschnitt 4.3.2 UMRANDETE UND GEFÜLLTE FIGUREN auf Seite 100 wird dies näher diskutiert.



**Abb. 3.3:** **A** V1-nPSD gegen die Figurfüllung (U = Umrandung, F = Füllung) und Aufmerksamkeitsbedingung (AI = *att in*, AO = *att out*) aufgetragen. Neben der in der *att in*-Bedingung signifikant stärkeren Stimulusantwort (umrandet  $p = 0,077 \langle \cdot \rangle$  und gefüllt  $p = 0,002 \langle ** \rangle$ ,  $n = 18$  bzw.  $12$ ) zeigt sich, dass bei gefüllten Figuren die V1-nPSD niedriger ist. Der Unterschied ist signifikant für *att in* ( $p = 0,026 \langle * \rangle$ ) und *att out* ( $p = 0,012 \langle * \rangle$ , beide  $n = 15$ ). Werden beide Aufmerksamkeitsbedingungen zusammengefasst und getestet, so ergibt sich eine Irrtumswahrscheinlichkeit von  $p = 3,636 \cdot 10^{-4} \langle *** \rangle$  (bei  $n = 30$ ).

**B** Untersucht man die V4-nPSD und die Figurfüllung, so zeigt sich ein anderes Bild. Es gibt keinen erkennbaren oder signifikanten Unterschied zwischen den Bedingungen *att in* und *att out* (umrandet  $p = 0,730 \langle - \rangle$  und gefüllt  $p = 0,818 \langle - \rangle$ ,  $n = 18$  bzw.  $12$ ) und die Figurfüllung hat einen entgegengesetzten Einfluss: Die V4-nPSD ist größer, wenn gefüllte Figuren präsentiert werden. Der Unterschied zwischen den Populationen ist statistisch hoch signifikant: für die *att in*-Bedingung ergibt sich ein p-Wert von  $7,992 \cdot 10^{-4} \langle *** \rangle$ , für die *att out*-Bedingung von  $p = 3,996 \cdot 10^{-4} \langle *** \rangle$  (beide  $n = 15$ ). Werden beide Konditionen zusammen ausgewertet, so ergibt sich eine noch geringere Irrtumswahrscheinlichkeit:  $p < 9,249 \cdot 10^{-8} \langle *** \rangle$  ( $n = 30$ ).

### 3.1.3.4 INTERAREALE KOHÄRENZEN

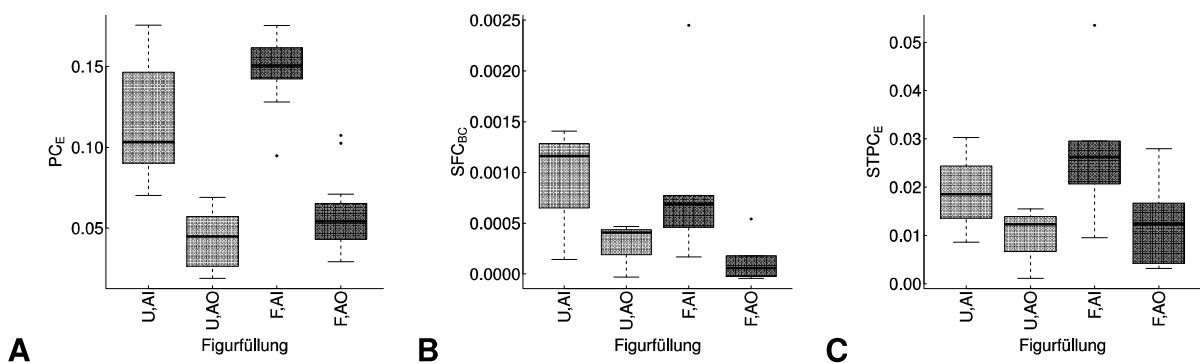
Die interareale Kohärenz wird in dieser Arbeit für die Populationsanalysen mit den drei Messgrößen  $PC_E$ ,  $SFC_{BC}$  und  $STPC_E$  quantifiziert (siehe Tabelle 2.2 auf Seite 45). In der Abbildung 3.4A wird die Interaktion, gemessen als  $PC_E$  zwischen den Neuronenpopulationen in V1 und V4, mit der Figurfüllung gezeigt. Hier zeigen sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Figurtypen (*att in*  $\odot$ :  $p = 0,118 \langle - \rangle$ ; *att out*  $\ominus$ :  $p = 0,222 \langle - \rangle$ ; beide  $n = 23$  und zusammen:  $p = 0,231 \langle - \rangle$ ;  $n = 46$ ), wobei es aber einen Trend zu stärkerer  $PC_E$  bei den gefüllten Figuren gibt.

Auch für die  $SFC_{BC}$  und die  $STPC_E$  zeigen sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Figurtypen ( $SFC_{BC}$  *att in*:  $p = 0,905 \langle - \rangle$ ; *att out*:  $p = 0,714 \langle - \rangle$ ; beide  $n = 9$  und zusammen:  $p = 0,750 \langle - \rangle$ ;  $n = 18$  bzw.  $STPC_E$  *att in*:  $p = 0,548 \langle - \rangle$ ; *att out*:  $p = 0,714 \langle - \rangle$ ; beide  $n = 9$  und zusammen:  $p = 0,494 \langle - \rangle$ ;  $n = 18$ ). Die  $SFC_{BC}$  zeigt dabei im Gegensatz zur  $PC_E$  größere Werte für die umrandeten Figuren.





Eine stärkere Kohärenz ist in allen Fällen in der *att in*- verglichen mit der *att out*-Bedingung zu verzeichnen. Mit Ausnahmen bei der SFC- und STPC-Messung (mit der geringsten Datenmenge) ist der Unterschied signifikant. Für die umrandeten Figuren ergeben sich in der  $PC_E$ ,  $SFC_{BC}$  und  $STPC_E$  Werte von  $p = 5,83 \cdot 10^{-4} \langle *** \rangle$  ( $n = 14$ ),  $p = 0,40 \langle - \rangle$  und  $p = 0,40 \langle - \rangle$  (beide  $n = 6$ ). Für die gefüllten Figuren ist  $p = 1,33 \cdot 10^{-8} \langle *** \rangle$ ;  $n = 32$ ,  $p = 0,015 \langle * \rangle$  und  $p = 0,093 \langle \cdot \rangle$  (beide  $n = 12$ ) für die  $PC_E$ -,  $SFC_{BC}$ - und  $STPC_E$ -Daten.

Es kann keine signifikante Abhängigkeit der interarealen Kohärenz von der Figurfüllung nachgewiesen werden. Damit kann man zusammenfassend aussagen, dass die beiden Figurtypen, trotz der Unterschiede in der hervorgerufenen neuronalen Aktivität, vergleichbare interareale Kohärenz bewirken und etwa gleich gut vom Tier gelöst werden konnten. Im Folgenden werden diese beiden Datenpopulationen daher zusammen behandelt und analysiert.



**Abb. 3.4:** **A** Darstellung der Abhängigkeit der  $PC_E$  von der Figurfüllung und der Aufmerksamkeitsbedingung. Die  $PC_E$  ist nicht signifikant von der Figurfüllung (*att in*:  $p = 0,118 \langle - \rangle$ ; *att out*:  $p = 0,222 \langle - \rangle$ ; beide  $n = 23$  und zusammen:  $p = 0,231 \langle - \rangle$ ;  $n = 46$ ), jedoch von der Aufmerksamkeitsbedingung abhängig. **B** Ein vergleichbares Ergebnis zeigen die  $SFC_{BC}$ -Daten. Sind die Figuren gefüllt, ist die  $SFC_{BC}$  etwas schwächer ausgeprägt; dieser Unterschied ist jedoch nicht signifikant (*att in*:  $p = 0,905 \langle - \rangle$ ; *att out*:  $p = 0,714 \langle - \rangle$ ; beide  $n = 9$  und zusammen:  $p = 0,750 \langle - \rangle$ ;  $n = 18$ ). **C** Die  $STPC_E$ -Daten zeigen wie die  $PC_E$  keine Abhängigkeit von der Figurfüllung (*att in*:  $p = 0,548 \langle - \rangle$ ; *att out*:  $p = 0,714 \langle - \rangle$ ; beide  $n = 9$  und zusammen:  $p = 0,494 \langle - \rangle$ ;  $n = 18$ ), wohl aber von der Aufmerksamkeitsbedingung.

### 3.1.4 EINZEL- UND DUALE PRÄSENTATIONEN

Zusätzlich zu der DP, bei der zwei Figurensequenzen simultan gezeigt wurden (eine attendierte, eine nicht-attendierte), wurden auch Trials präsentiert, bei der nur eine der beiden Figurensequenzen sichtbar war (EP). Dadurch gab es aufgrund des fehlenden Distraktors keine zwei Aufmerksamkeitsbedingungen, aber zwei Präsentationsbedingungen (Figurensequenz im V1-RF und Figurensequenz außerhalb des V1-RF: *fig in*  und *fig out* ; siehe auch Abbildung 2.4 auf Seite 18). Die Analyse dieser Daten gibt Aufschluss darüber, ob die experimentellen Voraussetzungen (betreffend der gleichmäßigen Aktivierung durch die beiden Figurensequenzen, vergleiche Abschnitt 2.5.5 DATENSELEKTION auf Seite 45) erfüllt sind.

#### 3.1.4.1 VERHALTENS DATEN

Die beiden Präsentationsbedingungen können die Verhaltensleistung des Tieres beeinflusst haben. Im Falle der DP muss ein Distraktor ignoriert werden, was die Aufgabe, die initiale

Figur wiederzuerkennen, erschwert. Dies kann die Anzahl der Fehler, insbesondere der Lates (die Zielfigur wurde nicht oder zu spät erkannt) und der Augenfehler (das Versuchstier wurde durch den Distraktor abgelenkt, bzw. die Konzentration ließ schneller nach, und es machte Sakkaden aus dem Augenfenster hinaus), erhöhen.

In der Tabelle 3.2 auf der gegenüberliegenden Seite sind die über alle Datensätze gemittelten relativen Antworttypenhäufigkeiten<sup>(3)</sup> gezeigt. Die Performance von  $75,31 \pm 4,99$  % richtige Antworten ( $n = 15$ ;  $75,07$  % über alle Tage zusammen<sup>(4)</sup>) für die DP zeigen, dass das Versuchstier die Aufgabe gut konnte, aber die Aufgabe schwer genug war, um Fehler zu provozieren und somit Aufmerksamkeit aufrecht erhalten werden musste, um die Aufgabe zu lösen. Mit  $15,46 \pm 5,33$  % ( $15,39$  % über die Trials aller Tage gemittelt) wurden mehr Lates als Earlies gemacht ( $9,12 \pm 3,04$  % bzw.  $9,57$  %). Man beachte, dass für die Berechnungen von Hits, Earlies und Lates die Augenfehler nicht miteinbezogen wurden, da sie keine aufgabenbezogenen Fehler darstellen. Bezogen auf alle Trials der DP lagen die Augenfehler (*Eyes*) bei  $37,50 \pm 7,59$  % ( $34,05$  %). Die relativ vielen Fehler sind zumindest zum Teil der Schwere der Aufgabe und der Länge der Trials geschuldet, wie sich dem Teil B der Abbildung 3.5 auf Seite 60 entnehmen lässt, die eine Zunahme von Augenfehlern mit der Länge der gezeigten Sequenzen zeigt. Jedoch gab es noch mehr Faktoren, die Einfluss auf diesen Fehlertyp hatten. Bei den meist kürzeren und vor allem einfacheren Fixationstrials ganz am Anfang einer Datenaufnahme war die Häufigkeit der Augenfehler nicht geringer.

Die relative Gesamthäufigkeit der Antworttypen unterscheidet sich zwischen DP und EP nicht stark. Die EP-Trials konnte das Versuchstier etwas besser lösen. Dabei zeigte sich der Unterschied vor allem in den Lates. Vergleicht man hier die Präsentationsbedingungen, so erkennt man zwar vergleichbare Werte bei der EP, aber  $8,88$  % Unterschied zwischen *att in* und *att out* bei der DP. Das Versuchstier hat offensichtlich nur bei gleichzeitiger Anwesenheit beider Sequenzen eine Präferenz für die rechte, untere gehabt und die Aufgabe besser gelöst, wenn die Aufmerksamkeit auf diese Figurensequenz gelegt werden sollte. Für die Auswertung der neuronalen Daten ergibt sich daraus aber keine Konsequenz, da nur richtig beantwortete Trials in die Analyse mit eingingen und das Stimulationsprogramm dafür sorgte, dass die Anzahl der richtig beantworteten *att in*- und *att out*-Trials sich in etwa die Waage hielten.

<sup>(3)</sup> Zu den Antworttypen siehe auch Abschnitt 2.1.1.1 ANWORTTYPEN auf Seite 15.

<sup>(4)</sup> Der Unterschied in den Performancewerten kommt durch die unterschiedlichen Trialanzahlen pro Tag zustande. In den Gesamtwert gehen alle Tage relativ zur Trialanzahl ein, in der Angabe mit Standardabweichung werden alle Tage gleich gewichtet.

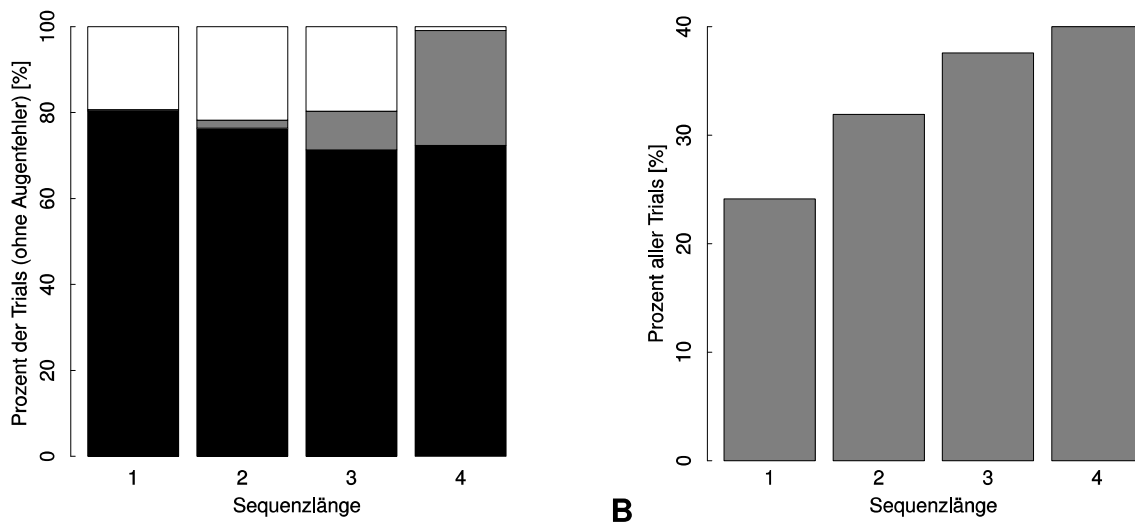
**Tab. 3.2:** Verhaltensleistung des Versuchstiers für die DP und EP abhängig von den Antworttypen. Es sind die Häufigkeiten in Prozent für alle Trials und für *att in* und *att out* (bzw. *fig in* und *fig out* für die EP) getrennt aufgelistet. Die Angaben sind wie in Tabelle 3.1 auf Seite 54 aufgebaut.

\*Der irritierende Wert  $0,00 \pm 7,50$  ist korrekt, da das Versuchstier an mehreren Tagen keine Lates machte (daher ist der Median Null). Die Standardabweichung von 7,50 ergibt sich aus den Tagen mit gemachten Lates.

Antworttyp	Gesamt	<i>att in</i>	<i>att out</i>
<b>Duale Präsentation</b> (n = 30, 15, 15)			
Hits	75,31 ± 4,99 (75,04)	78,51 ± 4,68 (79,84)	69,63 ± 6,36 (70,45)
Earlies	9,12 ± 3,04 (9,57)	8,15 ± 3,77 (9,52)	8,98 ± 4,16 (9,63)
Lates	15,46 ± 5,33 (15,39)	12,40 ± 5,73 (10,65)	19,16 ± 5,19 (19,89)
Eyes	37,50 ± 7,60 (34,05)	32,56 ± 7,60 (32,56)	38,41 ± 8,88 (35,39)
Antworttyp	Gesamt	<i>fig in</i>	<i>fig out</i>
<b>Einzelpräsentation</b> (n = 22, 11, 11)			
Hits	80,00 ± 6,46 (79,37)	83,33 ± 9,940 (81,29)	76,47 ± 11,97 (77,50)
Earlies	11,11 ± 7,95 (12,38)	10,00 ± 9,66 (12,26)	9,09 ± 13,23 (12,50)
Lates	9,68 ± 6,91 (8,25)	*0,00 ± 7,50 (6,45)	9,09 ± 8,01 (10,00)
Eyes	36,74 ± 12,35 (39,19)	37,50 ± 11,69 (35,69)	24,00 ± 21,98 (42,24)

In der Abbildung 3.5 auf der nachfolgenden Seite sind die prozentualen Anteile der Antworttypen Hit, Early, Late gegen die Sequenzlängen für die DP aufgetragen. Während sich kein Trend in der Hitrate zeigt, steigt die Anzahl der Earlies mit der Sequenzlänge an. Das ist verständlich, da die Wahrscheinlichkeit, dass die Zielfigur sich im nächsten Morphzyklus wiederholt, mit der Sequenzlänge steigt. Spätestens in der vierten Sequenzlänge wird sich die Zielfigur wiederholen. Das spricht dafür, dass sich in der zunehmenden Anzahl der Earlies die Erwartungshaltung des Versuchstiers widerspiegelt.

Bei den Lates verhält es sich anders: In den drei kürzesten Sequenzlängen ist die Häufigkeit mit etwa 20 % konstant und in den längsten Trials auf 0,87 % reduziert. Das zeigt, dass das Versuchstier zu Beginn der Trials in einem fünftel der Durchgänge die initiale Figur nicht wiedererkannte und daher auch die Taste nicht losließ. Wenn jedoch die Zielfigur nach der dritten möglichen Position nicht auftauchte, antwortete das Tier in fast allen Trials korrekt (sofern es nicht zu früh antwortete und Earlies produzierte). Dies deutet darauf hin, dass das Versuchstier die Zeit im Trial gut abschätzen konnte und für die letzte Figur nicht auf die Formdiskriminierung angewiesen war.



**Abb. 3.5:** Verhaltensleistung für die DP abhängig von der Sequenzlänge. **A** Die relative Häufigkeit der Antworttypen Hits (schwarz), Earlies (grau) und Lates (weiß) für jede Sequenzlänge wurde separat aufgetragen. Die Performance sinkt tendenziell mit steigender Sequenzlänge. Im Gegensatz dazu nehmen die Earlies deutlich zu und die Lates in der Sequenzlänge 4 deutlich ab. **B** Relative Häufigkeit der Augenfehler. Je länger die Sequenz ist (und damit die Aufmerksamkeit auf den Zielstimulus gerichtet werden muss), desto mehr Augenfehler macht das Tier. Es zeigt sich ein nicht-linearer Anstieg, wobei mehr Fehler zu Beginn der Trials gemacht wurden.

Da es bei der EP nur eine Sequenzlänge – die längste – gibt, können die Daten nicht auf Unterschiede in den Sequenzlängen hin untersucht werden.

Die Ergebnisse zu den intelligenten Earlies (siehe Abschnitt 2.1.1.1 ANTWORTTYPEN auf Seite 15) zeigen Unterschiede zu früheren Analysen. Dipl.-Biol. Katja Taylor hat eine ausführliche Analyse, ebenfalls beim Versuchstier F, vor einigen Jahren durchgeführt und festgestellt, dass diese Fehler häufiger vorkamen als statistisch anzunehmen wäre (siehe die *distracter related false alarms* in TAYLOR ET AL. [2005]). Fünf bis sechs Jahre später konnte dieser Fehlertyp nicht mehr mit einer erhöhten Häufigkeit nachgewiesen werden. Wie Bachelorstudent Sascha Hoinkiss 2010 in seiner Arbeit »Untersuchung des Einflusses von Fehlern in der Allokation von Aufmerksamkeit auf die Phasenkohärenz zwischen den Arealen V1 und V4 des Rhesusaffen« beschrieben hat, konnte keine höhere Anzahl an intelligenten Earlies mehr beim Versuchstier F nachgewiesen werden als statistisch erwartet wurde (Daten nicht gezeigt). Auch wurden nur so wenige intelligente Earlies gemacht, dass eine Auswertung der neuronalen Daten nicht möglich war.

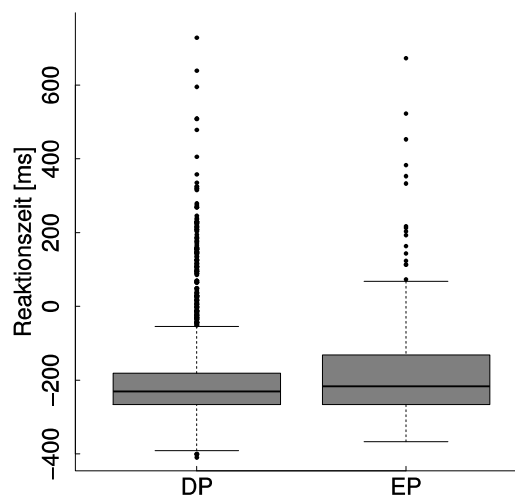
Die Earlies aufgrund eines Wechsels der Aufmerksamkeit zwischen den Figurensequenzen während des Trials (siehe ebenfalls Abschnitt 2.1.1.1 ANTWORTTYPEN auf Seite 15) traten noch seltener als die intelligenten Earlies auf und konnten nicht weiter analysiert werden.

### 3.1.4.2 REAKTIONSZEITEN

Da im Fall der EP keine Figurensequenz ignoriert werden muss, bzw. keine Figurensequenz die Aufmerksamkeit von der verhaltensrelevanten Sequenz abziehen kann, wird erwartet, dass die Reaktionszeiten kürzer sind.

Betrachtet man jedoch die mittleren Reaktionszeiten separat für die DP und EP (Abbildung 3.6), so zeigt sich, dass das Versuchstier bei der DP mit  $-230,56 \pm 117,62$  ms etwas schneller als bei der EP mit  $-216,60 \pm 151,19$  ms antwortete, was einer Differenz von 13,96 ms entspricht. Der Unterschied ist signifikant mit  $p = 0,012$  (\*) ( $n = 2\,312$ ). Bei genauerer Untersuchung der EP-Reaktionszeiten ergibt sich ein Unterschied zwischen den Tagen, an denen die EP als Block gezeigt wurde und jenen mit eingestreuten Trials. Für erstere ergeben sich Reaktionszeiten von  $-232,00 \pm 90,51$  ms ( $n = 113$ ) und liegen damit im Bereich der DP-Reaktionszeiten ( $p = 0,725$  (-);  $n = 113$  bzw. 2 062). An Tagen mit eingestreuten EP-Trials liegen die Reaktionszeiten bei  $-196,60 \pm 182,71$  ms ( $n = 137$ ) und sind damit etwa 35 ms länger bei einer deutlich größeren Standardabweichung. Der Unterschied zwischen diesen Tagen ist signifikant mit  $p = 0,037$  (\*) ( $n = 113$  bzw. 137).

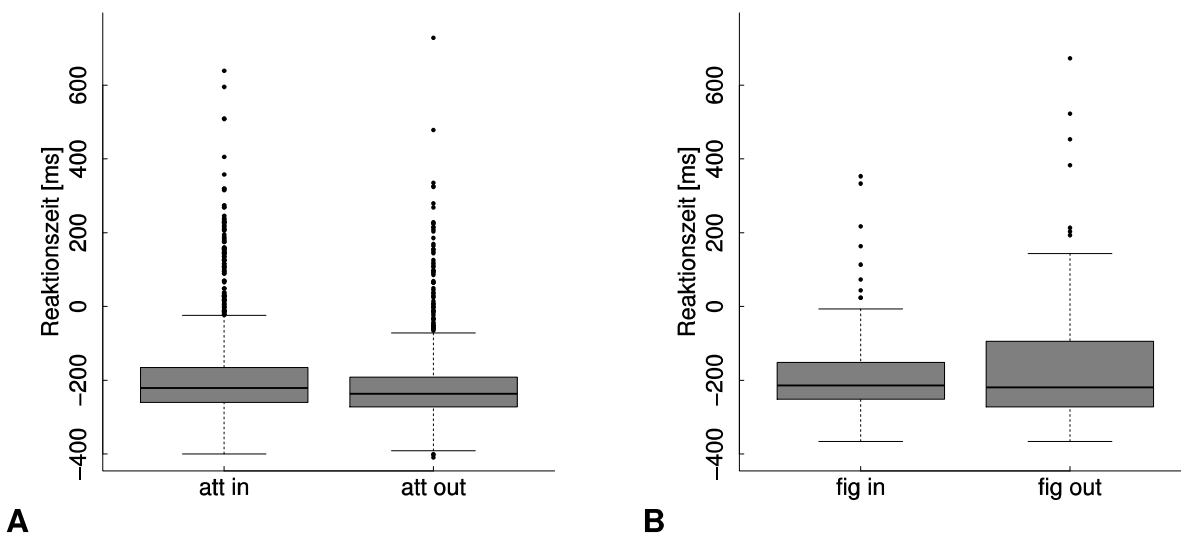
Dass das Versuchstier meistens schon antwortet, während die Zwischenfigur noch zur Zielfigur hin verändert wird, zeigt sich an den negativen Reaktionszeiten. Zieht man von diesen durchschnittlich  $-230$  ms (DP) weitere 150–180 ms als minimale Verarbeitungszeit ab (siehe KANDEL ET AL. [2000], Kapitel 33, Seite 661), so kann man davon ausgehen, dass die Zielfigur schon 380–410 ms vor dem vollständigen Erscheinen erkannt wurde, in seltenen Fällen sogar bis zu 590 ms vorher. Das ist möglich, da der Übergang zwischen den einzelnen Figuren fließend und die noch im Entstehen begriffene Zielfigur mit viel Training aus den Bewegungsvektoren der Figurkonturen schon früher erkennbar ist.



**Abb. 3.6:** Reaktionszeiten in Abhängigkeit von dem Stimulationstyp. Die Zeiten für die DP sind etwas kürzer; auch wenn der Unterschied kaum zu sehen ist, so ist er signifikant ( $p = 0,012$  (\*) ;  $n = 2\,312$ ).

In der Abbildung 3.7 auf der nachfolgenden Seite sind die Reaktionszeitverteilungen für die DP-Bedingungen *att in* (☉) und *att out* (☉) dargestellt. Für die *att in*-Bedingung alleine beträgt die Reaktionszeit  $-221 \pm 125$  ms ( $n = 1\,065$ ) und für *att out* sind es  $-237 \pm 107$  ms ( $n = 996$ ). Der Unterschied von rund 16 ms ist signifikant mit  $p = 2,33 \cdot 10^{-10}$  (\*\*\*) ( $n = 2\,062$ ). Es gab also einen Trend zu schnelleren Antworten, wenn die linke, obere Sequenz (*att out*-Bedingung) attendiert werden sollte.

Bei der EP-Stimulation ist der Unterschied mit 5 ms kleiner und bei geringerer Trialanzahl nicht signifikant ( $p = 0,894(-)$ ;  $n = 250$ ). Während die Reaktionszeiten in der *fig in*-Bedingung  $\odot$  bei  $-214,70 \pm 117,95$  ms lagen ( $n = 126$ ), waren sie mit  $-219,30 \pm 178,29$  ms ( $n = 124$ ) in der *fig out*-Bedingung  $\ominus$  etwas kürzer. Betrachtet man aber diese Unterschiede, sowohl für die DP als auch für die EP, in Relation zur Spannbreite der mittleren 50 % der Daten (entsprechend dem grauen Kasten in den Abbildungen), so ist die Effektgröße sehr klein. Da die grauen Kästen eine Breite von 98,9 bzw. 177,2 ms haben, machen die 5 ms nur einen kleinen Anteil dieser Verteilungsbreite aus (5 bzw. 3% für die EP) als in der DP (19 bzw. 17% bei 94,6 bzw. 80,3 ms Breite der Verteilungen).



**Abb. 3.7:** **A** Reaktionszeiten gegen die *att in*-  $\odot$  und *att out*-Bedingung  $\ominus$  der DP aufgetragen. Die medianen Reaktionszeiten liegen bei  $-221 \pm 125$  ms bzw.  $-237 \pm 107$  ms. Man erkennt, dass bei der Attendierung der linken, oberen Sequenz kürzere Reaktionszeiten gemessen werden. Der Unterschied liegt im Mittel bei 15,68 ms und ist statistisch mit  $p = 2,33 \cdot 10^{-10} \langle *** \rangle$  ( $n = 2062$ ) hoch signifikant. **B** Bei der EP sind die Unterschiede zwischen der *fig in*-  $\odot$  ( $-214,70 \pm 117,95$  ms) und der *fig out*-Bedingung  $\ominus$  ( $-219,30 \pm 178,29$  ms) kleiner und statistisch nicht signifikant ( $p = 0,894(-)$ ;  $n = 250$ ).

Im Folgenden werden für die DP die Antworttypen einzeln analysiert, die EP wird nicht weiter aufgeschlüsselt.

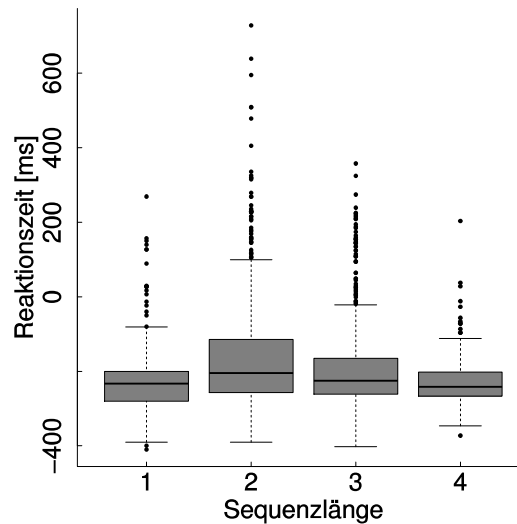
**Hits**

Sieht man sich die Verteilungen der Reaktionszeiten für die einzelnen Sequenzlängen der DP an (Abbildung 3.8 auf der gegenüberliegenden Seite; die X-Achse zeigt die Reaktionszeit, die Y-Achse die Häufigkeit der Trials), so erkennt man längere Reaktionszeiten in den Sequenzlängen 2 und 3<sup>(5)</sup>. Bis auf die Sequenzlängen 1 und 4 sind alle anderen Sequenzen signifikant untereinander verschieden. Es ergibt sich für die Sequenzen 1–2:  $p = 2,02 \cdot 10^{-13} \langle *** \rangle$  und weiter 1–3:  $p = 2,44 \cdot 10^{-5} \langle *** \rangle$ , 1–4:  $p = 0,92(-)$ , 2–3:  $p = 7,66 \cdot 10^{-4} \langle *** \rangle$ , 2–4:  $p = 2,87 \cdot 10^{-15} \langle *** \rangle$ , 3–4:  $p = 2,10 \cdot 10^{-6} \langle *** \rangle$ . Die Mediane der Reaktionszeiten für die Sequenzlängen 1–4

<sup>(5)</sup> Es werden für die spätere Analyse (allerdings nicht aufgrund der langen Reaktionszeiten) nur die Sequenzlängen 2–3 ausgewertet; die Sequenzlängen 1 und 4 werden nur der Vollständigkeit halber gezeigt.

sind  $-233,12 \pm 79,72$  ( $n = 535$ ),  $-204,28 \pm 161,52$  ( $n = 524$ ),  $-225,36 \pm 125,03$  ( $n = 508$ ) und  $-241,80 \pm 56,63$  ms ( $n = 498$ ). Dabei gibt es einen Zusammenhang zwischen den Medianen der Reaktionszeiten und deren Varianz (Korrelationskoeffizient  $r$  von 0,97): Je schneller das Versuchstier geantwortet hat, desto geringer war die Varianz.

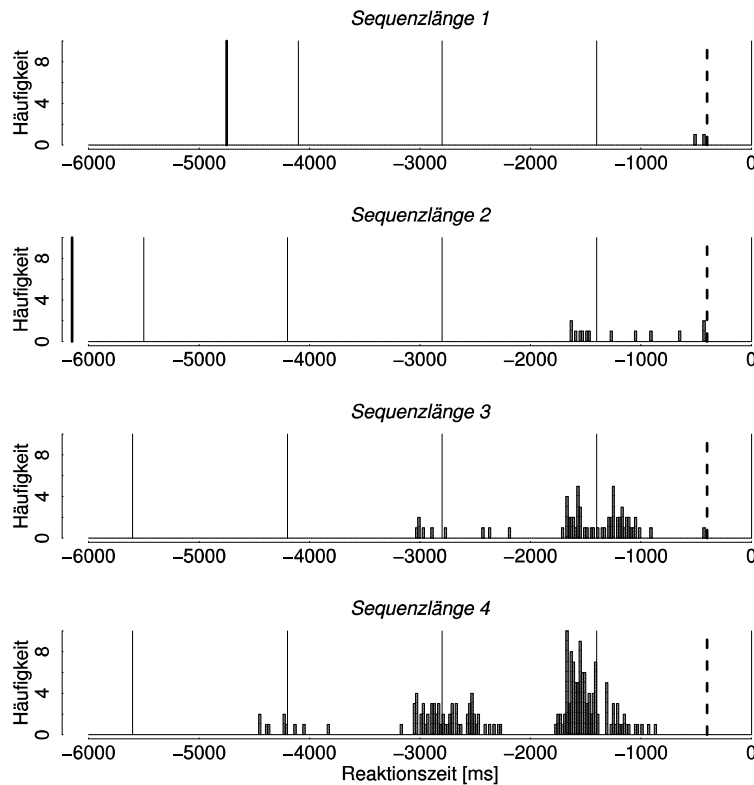
Der Häufigkeitsverlauf zeigt im ersten und letzten Morphzyklus die kürzesten Reaktionszeiten, wobei sich die Verteilungen jedoch sehr stark überlappen.



**Abb. 3.8:** Darstellung der Reaktionszeiten der richtigen Antworten in der DP gegen die Sequenzlänge relativ zur Wiederkehr der Zielfigur. Man erkennt die längsten Reaktionszeiten in den Sequenzlängen 2 und 3. Die Antworten erfolgen zwischen 204 und 242 ms vor dem exakten Auftreten der Zielfigur.

## Earlies

Die Abbildung 3.9 auf der nachfolgenden Seite zeigt die Verteilungen der zu frühen Antworten. Unabhängig von der Sequenzlänge finden sich die meisten Earlies kurz vor dem vollständigen Erscheinen der Figuren (markiert mit dünnen vertikalen Strichen). Deutlich wird das insbesondere für die Sequenzlänge 4. Die zu frühen Antworten zeigen damit eine ähnliche zeitliche Verteilung wie die Hits, jedoch in vorangegangenen Morphzyklen und daher während der Präsentation einer anderen als der Zielfigur. Zusätzlich zu diesem Zeitverlauf zeigt sich eine Zunahme der Earlies mit der Trialdauer: die Anzahl der Earlies steigt mit den Morphzyklen an und ist bei der Sequenzlänge 4 im vorletzten Morphzyklus am höchsten (im letzten Morphzyklus wurden die Antworten als Hits gewertet).



**Abb. 3.9:** Histogramm der Earlies relativ zum richtigen Antwortzeitpunkt (0 ms). Die dicke durchgehende Linie ganz links in der Sequenzlänge 1 und 2 markiert den Beginn des Trials, die dicke gestrichelte Linie den Beginn des Antwortfensters. Die feinen Striche zeigen die Grenzen zwischen den Morphzyklen an. Die Verteilung ähnelt der der Hits. Dies kommt dadurch zustande, dass das Tier bei einer Figur im normalen Rhythmus die Taste löst, jedoch 1–3 Morphzyklen zu früh. Bei den längsten Trials erkennt man gut wie die Earlies zunehmen, je weiter der Trial fortschreitet: Die Wahrscheinlichkeit des Auftauchens der Zielfigur steigt und damit die Wahrscheinlichkeit, dass das Versuchstier zu früh die Taste loslässt.

**Lates**

Hat das Versuchstier bis zum Ende des Antwortfensters nicht geantwortet, so beendet das steuernde Programm VStim den Trial. Somit haben alle Lates eine *Reaktionszeit* von 750 ms. Die Häufigkeit der Lates ist in den drei kürzesten Sequenzlängen sehr ähnlich und in den längsten Trials auf ein Minimum reduziert. Die Häufigkeiten abhängig von der Sequenzlänge sind in der Abbildung 3.5 auf Seite 60 gezeigt.

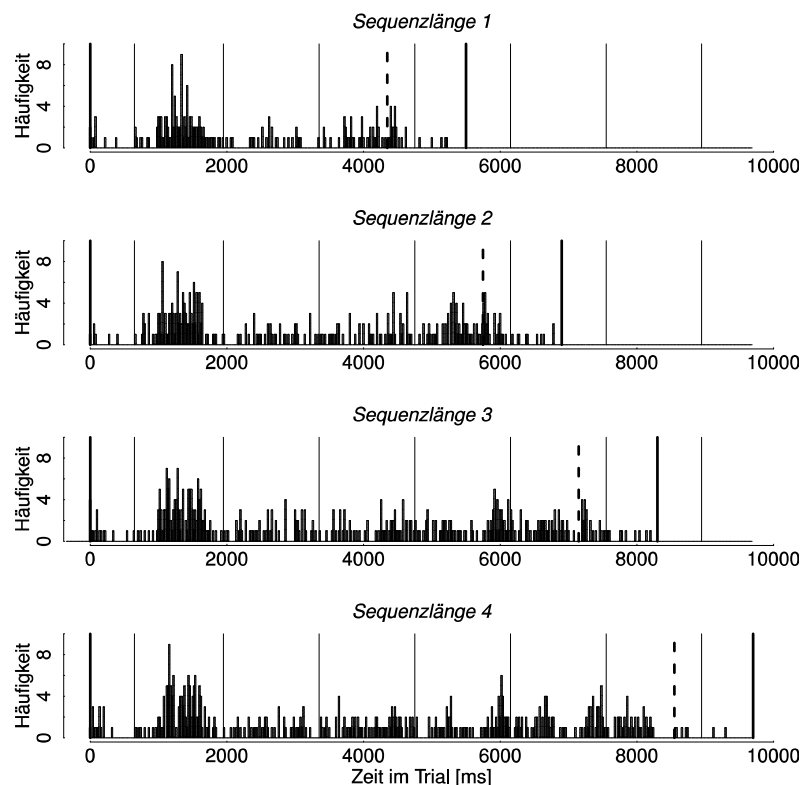
**Augenfehler**

In der Abbildung 3.10 auf der gegenüberliegenden Seite werden die Zeitpunkte der Augenfehler dargestellt. Die Augenfehler traten insbesondere kurz nach dem Beginn eines Antwortfensters auf, also zum Zeitpunkt einer möglichen Antwort. Das kann mehrere Ursachen gehabt haben: Zum einen eine rein mechanische, weil das Versuchstier aufgrund der Erwartungshaltung den Körper bewegte (sei es nur mit einzelnen Körperteilen oder mit dem ganzen Körper, was trotz der Kopffixierung zu minimalen Kopfbewegungen führen konnte). Zum anderen könnte das Versuchstier noch während des Drückens der Taste den Blick vom Fixationspunkt genommen und somit einen Augenfehler kurz vor einem sonst verzeichneten Hit ausgelöst



haben. Letzteres konnte zum Teil direkt beobachtet werden und war häufig ein Anzeichen von Motivationsmangel oder Ermüdung kurz vor einer durch das Tier begonnenen Pause oder dem Ende der Datenaufnahme.

Die Abbildung zeigt ebenfalls, dass besonders in der Phase der statischen Präsentation und des Farbhinweises viele Augenfehler gemacht werden. Mögliche Ursache dafür ist, dass das Versuchstier versucht hat, zu der Zielfigur hinzusehen, um sie sich besser einprägen zu können. Trotz des ausgiebigen Trainings über viele Jahre hinweg ist dieses Verhalten noch immer für einen großen Teil der Augenfehler verantwortlich. Zu Bedenken ist hierbei, dass das Versuchstier durch die exzentrische Lage der Figurensequenzen und ihrer Größe sehr stark gefordert wurde.





**Abb. 3.10:** Histogramm der Zeitpunkte für Augenfehler. Der jeweils ganz linke dicke Strich zeigt den Trialstart. Die dicken gestrichelten vertikalen Linien zeigen den Beginn, die davon rechts gelegenen dicken durchgehenden Striche das Ende eines Augenfensters an. Die feinen Striche deuten den Beginn und das Ende der Morphzyklen an. Die meisten Augenfehler werden im Intervall der statischen Präsentation gemacht. Hier wird zu Beginn die Zielfigur kurz farblich markiert und dann dem Versuchstier Zeit gelassen, sich die Zielfigur zu merken. Weiter zeigt sich, dass besonders zu Beginn der Antwortfenster Augenfehler gemacht werden. Dies fällt in den Bereich, in dem auch die meisten Hits und Earlies gemacht werden.

### 3.1.4.3 STIMULUSANTWORTEN

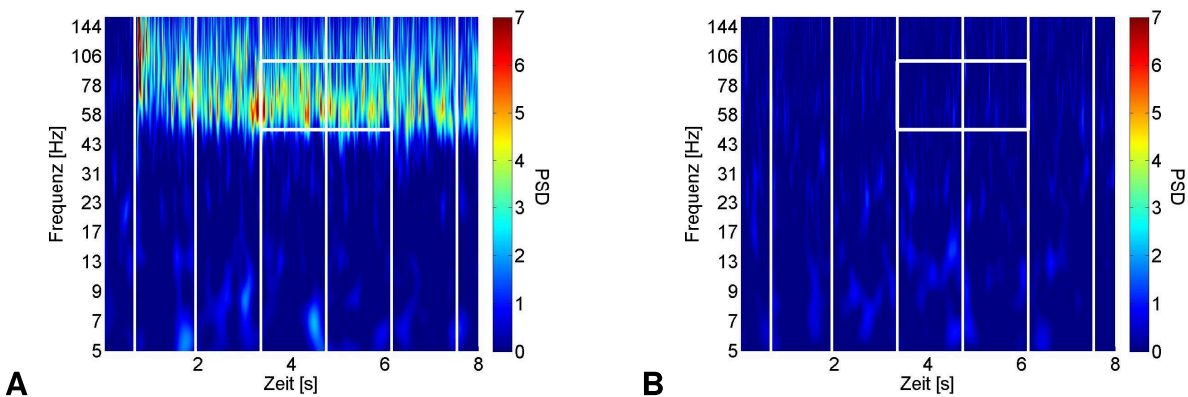
Alle im Folgenden gezeigten Beispieldaten beziehen sich auf die EP-Aufnahmen der Kanäle 77 (Areal V1) und 66 (V4) vom 04.06.2010 (siehe auch Tabelle B.1 auf Seite 134 bzw. B.3 auf Seite 136).

Voraussetzung für das Experiment war, neben einer ausreichenden Aktivierung der abgeleiteten neuronalen Populationen durch die visuelle Stimulation, auch ein gutes Signal-zu-

Rausch-Verhältnis. In V1 sollte in der *fig in*-Bedingung  die Stimulusantwort stark sein (die Figurensequenz liegt im RF der abgeleiteten Neurone), während sie in der *fig out*  auf Spontanaktivitäts-Niveau liegen sollte (die Figurensequenz liegt außerhalb des RF, dessen entsprechenden Neurone abgeleitet wurden). Die V4-Stimulusantwort sollte im Idealfall in beiden Bedingungen gleich stark sein, da beide V1-Neuronenpopulationen die gleiche Einflusstärke auf V4 haben sollten.

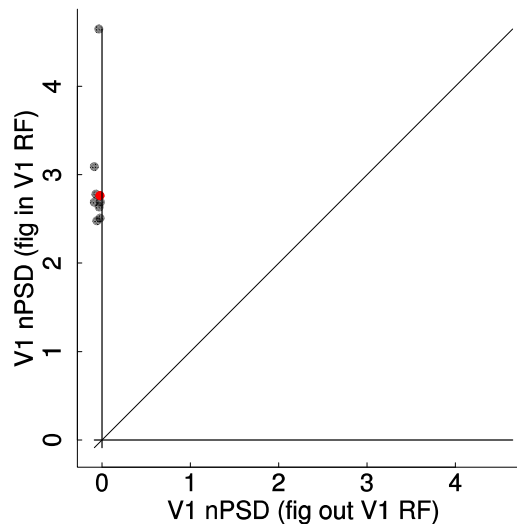
In der Abbildung 3.11 sieht man eine Zeit-Frequenz-Darstellung der relativen Aktivität (nPSD) in V1. Auf der X-Achse ist die Zeit seit dem Trialstart aufgetragen, auf der Y-Achse die Frequenz des Signalanteils. Die weißen, vertikalen Striche markieren die einzelnen Trialabschnitte (vergleiche mit Abbildung 2.1 auf Seite 14). Die Stimulation beginnt beim ersten Strich, das Morphen beim zweiten Strich. Die Stimulation beginnt beim ersten Strich, das Morphen beim zweiten Strich.

Dem Präsentationsbeginn bei 650 ms folgt mit einer Latenz von etwa 50 ms eine steile Zunahme der nPSD zwischen 58 – 144 Hz. Die Stimulusantwort fällt nach einem kurzen Onset ab, bleibt dann aber über die ganze Dauer des Trials als Sustained-Antwort auf einem mittleren Niveau erhalten, verschiebt sich jedoch in der Frequenzdomäne schnell ab dem Trialstart vom hohen in den mittleren  $\gamma$ -Band-Bereich. Betrachtet man das  $\gamma$ -Band, so zeigt sich ein deutlicher Unterschied zwischen den beiden Präsentationsbedingungen. In der *fig in*-Kondition (3.11A) ist eine deutliche Stimulusantwort zu erkennen, die in der *fig out*-Bedingung fehlt (3.11B). Die außerhalb des V1-RF gelegene Figurensequenz hat keinen Einfluss auf die Stimulusantwort der abgeleiteten Neuronenpopulation.



**Abb. 3.11:** Beispiel für die V1-nPSD bei der EP. Die Zeit-Frequenz-Darstellung zeigt die neuronale Stimulusantwort der abgeleiteten V1-Neuronenpopulation in der *fig in*-Bedingung. Horizontal ist die Zeit in Sekunden aufgetragen, vertikal die Frequenz in Hertz. Das weiße Rechteck, das die Morphzyklen 2 – 3 umfasst, zeigt das Zeit-Frequenz-Fenster an, in dem für die Populationsanalyse gemittelt wurde. Es spannt sich zwischen den Frequenzen von 52,1 – 96,1 Hz und der Zeit von 3,35 – 6,15 s auf. Da Trials aller vier Sequenzlängen zusammen analysiert werden, nimmt das Rauschen gegen Ende der Abbildung zu, da immer weniger Trials zum gemittelten Signal beitragen.  
**A** Wird nur die rechte Figurensequenz präsentiert (*fig in*) ist eine deutliche  $\gamma$ -Stimulusantwort im Feldpotential zu erkennen – die Farbwerte gehen in den gelb-roten Bereich und über die eingezeichneten Zeit-Frequenz-Fenster gemittelt ergibt sich ein nPSD-Wert von 2,763.  
**B** Wird nur die linke Figurensequenz gezeigt (*fig out*-Bedingung), so wird keine Stimulusantwort verzeichnet und nur eine mittlere nPSD von  $-0,023$  gemessen.

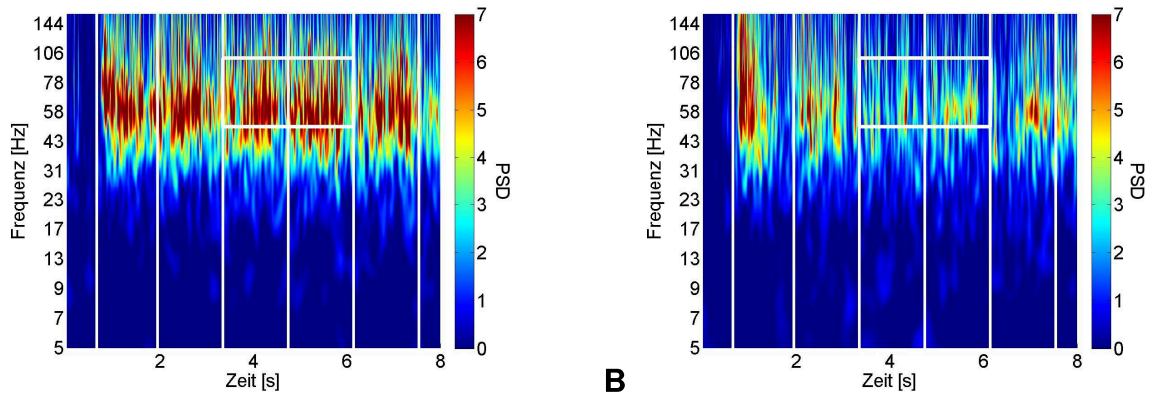
Für die Populationsdaten wurde die farbkodiert dargestellte Stimulusantwort über das ein-gezeichnete Zeit-Frequenz-Fenster gemittelt<sup>(6)</sup>. Sieht man sich die Populationsdaten in der Abbildung 3.12 an, so wird das Beispielergebnis bestätigt (der Wert des Beispiels ist hier und in folgenden Populationsergebnissen rot markiert). Im *fig out*-Fall  $\odot$  findet sich praktisch keine  $\gamma$ -Stimulusantwort im untersuchten Zeit-Frequenz-Fenster, während es im *fig in*-Fall  $\bullet$  zu robusten Antworten kommt. Der Unterschied zwischen den beiden Bedingungen ist sehr signifikant ( $p = 3,91 \cdot 10^{-3}$ <sup>\*\*</sup>;  $n = 9$ ).



**Abb. 3.12:** Darstellung der V1-PSD aufgetragen gegen die Bedingungen *fig in* und *fig out*. Es wird praktisch keine V1-Stimulusantwort gemessen, wenn der Stimulus außerhalb des RF lag (*fig out*). Andernfalls wird eine neuronale Stimulusantwort wie in der DP-Bedingung verzeichnet. Der Unterschied ist sehr signifikant bei  $p = 3,906 \cdot 10^{-3}$ <sup>\*\*</sup> ( $n = 9$ ). Der Datenpunkt des Beispiels wurde rot gekennzeichnet.

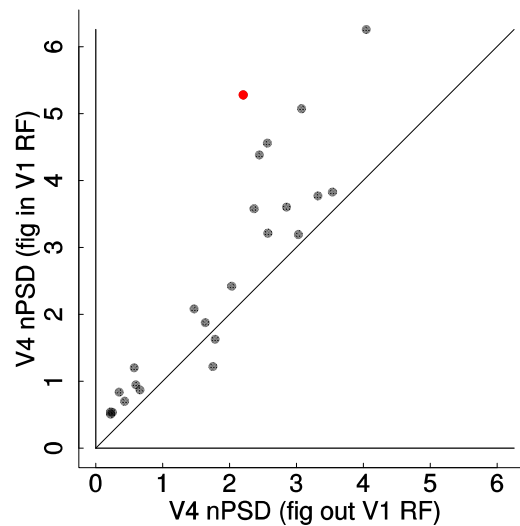
Für das zentrale Experiment war es notwendig, dass die abgeleiteten V4-Neurone durch beide Stimuli gleich stark aktiviert werden. Um dies zu überprüfen, werden die Stimulusantworten auf die Präsentation jeweils eines Stimulus gezeigt. In der Abbildung 3.13A ist die neuronale Antwort in V4 gezeigt, wenn die Figurensequenz rechts unten präsentiert wird. Die nPSD bleibt stärker als in V1 konstant auf einem hohen Niveau (starke Sustained-Antwort) und zeigt einen deutlichen Rhythmus, der von den Morphzyklen herrührt. In 3.13B wird die Stimulusantwort in der *fig out*-Bedingung gezeigt. Es zeigt sich ebenfalls ein starker Onset, während die Sustained-Antwort deutlich schwächer als in der *fig in*-Bedingung ausfällt (5,28 zu 2,21). Auch hier zeigt sich ein Rhythmus, jedoch ist er schwächer ausgeprägt.

<sup>(6)</sup> Für den Zeit- und Frequenzbereich siehe Tabelle 2.5 auf Seite 48.



**Abb. 3.13:** Beispiel für die V4-nPSD bei der EP. In der Teilabbildung **A** ist die Zeit-Frequenz-Darstellung der V4-nPSD für die *fig in*-Bedingung gezeigt. Die starke Antwort führt zu einem gemittelten Wert von 5,28 im Zeit-Frequenz-Fenster. Eine Signalstruktur im Rhythmus der Morphzyklen ist klar erkennbar. **B** Wenn die Figurensequenz links gezeigt wurde, fällt die Stimulusantwort in V4 schwächer aus (gemittelt 2,21). Ein Rhythmus bleibt erkennbar.

Abbildung 3.14 zeigt die Ergebnisse über die ganze Datenpopulation. Man erkennt einen Trend zu stärkerer nPSD, wenn die Figurensequenz rechts gezeigt wird (das Beispiel zeigt den größten Unterschied – siehe die Markierung). Die im Populationsmittel um den Faktor 1,18 stärkere Stimulusantwort in der *fig in*-Bedingung lässt darauf schließen, dass die V4-RFs tendenziell stärker mit der rechten Stimulusposition überlappten. Zu starke Unterschiede in den V4-Stimulusantworten wurden bei der Datenselektion ausgeschlossen (siehe Tabelle 2.3 auf Seite 47).

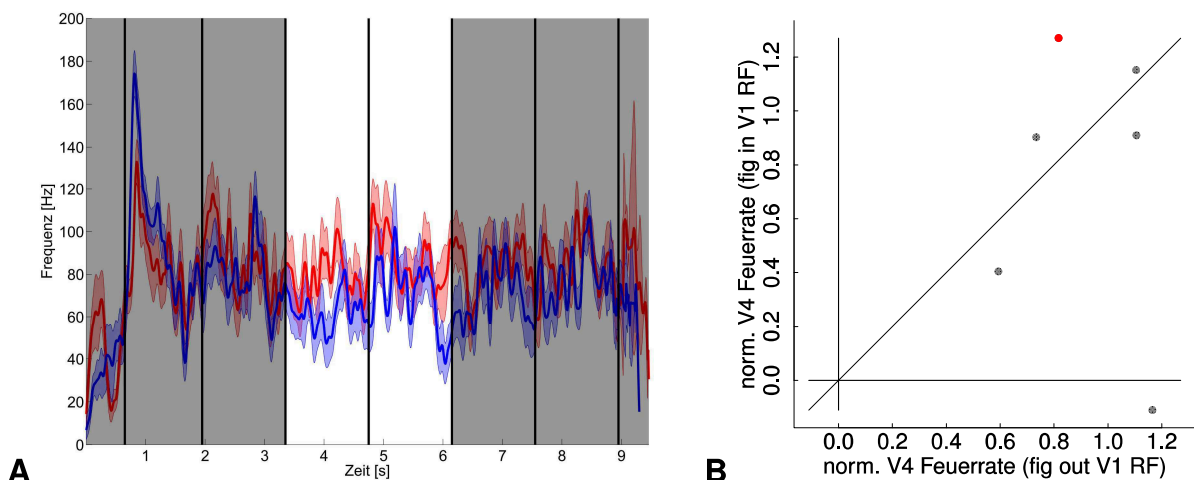


**Abb. 3.14:** Darstellung der V4-nPSD-Populationsergebnisse abhängig von der Stimulusposition. Es wird ein hoch signifikanter Unterschied zwischen den beiden Bedingungen gemessen ( $p = 1,63 \cdot 10^{-5} \langle *** \rangle$ ;  $n = 24$ ). V4 wird nicht von beiden Figurensequenzen genau gleich stark aktiviert.

Da neben den großen Neuronenpopulationen über die PSD in V4 auch sehr kleine Populationen (MUA) abgeleitet wurden, soll hier ebenfalls die Aktivierung der Neurone durch die einzelnen Stimulussequenzen untersucht werden. Auch hier ist die Voraussetzung für das Experiment, dass die abgeleiteten Zellen in beiden Präsentationsbedingungen gleich stark

getrieben werden. In der Abbildung 3.15A ist die Entwicklung der Feuerrate von V4-Neuronen über die Zeit dargestellt. Der Verlauf ähnelt dabei dem der V4-nPSD im  $\gamma$ -Band-Bereich (vergleiche Abbildung 3.13A). Die Feuerraten wurden über die Morphzyklen 2–3 (3.–5. Strich), bzw. den nicht grau hinterlegten Bereich, gemittelt und ergaben für die *fig in*-Bedingung (rot) 82,7 bzw. für *fig out* (blau) 66,2 Hz.

In die Populationsanalyse, die in der Abbildung 3.15B gezeigt wird, gibt es keinen signifikanten Unterschied zwischen den beiden Präsentationsbedingungen ( $p = 0,688$  (–);  $n = 6$ ).



**Abb. 3.15:** **A** Beispiel für die PSTH in der EP. Die über den Abschnitt des Morphzyklus 2–3 gemittelte Feuerrate (entsprechend dem nicht grau hinterlegten Bereich) für die *fig in*-Bedingung (rot) ist 82,7 und 66,2 Hz für die *fig out*-Bedingung (blau).

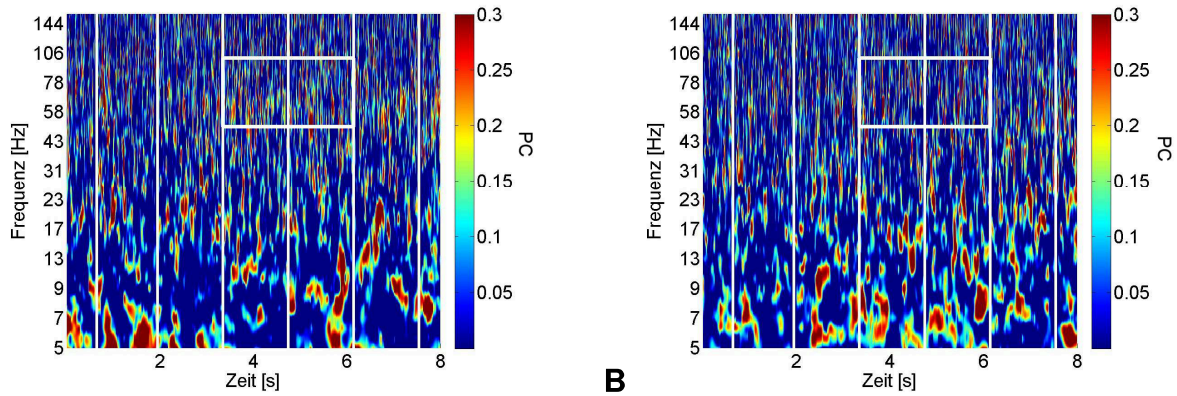
**B** Die Populationsdaten für die EP. Es zeigt sich kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Stimulationsbedingungen ( $p = 0,688$  (–);  $n = 6$ ).

#### 3.1.4.4 INTERAREALE KOHÄRENZEN

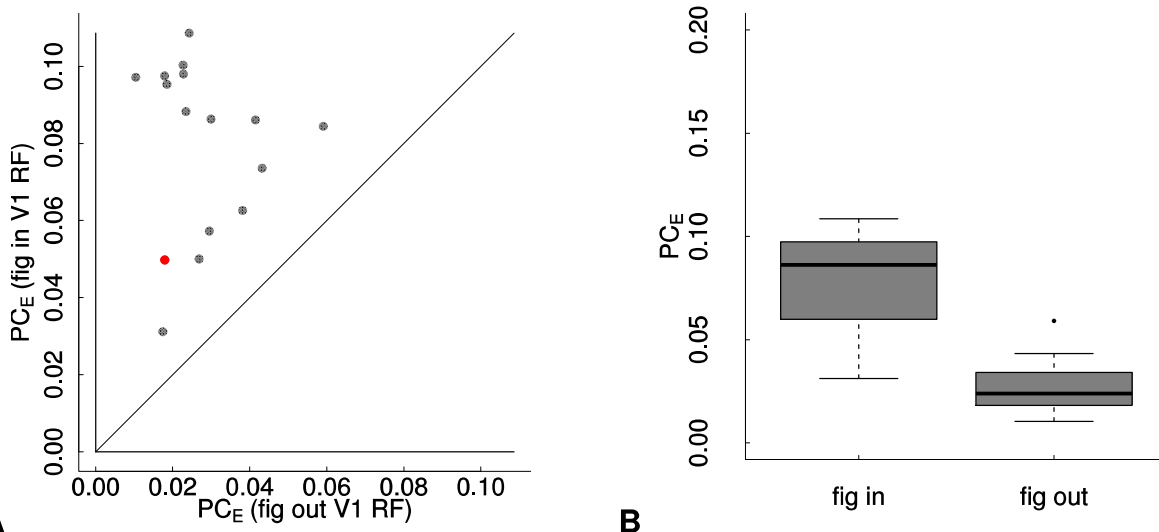
Nachdem die Analyse der neuronalen Stimulusantworten in V1 und V4 gezeigt hat, dass die abgeleiteten V1-Neurone nur durch einen Stimulus und V4 durch beide Stimuli etwa gleich stark aktiviert wurden, sollen der Vollständigkeit halber auch die interarealen Kohärenzen während der EPs untersucht werden.

Die Abbildung 3.16A zeigt die  $PC_{SP}$  in der *fig in*-Bedingung (●). Es ist nur sehr schwach eine leicht erhöhte  $PC_{SP}$ , verglichen mit der *fig out*-Bedingung (○) (Abbildung 3.16B), im Zeit-Frequenz-Fenster zu erkennen, trotzdem ist die PC in der *fig in*-Bedingung um den Faktor 2,77 höher.

In der Populationsanalyse (siehe Abbildung 3.17 auf der folgenden Seite) wird deutlich, dass es einen systematischen und statistisch hoch signifikanten Unterschied zwischen den beiden Bedingungen gibt. Mit einem Faktor von 3,61 ist er im Mittel etwas größer als im gezeigten Beispiel ( $p = 3,05 \cdot 10^{-5}$  (\*\*\*) ;  $n = 16$ ).



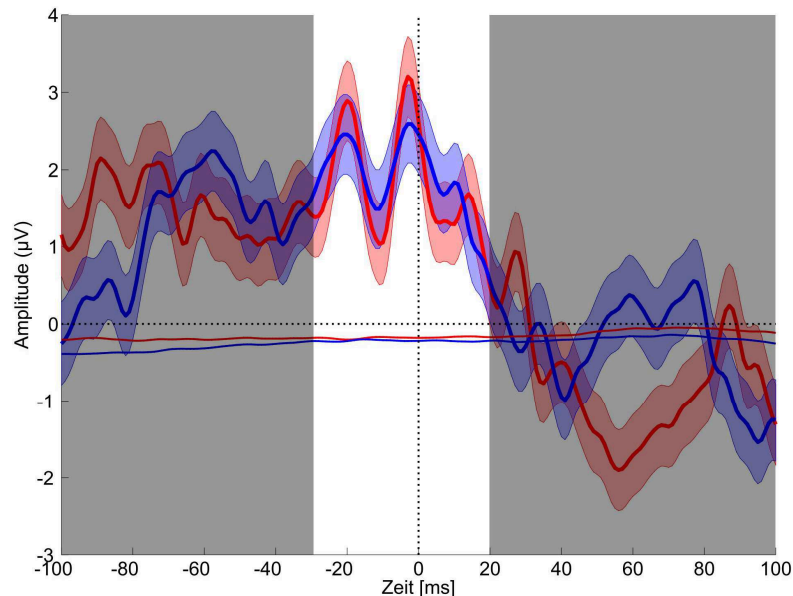
**Abb. 3.16:** Zeit-Frequenz-Darstellungen der  $PC_{SP}$  für die beiden Stimulationsbedingungen. Obwohl die Daten starkes Rauschen zeigen, sind systematische Unterschiede in der Mittelung über die Zeit-Frequenz-Fenster zu finden. Auf eine zeitliche Glättung wird verzichtet, um den direkten Vergleich mit den Abbildungen signalstarker Daten der DP zu gewährleisten.  
**A** In der *fig in*-Bedingung wird eine  $PC_{SP}$  von gemittelt 0,050 gemessen.  
**B** In der *fig out*-Bedingung ist die  $PC_{SP}$  mit gemittelt 0,018 schwächer ausgeprägt.



**Abb. 3.17:** **A** Darstellung der  $PC_E$ -Daten in der EP-Bedingung. Es wurden die *fig in* gegen die *fig out*-Bedingung aufgetragen. Es wird ein hoch signifikanter Unterschied zwischen den beiden Bedingungen gemessen ( $p = 3,05 \cdot 10^{-5} (***)$ ;  $n = 16$ ). In der *fig in*-Kondition ist die  $PC_E$  im Mittel um den Faktor 3,61 höher.  
**B** Boxdiagramm derselben Daten. Man erkennt wie wenig sich die beiden Datenpopulationen überlappen.

Durch die Ableitung von MUA in V4 ist es möglich die Kopplung der V4-APs an das V1-LFP zu untersuchen. Dazu wurden neben der SFC und STPC auch STAs berechnet. Da in der *fig out*-Bedingung  $\odot$  die abgeleitete V1-Neuronenpopulation nicht durch den Stimulus getrieben wird, wird auch keine Kopplung zwischen den V1- und V4-Neuronen erwartet. In der Abbildung 3.18 auf der gegenüberliegenden Seite sind Beispiele für die STAs in beiden Stimulationsbedingungen dargestellt. Wenn es einen systematischen Zusammenhang zwischen dem V1-LFP und den V4-APs gibt, so wird sich dies im STA niederschlagen. Und tatsächlich bleibt etwa 15 ms vor einem V4-AP im Mittel eine kurze  $\gamma$ -Spindel im V1-LFP erhalten, die in

der *fig in*-Bedingung stärker ausgeprägt ist. Das STA des SP<sup>(7)</sup> (als einzelne Linien nahe der Amplitude Null dargestellt) bleibt flach und zeigt, dass durch den zufälligen Versatz der APs die AP-abhängigen Strukturen im LFP ausgemittelt wurden. Die im STA sichtbare  $\gamma$ -Spindel ist dadurch als AP-abhängig und interareale Korrelation nachgewiesen.

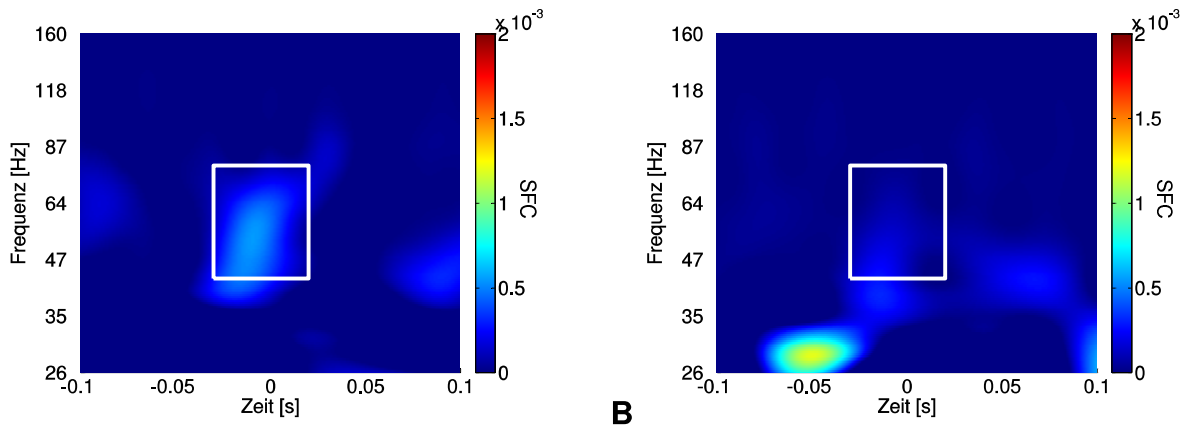


**Abb. 3.18:** Beispiel für STAs in der EPs-Bedingung. Aufgetragen ist die gemittelte Spannung des V1-LFP gegen den Zeitpunkt der APs in V4. Als rotes Band erkennt man das STA für die *fig in*-Bedingung, als blaues Band das für die *fig out*-Bedingung. Die Breite des Bandes gibt den Standardfehler wieder, die feinen einzelnen Linien nahe der Nulllinie die STAs des SP. Man erkennt stärker in der *fig in*- als in der *fig out*-Bedingung eine kurze  $\gamma$ -Spindel 30 ms vor bis 10 ms nach dem Zeitpunkt der APs. Die Bereiche außerhalb der für die SFC und STPC verwendeten Zeit-Fenster von  $-30$  bis  $+20$  ms sind grau hinterlegt.

Dass die Spindel der *fig in*-Kondition im STA im Frequenzbereich von  $40 - 70$  Hz liegt, kann man in der Abbildung 3.19A als schwaches Maximum erkennen. Die dort gezeigte, mit dem Shiftprediktor korrigierte SFC ( $SFC_{SP}$ ), kann als ein um die Frequenzachse erweitertes STA verstanden werden, von der die Zufalls-SFC abgezogen wurde. Im Vergleich mit der Abbildung 3.19B, sieht man noch besser als beim STA, dass in der *fig in*-Bedingung eine stärkere  $\gamma$ -Spindel ermittelt wird. Die nach oben weit offene Farbskala dient dem direkten Vergleich dieser Abbildungen mit denen der dualen Präsentation, die zu deutlich stärkerer  $SFC_{SP}$  führt (siehe Abbildung 3.30 auf Seite 79).

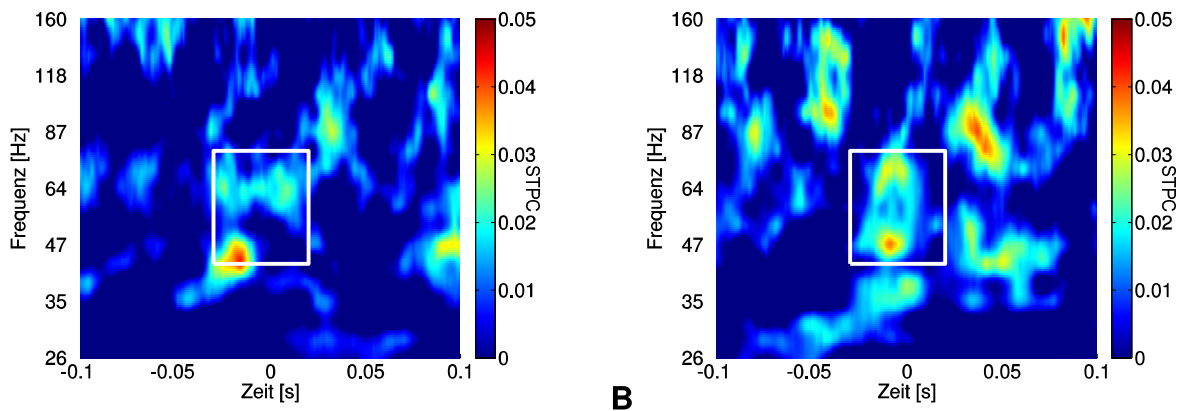
Bei der *fig out*-Bedingung kommen, obwohl in der Abbildung aufgrund der Farbskalierung nicht sichtbar, negative  $SFC_{SP}$ -Werte vor. Dies kann für normale SFC-Werte nicht der Fall sein, jedoch wurde für die Beispieldaten hier der Shiftprediktor abgezogen. Da im vorliegenden *fig out*-Fall die SFC etwas schwächer als der Shiftprediktor ist, kommt für die  $SFC_{SP}$  ein Wert kleiner Null zustande.

<sup>(7)</sup> Siehe Fußnote 63 auf Seite 44.



**Abb. 3.19:** Beispiele für die SFC<sub>SP</sub> in der EP-Bedingung. **A** In der *fig in*-Bedingung ist nur eine schwache SFC<sub>SP</sub> von  $5,46 \cdot 10^{-5}$  zu messen. Es zeichnet sich ein schwach sichtbares Maximum ab, das die  $\gamma$ -Spindel in Abbildung 3.18 auf der vorherigen Seite repräsentiert. **B** In der *fig out*-Bedingung ist die SFC<sub>SP</sub> mit  $-3,27 \cdot 10^{-4}$  sogar negativ und es kann keine Struktur im  $\gamma$ -Band-Bereich erkannt werden.

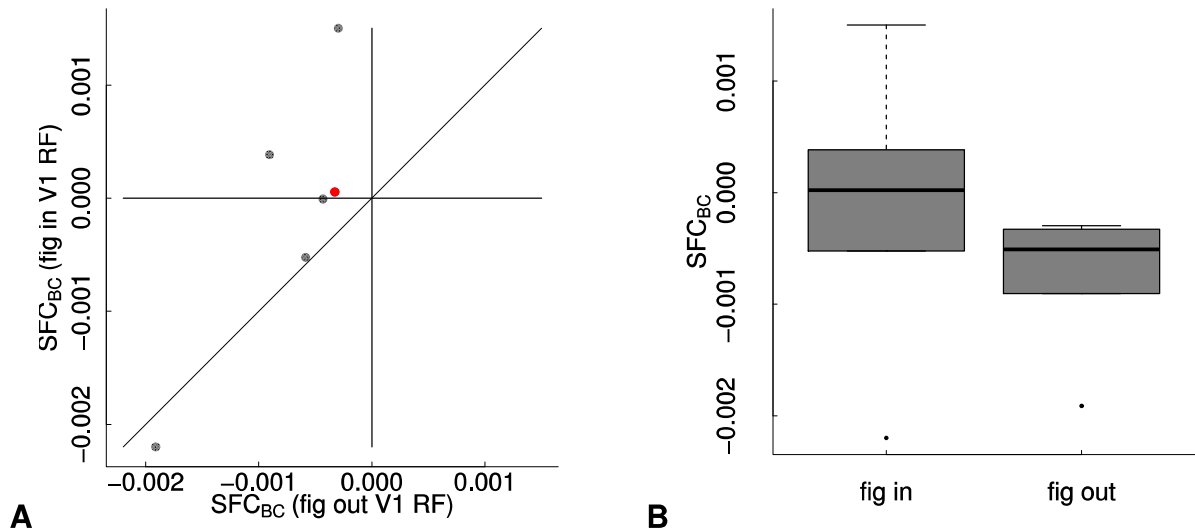
In der Abbildung 3.20 wird die STPC<sub>SP</sub> für die *fig in* und *fig out*-Bedingung gezeigt. Hier ist keine erhöhte STPC im  $\gamma$ -Band-Bereich zu erkennen. Erwartet wurde wie in der Abbildung 3.19 ein Maximum, das äquivalent zur Spindel des STA eine schwache Phasenkohärenz zwischen den V1- und V4-Neuronen zeigt. Zu den Unterschieden zwischen der SFC und STPC wird im Abschnitt 4.2 UNTERSCHIEDLICHES SIGNAL-ZU-RAUSCH-VERHÄLTNIS FÜR SFC UND STPC auf Seite 92 Stellung genommen.



**Abb. 3.20:** Beispiele für die STPC<sub>SP</sub> in der EP-Bedingung. **A** In der *fig in*-Bedingung wird nur eine schwache STPC<sub>SP</sub> von  $1,63 \cdot 10^{-2}$  gemessen und es ist kein klares Maximum im Zeit-Frequenz-Fenster erkennbar. **B** In der *fig out*-Bedingung ist die STPC<sub>SP</sub> mit nur  $0,98 \cdot 10^{-2}$  noch kleiner. Auch hier ist keine Struktur sichtbar, die der  $\gamma$ -Spindel eindeutig zugeordnet werden könnte.

In der Abbildung 3.21A werden die SFC<sub>BC</sub>-Populationsdaten gegen die beiden Präsentationsbedingungen aufgetragen (dazu wurde von den gemittelten SFC-Daten der Erwartungswert abgezogen). Fast alle Werte liegen oberhalb der Diagonalen und der Wilcoxon-Test zeigt eine hohe statistische Signifikanz, dass in der *fig in*-Bedingung eine höhere SFC<sub>BC</sub> gemessen wird als in der *fig out*-Bedingung ( $p = 0,004^{**}$ ;  $n = 6$ ). In der Abbildung 3.21B sind die gleichen Daten als Boxdiagramm dargestellt.

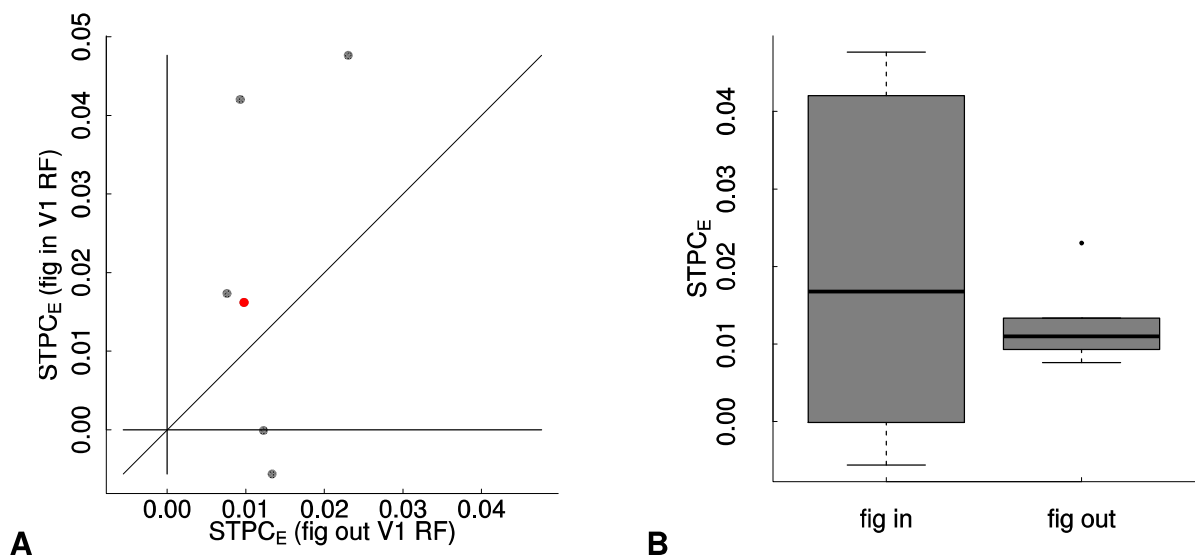




**Abb. 3.21:** SFC<sub>BC</sub> gegen die Bedingungen für die EP aufgetragen. **A** Es wird ein hoch signifikanter Unterschied gemessen ( $p = 0,004^{**}$ ;  $n = 6$ ). Die SFC<sub>BC</sub> ist in der *fig in*-Bedingung höher als in der *fig out*-Bedingung.

**B** Boxdiagramm derselben Daten. Man erkennt, dass sich die beiden Datenpopulationen stärker als bei der PC überlappen (vergleiche Abbildung 3.17B).

Obwohl vier der sechs Werte für die STPC<sub>E</sub> zum Teil deutlich oberhalb der Diagonalen zum Liegen kommen (Abbildung 3.22A), kann der Wilcoxon-Test die Nullhypothese nicht ablehnen ( $p = 0,563^{-}$ ;  $n = 6$ ) und die Mittelwerte der beiden Populationen müssen als statistisch gleich angesehen werden. In der Abbildung 3.22B sind die identischen Daten als Boxdiagramm dargestellt.



**Abb. 3.22:** Darstellung der STPC<sub>E</sub> gegen die Bedingungen *fig in* und *fig out* aufgetragen. **A** Statistisch gibt es zwischen den beiden Bedingungen bei der STPC<sub>E</sub> keinen Unterschied der Mediane ( $p = 0,563^{-}$ ;  $n = 6$ ).

**B** Boxdiagramm der gleichen Daten. Man erkennt wie stark sich der Wertebereich der beiden Datenpopulationen unterscheidet und wie der Median in der *fig in*-Bedingung etwas höher liegt.

Die hier gezeigten Daten zeigen insgesamt eine deutlich stärkere Kohärenz in der *fig in*-Bedingung. Dabei koppeln sowohl die großen (PC) als auch die kleinen Neuronenpopulatio-

nen (STA, SFC und STPC) in V4 an die großen Populationen in V1. Die Kopplung fällt dabei bei der EP schwächer aus als bei der DP, bei der ein Distraktor ignoriert werden muss (vergleiche mit Abschnitt 3.2 INTERAREALE KOHÄRENZEN auf Seite 78).



### 3.1.5 V1-STIMULUSANTWORTEN

Da die beiden untersuchten Areale unterschiedliche Stimuluseigenschaften verarbeiten (ESSEN & GALLANT [1994]) und unterschiedlich stark durch Aufmerksamkeit beeinflusst werden (CARRASCO [2011]), werden sie im Folgenden getrennt behandelt.

Nachdem in Abschnitt 3.1.4.3 STIMULUSANTWORTEN auf Seite 65 gezeigt werden konnte, dass nur die rechte untere Figurensequenz die abgeleitete V1-Neuronenpopulation aktiviert hat, soll nun für die DP – wenn also zwei Stimulussequenzen simultan gezeigt werden – überprüft werden, ob in beiden Aufmerksamkeitsbedingungen wie erwartet eine vergleichbare Stimulusantwort gemessen wird. Da in V1 schon mehrfach ein leichter Aufmerksamkeitseffekt beschrieben wurde (siehe z.B. CHEN & SEIDEMANN [2012]), könnte jedoch eine etwas stärkere Stimulusantwort in der *att in*-Bedingung auftreten.

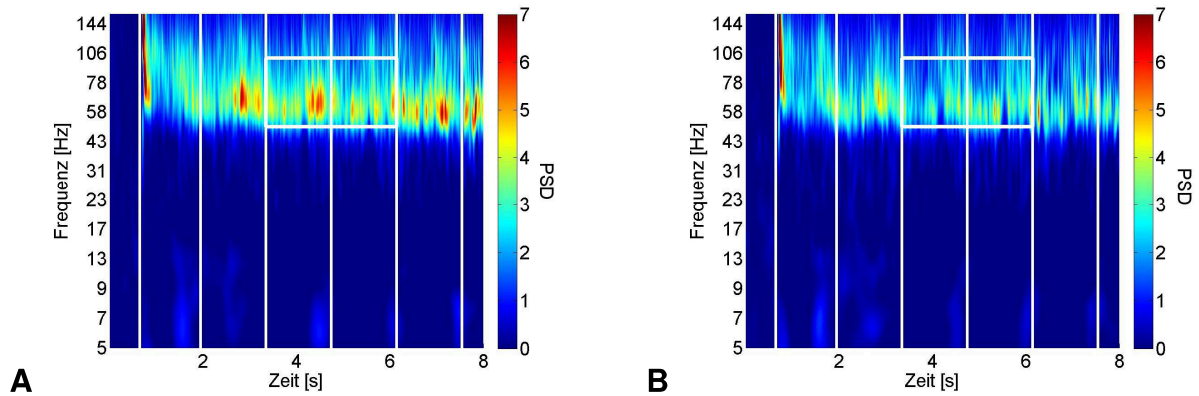
#### 3.1.5.1 BEISPIELERGEBNISSE

Die Beispieldaten für die V1-Stimulusantworten beziehen sich auf die Aufnahmen des Kanals 77 vom 04. Juni 2010 (siehe auch Tabelle B.1 auf Seite 134 bzw. B.2 auf Seite 135). Das Zeit-Frequenz-Fenster für die nPSD-Daten ist entsprechend den Werten der Tabelle 2.5 auf Seite 48 eingezeichnet und in der Abbildung 3.23 auf der gegenüberliegenden Seite als weißes Rechteck gesetzt. In diesem Bereich wurden die Zeit-Frequenz-Werte gemittelt, um einen Wert für den Aufnahmetag und die Aufmerksamkeitsbedingung zu erhalten.

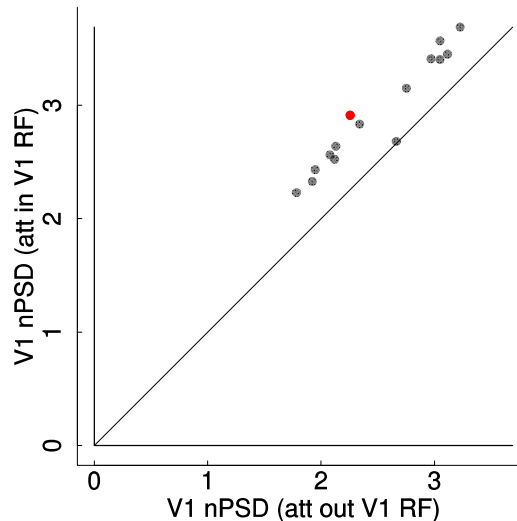
Links (3.23A) ist die Abbildung für die *att in*-Bedingung  dargestellt. Im Vergleich zu der *att out*-Bedingung  (rechts, 3.23B) ist die V1-nPSD im späteren Trialverlauf größer, während sie sich im Trialstart kaum unterscheidet. Die Unterschiede beginnen bei ca. 2,8 s – das ist der Zeitpunkt, wenn es für die Erfüllung der Aufgabe notwendig wird, die gezeigten Figuren mit der erinnerten, initialen Figur zu vergleichen. Es zeigt sich somit in diesem Beispiel ein schwacher Aufmerksamkeitseffekt. Die Populationsanalyse wird das als konsistent bestätigen (siehe Abschnitt 3.1.5.2 POPULATIONSANALYSEN auf dieser Seite).

#### 3.1.5.2 POPULATIONSANALYSEN

Sieht man sich die V1-nPSD in der Population an (siehe Abbildung 3.24 auf der gegenüberliegenden Seite), so erkennt man einen schwachen, aber klar ausgeprägten positiven Aufmerksamkeitseffekt für die *att in*-Bedingung, der sehr signifikant ist ( $p = 6,10 \cdot 10^{-5}$  (\*\*\*) ;  $n = 15$ ). Die Datenpunkte liegen mit einer Steigung von 1,163 nahezu parallel zur Diagonalen und sind im Schnitt um  $0,45 \pm 0,14$  in der *att in*-Kondition größer.



**Abb. 3.23:** **A** Zeit-Frequenz-Darstellung der nPSD im Areal V1 bei attendierter Bedingung (*att in*). Im  $\gamma$ -Band-Bereich erkennt man kurz nach dem Beginn der Präsentation (erste vertikale weiße Linie) einen starken Onset. Nach einem Abfall der neuronalen Stimulusantwort steigt diese rhythmisch im Takt der Morphzyklen (Linie 2–6) wieder an. Die mittlere nPSD im eingezeichneten Zeit-Frequenz-Fenster betrug 2,91.  
**B** Die gleiche Darstellung für die *att out* Bedingung. Die mittlere nPSD ist mit 2,26 kleiner als für die *att in*-Bedingung.



**Abb. 3.24:** Darstellung der Populationsergebnisse für die V1-nPSD. Aufgetragen werden die Stimulusantworten der attendierten Bedingung gegen die der nicht-attendierten Bedingung. Es zeigt sich ein systematischer Unterschied ( $p = 6,10 \cdot 10^{-5}$  (\*\*\*) ;  $n = 15$ ) zu einer stärkeren Stimulusantwort, wenn die Aufmerksamkeit auf dem RF lag, dessen repräsentierende Neuronenpopulation abgeleitet wurde.

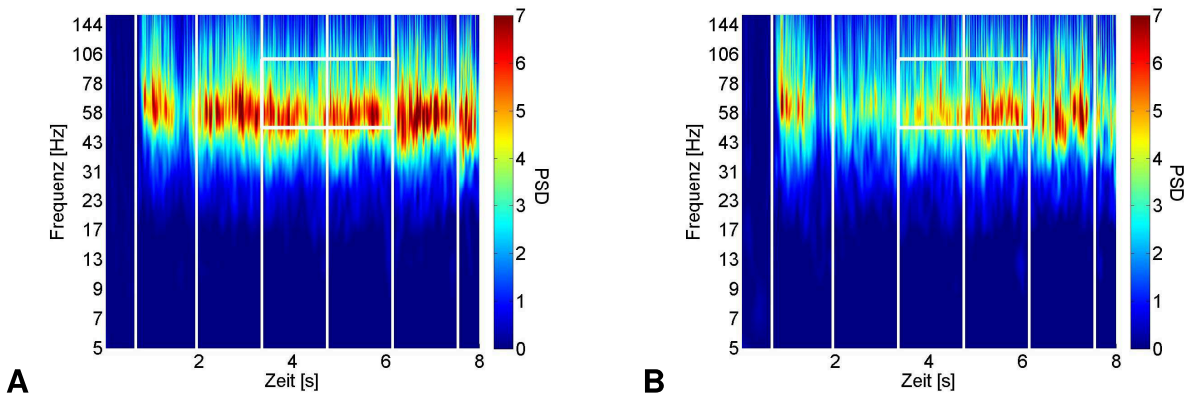
### 3.1.6 V4-STIMULUSANTWORTEN

In der EP wurde eine stärkere Stimulusantwort in V4 gefunden, wenn nur die rechte untere Stimulussequenz gezeigt wurde (*fig in*-Bedingung  $\odot$ , Abschnitt 3.1.4.3 STIMULUSANTWORTEN auf Seite 65). Nun soll anhand der DP-Daten untersucht werden, ob eine vergleichbare Stimulusantwort zwischen den Aufmerksamkeitsbedingungen *att in*  $\odot$  und *att out*  $\odot$  in V4 gemessen werden konnte. Da in beiden Konditionen jeweils eine Stimulussequenz mit Aufmerksamkeit belegt wird, während die andere als Distraktor ignoriert werden musste und die Daten auf die gleichmäßige Aktivierung der abgeleiteten Neuronenpopulationen selektiert wurden, wird kein Unterschied für die LFP- und AP-Daten erwartet.

### 3.1.6.1 BEISPIELERGEBNISSE

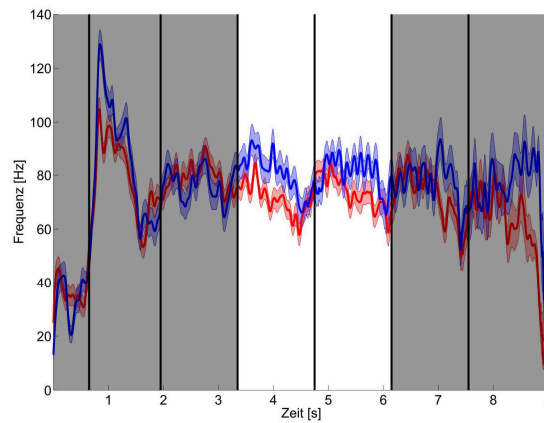
Die gezeigten Beispieldaten für die V4-PSD und PSTH beziehen sich auf die Aufnahmen des Kanals 66 vom 04. Juni 2010 (siehe auch Tabelle B.1 auf Seite 134 bzw. B.2 auf Seite 135). Die Daten verhalten sich ähnlich denen von V1 (Abschnitt 3.1.5 V1-STIMULUSANTWORTEN auf Seite 74), jedoch mit etwas längeren Latenzen. Für die hier erhobenen Daten ergeben sich Werte von 100–150 ms.

Vergleicht man die Zeit-Frequenz-Abbildungen der V4-nPSD der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen (Abbildung 3.25A und B), so ist in dem Beispiel eine stärkere nPSD in der *att in*-Bedingung zu erkennen. Im Gegensatz zu der V1-nPSD zeigt sich der Unterschied schon ab 1,95 s, also mit dem Beginn der Veränderung der initialen Figur. Der Unterschied zeigt sich auch im Mittel über das gewählte Zeit-Frequenz-Fenster; die nPSD liegt bei 3,98 (*att in*) und 3,52 (*att out*).



**Abb. 3.25:** **A** Zeit-Frequenz-Darstellung der nPSD im Areal V4 bei attendierter Bedingung. Die Darstellung folgt der in Abbildung 3.23 auf der vorangegangenen Seite. Im Vergleich mit dem Ergebnis aus dem Areal V1 zeigt die Stimulusantwort höhere Energien. Die über das Zeit-Frequenz-Fenster gemittelte nPSD beträgt 3,98.  
**B** Die gleiche Darstellung für die nicht-attendierte Bedingung. Für die *att out*-Bedingung ergibt sich eine mittlere nPSD von 3,52.

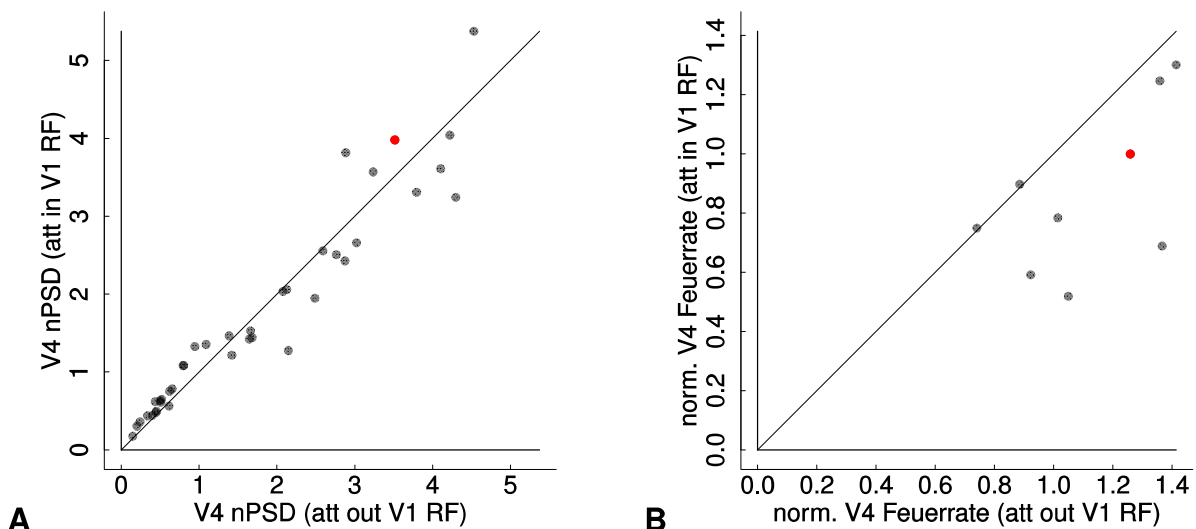
Da in V4 neben den LFP- auch AP-Daten erhoben wurden, konnte die neuronale Stimulusantwort von V4 auch über die Feuerrate gemessen werden. In der Abbildung 3.26 auf der gegenüberliegenden Seite sieht man das entsprechende PSTH, welches die gemittelte MUA-Feuerrate über die Zeit darstellt. Vergleicht man den Kurvenverlauf mit der V4-nPSD im  $\gamma$ -Band-Bereich, so ist eine deutliche Korrelation erkennbar (maximal mit  $r = 0,75$  bei 86,80 Hz für *att in* und 0,70 bei 70,79 Hz für *att out*). Um die Stärke der V4-Stimulusantwort zu bestimmen, wurde über das identische Zeitfenster wie bei den Zeit-Frequenz-Abbildungen gemittelt, also über die Morphzyklen 2–3. Für das Beispiel ergeben sich damit mittlere Feuerraten von 72,82 bzw. 82,28 Hz. Man beachte, dass der Unterschied zwischen den Präsentationsbedingungen bei der V4-nPSD und Feuerrate verschieden ist. In der *att out*-Bedingung feuern die wenigen abgeleiteten Neurone schneller, während die nPSD in dieser Kondition kleiner ist.



**Abb. 3.26:** Darstellung der Feuerraten-Entwicklung in Hertz über die Trialdauer. Es ist ein Onset zu erkennen (Maximum kurz nach dem ersten vertikalen Strich) und eine Sustained-Antwort. Erkennbar zeichnet sich der Morphzyklus in der Feuerrate ab (erhöhte Feuerrate kurz vor der Hälfte der Morphperiode). Über den Morphzyklus 2–3 gemittelt ergibt sich für *att in* (in rot) eine Feuerrate von 72,82 Hz. In der *att out*-Bedingung (in blau) ist ebenfalls der Rhythmus der Morphzyklen zu erkennen. Die mittlere Feuerrate liegt bei 82,28 Hz und ist damit 12,99 % höher als in der *att in*-Bedingung.



### 3.1.6.2 POPULATIONSANALYSEN

In der Abbildung 3.27 sieht man die Populationsdaten der V4-Stimulusantwort im Vergleich der beiden Präsentationsbedingungen. Links in Abbildung 3.27A wird die nPSD gezeigt. Die Selektion der EP-V4-nPSD-Daten auf Gleichheit hat zum gewünschten Ergebnis der Gleichheit der DP-V4-nPSD geführt. Der Wilcoxon-Test, der auf Unterschiede der Mittelwerte testet, erreicht einen p-Wert von 0,98 und ist damit weit von einer möglichen Signifikanz entfernt. Dies ist ein weiterer Beleg für die Erfüllung der Voraussetzungen des Experiments (vergleiche Abschnitt 2.5.5 DATENSELEKTION auf Seite 45).




**Abb. 3.27: A** Darstellung der Populationsergebnisse der V4-nPSD; aufgetragen werden die Stimulusantworten der *att in*- gegen die *att out*-Kondition. Es zeigt sich kein systematischer Unterschied ( $p = 0,984(-)$ ;  $n = 39$ ) zwischen den beiden Präsentationsbedingungen.

**B** Darstellung der relativen Feuerrate in V4. Aufgetragen werden die Feuerraten bei der attendierten Bedingung gegen die nicht-attendierte Bedingung. Es werden höhere relative Feuerraten in der *att out*-Bedingung gemessen. Dieser Unterschied ist signifikant ( $p = 0,020(*)$ ;  $n = 9$ ).


Sieht man sich die nPSTH-Populationsdaten an, so zeigt sich ein anderes Ergebnis. In der Abbildung 3.27B wird deutlich, dass die V4-Neurone im Mittel weniger feuerten, wenn die *att in*-Bedingung  zutraf. Im Schnitt erreicht die Feuerrate bei *att in* nur 74,7 % derer der *att out*-Bedingung ; bei einem p-Wert von 0,020(\*) (n = 9) ist dieser Unterschied signifikant.


### 3.2 INTERAREALE KOHÄRENZEN

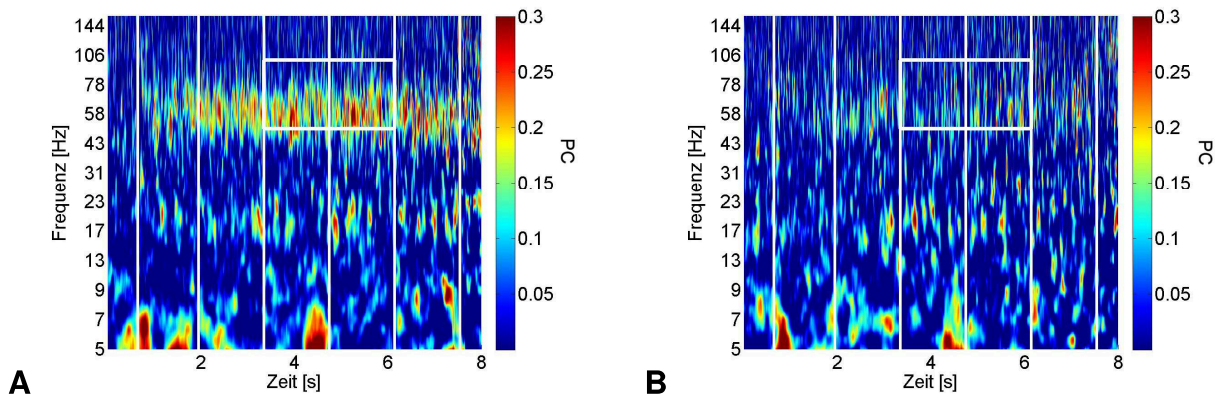
Um die zentrale Fragestellung dieser Arbeit beantworten zu können, ist es notwendig, das Zusammenspiel der beiden untersuchten Areale zu betrachten. Im Folgenden werden als Schwerpunkt der Dissertation die Kohärenzen zwischen Neuronenpopulationen in V1 und V4 quantitativ anhand der PC, SFC und STPC untersucht.

Bei der Analyse der Kopplung zwischen den V1- und V4-Neuronenpopulationen wird aufgrund der Arbeitshypothese erwartet, dass die Neuronenpopulationen in der *att in*-Aufmerksamkeitsbedingung  stärker aneinander koppeln und die Phasenkohärenz dementsprechend größer ist als in der *att out*-Bedingung.

#### 3.2.1 BEISPIELERGEBNISSE

In der Abbildung 3.28A ist die PC<sub>SP</sub>, gemessen als mPVL, über die Zeit und Frequenz dargestellt. Während der Onset bei 650 ms kaum zu erkennen ist, zeigt sich eine Zunahme der PC in der *att in*-Bedingung  im  $\gamma$ -Bereich, der in etwa mit dem Beginn des Morphens startet (bei 1,95 s). Die PC<sub>SP</sub> ist bis zum Trialende erhöht und nur schwach im Rhythmus der Morphzyklen moduliert.

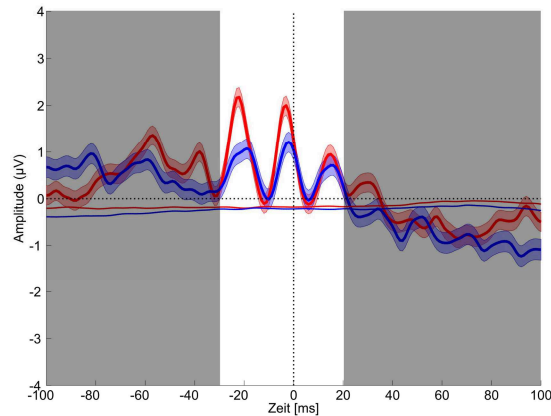
Im Gegensatz dazu zeigt sich in der *att out*-Bedingung , die in der Abbildung 3.28B gezeigt wird, kaum eine erhöhte PC<sub>SP</sub> im  $\gamma$ -Band. Dieser Unterschied wird auch bei der Mittelung über das verwendete und eingezeichnete Zeit-Frequenz-Fenster deutlich: während in der *att in*-Bedingung eine PC<sub>SP</sub> von 0,133 gemessen wird, ist diese in der *att out*-Bedingung mit 0,045 deutlich kleiner.



**Abb. 3.28:** **A** Zeit-Frequenz-Darstellung der PC<sub>SP</sub> zwischen den Neuronenpopulationen in V1 und V4 in der attendierten Bedingung. Die Beschriftung folgt der in Abbildung 3.23 auf Seite 75. Erhöhte PC<sub>SP</sub> zeigt sich im  $\gamma$ -Band-Bereich langsam zunehmend ab dem Präsentationsbeginn (im Mittel über das Analysefenster 0,133). Es ist, wie bei der nPSD, eine leichte Modulation der PC<sub>SP</sub> mit dem Morphzyklus erkennbar. **B** Die gleiche Darstellung für die nicht-attendierte Bedingung. Die PC<sub>SP</sub> ist mit 0,045 deutlich schwächer ausgeprägt als in der attendierten Bedingung.

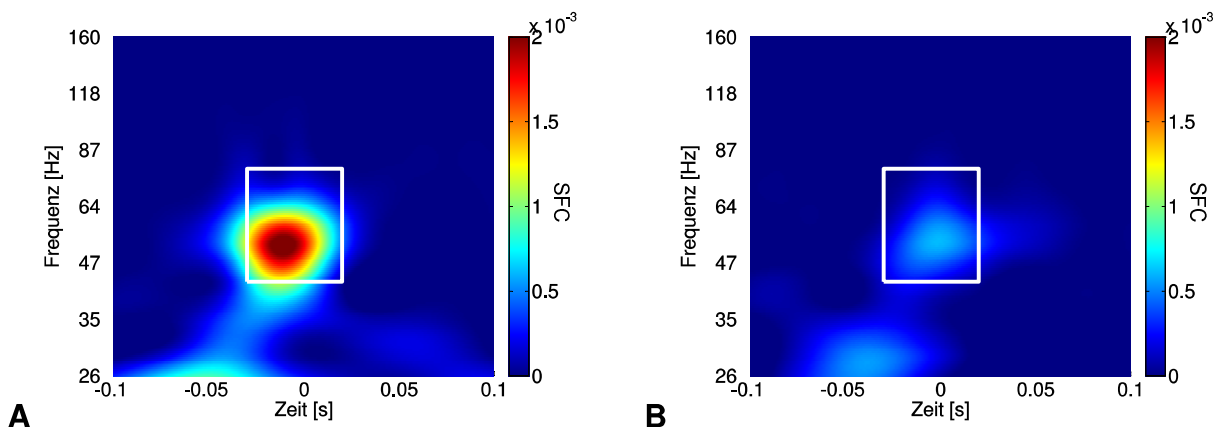
Bevor die Ergebnisse der SFC gezeigt werden, sollen zur Veranschaulichung die dazugehörigen STAs gezeigt werden.

In der Abbildung 3.29 sind zwei solche STAs dargestellt. Es ist eine deutliche  $\gamma$ -Spindel sichtbar, die etwa 40–50 ms vor jedem AP in V4 beginnt und 30–40 ms nach dem AP endet. In der *att in*-Bedingung (in rot) ist die Amplitude der Spindel etwa doppelt so groß, was sich auch im SFC zeigen wird.



**Abb. 3.29:** Darstellung des STA für die attentierte Bedingung (rot). Deutlich ist eine  $\gamma$ -Spindel kurz vor dem AP erkennbar. In der *att out*-Bedingung (blau) ist die  $\gamma$ -Spindel schwächer ausgeprägt und erreicht nur etwa die halbe Amplitude. Die als einfache Linien hinterlegten dazugehörigen SPs zeigt keine solche Struktur.

In der Abbildung 3.30A ist die  $SFC_{SP}$  für die *att in*-Bedingung gezeigt. Man erkennt im  $\gamma$ -Band-Bereich ein Maximum in der  $SFC_{SP}$  kurz vor dem AP (hier spiegelt sich die  $\gamma$ -Spindel des STA wider). Vergleicht man diese Darstellung mit der *att out*-Bedingung (Abbildung 3.30B), so zeigt sich dort deutlich schwächere  $SFC_{SP}$ . Mittelt man über die eingezeichneten Zeit-Frequenz-Fenster, so ergeben sich Werte von  $7,75 \cdot 10^{-4}$  bzw.  $1,79 \cdot 10^{-4}$ .

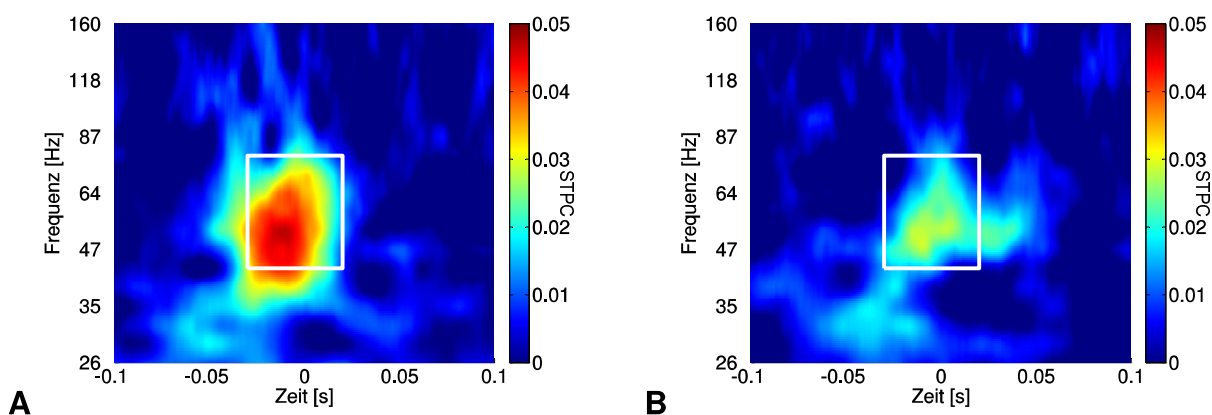


**Abb. 3.30: A** Darstellung des  $SFC_{SP}$  für die attentierte Bedingung. Deutlich ist ein Maximum im  $\gamma$ -Band-Bereich 11 ms vor dem AP erkennbar. Es wird eine mittlere  $SFC_{SP}$  von  $7,75 \cdot 10^{-4}$  erreicht.  
**B** In der *att out*-Bedingung ist im  $\gamma$ -Band-Bereich nur ein sehr schwaches Maximum ausgeprägt. Es wird nur eine  $SFC_{SP}$  von  $1,79 \cdot 10^{-4}$  gemessen.

Vergleichbare Ergebnisse wie die  $SFC_{SP}$  sollte auch die  $STPC_{SP}$  liefern, nur dass hier statt der Energie- die Phaseninformation verrechnet wird. Und in der Tat zeigt sich in der Ab-

bildung 3.31A ein Maximum der  $STPC_{SP}$  im gleichen Zeit-Frequenz-Bereich wie in der Abbildung 3.30A und zeigt, dass es zu einer Phasenkopplung zwischen den V1- und V4-Neuronenpopulationen kommt. Allerdings ist das Maximum weniger scharf umrissen und das Signal-zu-Rausch-Verhältnis schlechter. Wie bei der EP (Abbildung 3.20 auf Seite 72) zeigen sich Unterschiede zwischen den beiden Methoden SFC und STPC, die im Abschnitt 4.2 UNTERSCHIEDLICHES SIGNAL-ZU-RAUSCH-VERHÄLTNIS FÜR SFC UND STPC auf Seite 92 näher besprochen werden.

In der Abbildung 3.31B ist die  $STPC_{SP}$  der *att out*-Bedingung gezeigt. Es ist ein deutlich schwächeres Maximum als in der *att in*-Kondition zu erkennen. Die gemittelten Werte sind 0,030 bzw. 0,015. Man beachte, dass diese (ST)PC-Werte deutlich schwächer ausfallen als bei der herkömmlich verwendeten PC (siehe hierzu Abbildung 3.28A und B).



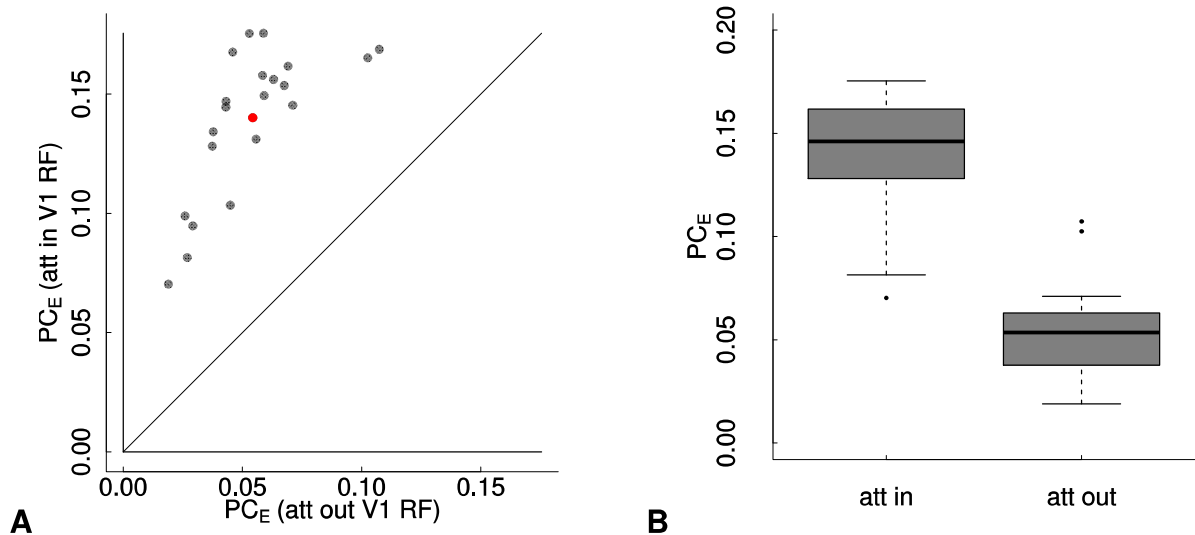
**Abb. 3.31:** **A** Darstellung der korrigierten  $STPC_{SP}$  für die attendierte Bedingung. Deutlich ist ein Maximum im  $\gamma$ -Band-Bereich 11 ms vor dem AP erkennbar. Über das weiße Rechteck gemittelt ergibt sich ein Wert von 0,030.  
**B** In der *att out*-Bedingung ist im  $\gamma$ -Band-Bereich ein schwächeres Maximum ausgeprägt (gemittelt 0,015).

### 3.2.2 POPULATIONSANALYSEN

In der Abbildung 3.32A sind die  $PC_E$ -Daten gegen die Aufmerksamkeitsbedingungen aufgetragen. Man sieht deutlich die höhere  $PC_E$  in der *att in*-Bedingung. Die Mittelwerte sind hoch signifikant verschieden ( $p = 4,77 \cdot 10^{-7} \langle *** \rangle$ ;  $n = 22$ ). Die Abbildung 3.32B zeigt die gleichen Daten als Boxdiagramm und macht deutlich, wie wenig sich die beiden Verteilungen der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen überlappen. Im Schnitt (Median) ist die  $PC_E$  um den Faktor 2,73 größer. Der starke Aufmerksamkeitseffekt zeigt als Hauptergebnis dieser Dissertation, dass die Interaktion zwischen den Neuronenpopulationen in V1 und V4, gemessen als die mPVL, durch gerichtete Aufmerksamkeit moduliert wird.

In der *att out*-Bedingung  $\odot$  ist die PC deutlich schwächer und liegt dabei zwischen den Werten für die *fig in*-  $\odot$  und *fig out*-Kondition  $\odot$  bei nur einer gezeigten Figurensequenz ohne Konkurrenz (EP, siehe Abbildung 3.17 auf Seite 70).

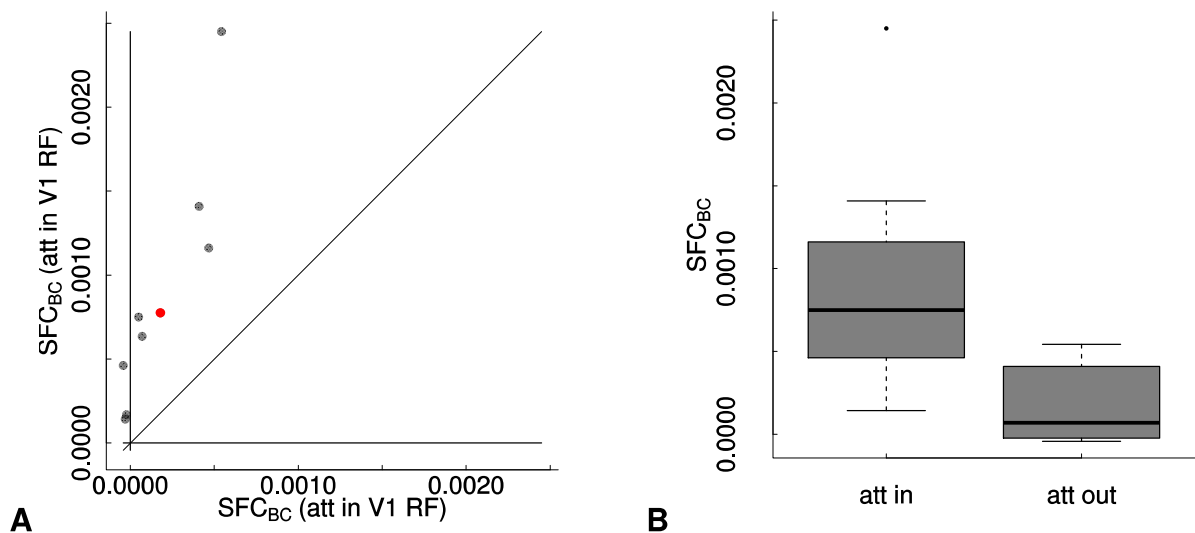




**Abb. 3.32: A** Darstellung der  $PC_E$  zwischen den Neuronenpopulationen in V1- und V4. Aufgetragen werden die Kohärenzen bei der attendierten Bedingung gegen die nicht-attendierte Bedingung. Es zeigt sich ein hoch signifikanter Unterschied ( $p = 4,77 \cdot 10^{-7}$  (\*\*\*) ;  $n = 22$ ) zu mehr  $PC_E$ , wenn die Aufmerksamkeit auf dem RF der abgeleiteten V1-Neuronenpopulation lag.

**B** Boxdiagramm der gleichen Datenpopulation. Die Mediane der Daten sind für *att in* 0,146 und für *att out* 0,054, was einem Faktor von 2,73 entspricht.

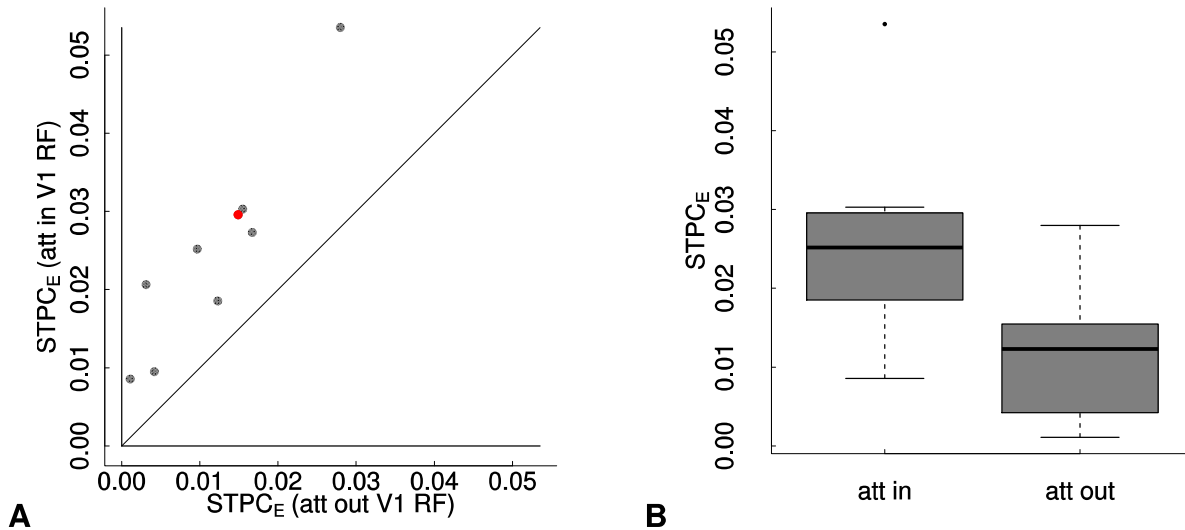
Entsprechend sind die  $SFC_{BC}$ -Daten in der Abbildung 3.33A und B aufgetragen. Es zeigt sich ein sehr starker Aufmerksamkeitseffekt, der den der  $PC_E$  sogar noch übersteigt und trotz der geringeren Datenmenge statistisch sehr signifikant ist ( $p = 0,004$  (\*\*);  $n = 9$ ). Vergleicht man die Mediane, so ergibt sich ein Faktor von 10,70, jedoch überlappen die Verteilungen stärker. Die  $SFC$  wird durch die Aufmerksamkeit deutlich moduliert.



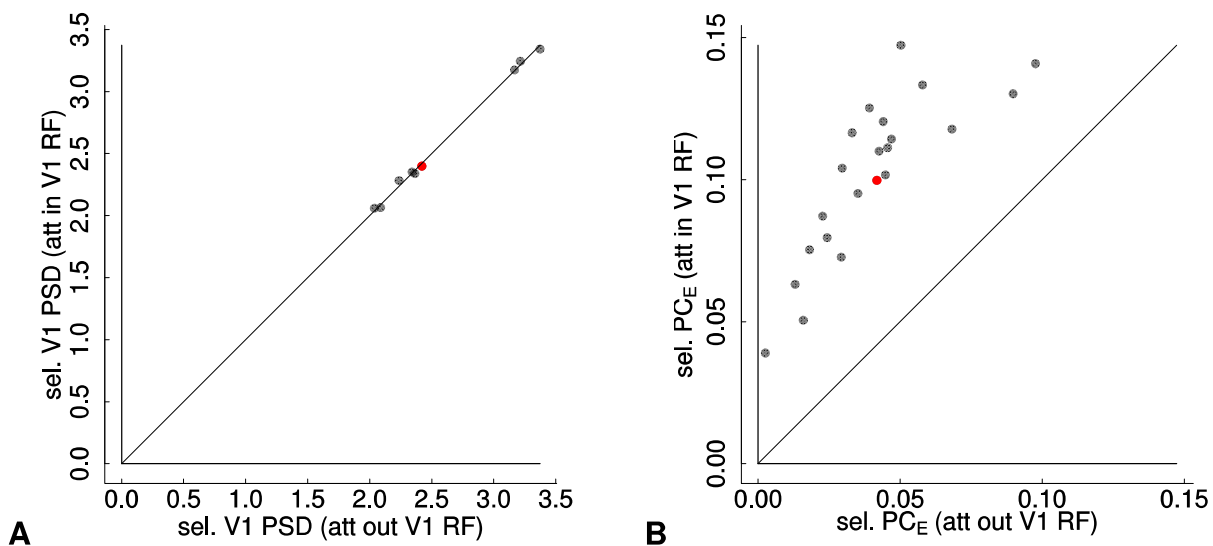
**Abb. 3.33: A** Darstellung der  $SFC_{BC}$  zwischen APs in V4 und dem LFP in V1. Aufgetragen werden die Werte bei der attendierten Bedingung gegen die nicht-attendierte Bedingung. Es zeigt sich ein sehr signifikanter Unterschied ( $p = 0,004$  (\*\*);  $n = 9$ ) zu höheren Werten, wenn die Aufmerksamkeit auf dem abgeleiteten RF lag.

**B** Das Boxdiagramm zeigt die nur leichte Überlappung der beiden Verteilungen. Die Mediane betragen für die *att in*-Bedingung  $7,50 \cdot 10^{-4}$  bzw. für *att out*  $7,01 \cdot 10^{-5}$ . Die beiden Mediane unterscheiden sich daher um den Faktor 10,70.

Als letztes werden die Populationsdaten der  $STPC_E$  gezeigt. In der Abbildung 3.34A sieht man vergleichbare Ergebnisse wie bei der  $PC_E$  und  $SFC_{BC}$ . In der *att in*-Bedingung werden höhere  $STPC_E$ -Werte gemessen (das Verhältnis der Mediane liegt bei 2,050) und das bei gleich großer Irrtumswahrscheinlichkeit wie bei der  $SFC_{BC}$  ( $p = 0,004^{**}$ ). Das Boxdiagramm in der Abbildung 3.34B zeigt ein etwa gleich starkes Überlappen wie bei der  $SFC_{BC}$ .



**Abb. 3.34:** **A** Darstellung der  $STPC_E$  zwischen APs in V4 und dem LFP in V1. Aufgetragen werden die Werte bei der attendierten Bedingung gegen die nicht-attendierte Bedingung. Es zeigt sich ein signifikanter Unterschied ( $p = 0,004^{**}$ ;  $n = 9$ ) zu höheren Werten, wenn die Aufmerksamkeit auf dem RF der abgeleiteten V1-Neuronenpopulation lag.  
**B** Das Boxdiagramm der  $STPC_E$  zeigt die Verteilung der Daten der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen. Die Mediane unterscheiden sich bei Werten von 0,025 und 0,012 um den Faktor 2,05.



**Abb. 3.35:** **A** Darstellung der auf gleiche Stimulusantworten reduzierten V1-PSD gegen die Aufmerksamkeitsbedingungen. Es ist kein Unterschied zwischen den beiden Populationen mehr nachweisbar ( $p = 1,00(-)$ ;  $n = 9$ ).  
**B** Die daraus folgenden PC-Populationsdaten zeigen immer noch einen starken Aufmerksamkeits-effekt ( $p = 4,768 \cdot 10^{-7}^{***}$ ;  $n = 22$ ).

Zusammenfassend kann man feststellen, dass sowohl die LFP-LFP-Kohärenz (PC) als auch die AP-LFP-Kohärenzen (SFC, STPC) die qualitativ gleichen Ergebnisse zeigen. Wenn die Aufmerksamkeit auf den Stimulus in dem V1-RF gerichtet wird, dessen Neuronenpopulation abgeleitet wird, führt sie zu einer deutlich höheren interarealen Kohärenz zwischen dieser V1-Population und der V4-Population als wenn die Aufmerksamkeit auf den anderen Stimulus gerichtet wird.

### 3.3 KOHÄRENZ BEI ANGEGLICHENER V1-STIMULUSANTWORT


In der PC zwischen den  $\gamma$ -Band-Aktivitäten der LFP in V1 und V4 wurde ein deutlicher Aufmerksamkeitseffekt gefunden (Abbildung 3.32 auf Seite 81). Die Kohärenz wurde aus V1- und V4-Trials ermittelt, indem der Phasendifferenzvektor berechnet wurde. Die V4-PSD-Daten zeigen ihrerseits keinen Unterschied zwischen den Präsentationsbedingungen (Abbildung 3.27 auf Seite 77). Bei den V1-PSD-Daten sieht das jedoch anders aus. Hier zeigt sich ein kleiner, aber klarer Aufmerksamkeitseffekt (Abbildung 3.24 auf Seite 75). Um die Frage beantworten zu können, ob der in der PC gefundene Aufmerksamkeitseffekt nur auf dem in der V1-PSD beruht, wurde die Datenauswertung modifiziert und nur Trials vergleichbarer V1-PSD für die Berechnung verwendet (siehe Abschnitt 2.5.5.1 ANGEGLICHENE V1-AKTIVITÄT auf Seite 48 für die genaue Prozedur). In der daraus entstehenden Abbildung 3.35A sieht man infolgedessen keinen Aufmerksamkeitseffekt für die V1-PSD mehr ( $p = 1,00(-)$ ;  $n = 9$ ). Trotz der ausschließlichen Nutzung der Trials mit vergleichbarer V1-PSD, zeigt die Abbildung 3.35B jedoch immer noch eine starke Modulation der Kohärenz durch Aufmerksamkeit zwischen Neuronenpopulationen in V1 und V4 ( $p = 4,77 \cdot 10^{-7} (***)$ ;  $n = 9$ ). Die Phasenkohärenz der angeglichenen V1-Aktivität ist zwar nur leicht, aber hoch signifikant, schwächer (*att in*:  $-0,0389 \pm 0,0098$ ;  $p = 4,76 \cdot 10^{-7} (***)$ ; *att out*:  $-0,0132 \pm 0,0044$ ;  $p = 4,76 \cdot 10^{-7} (***)$ ; beide  $n = 22$ ; gesamt:  $-0,0198 \pm 0,0144$ ;  $p = 1,14 \cdot 10^{-13} (***)$ ;  $n = 44$ ) als bei der Verwendung aller Trials. Die PC geht durch die Trialsektion auf  $72,0 \pm 13,5$  % zurück.

### 3.4 PHASENWINKELDIFFERENZEN

Um genauere Aussagen zu der Interaktion zwischen den V1- und V4-Neuronenpopulationen machen zu können, sind hier Ergebnisse zu den Phasenwinkeldifferenzen aufgelistet. Da diese Daten als Winkel vorliegen, werden im Folgenden Berechnungen und statistische Tests für zirkuläre Daten verwendet.

Die Tabelle 3.3 auf der folgenden Seite zeigt die mittlere Phasenwinkeldifferenz zwischen V1 und V4, gemessen als PC und STPC. Da sich die Phasenwinkeldifferenz in den PC-Daten mit der Frequenz kontinuierlich verschiebt, wurde hierfür die Frequenz der stärksten Phasenkohärenz in den STPC-Daten im Zeit-Frequenz-Fenster gewählt (siehe Tabelle 2.5 auf Seite 48). Zur Berechnung der PC-Werte wurde daher bei der Frequenz 52,14 Hz über die zwei untersuchten Morphzyklen die mittlere Phasenwinkeldifferenz für jedes V1-V4-Paar ermittelt und dann der

mediane Wert ( $\Delta\phi$ ) selektiert und die zirkuläre Standardabweichung<sup>(8)</sup> berechnet. Mit dem Watson-Williams-Test für Homogenität von Mittelwerten (*att in*  $165,74 \pm 0,67^\circ$  bzw. *att out*  $178,11 \pm 0,64^\circ$ ;  $n = 39$ ; siehe ZAR [1999], Kapitel 27, Seite 625ff. für den Test) wurde für die beiden Aufmerksamkeitsbedingungen ein p-Wert von  $0,16\langle-\rangle$  ( $n = 39$ ) ermittelt. Damit ist es unwahrscheinlich, dass es einen systematischen Unterschied in den Phasenwinkeldifferenzen zwischen den beiden Aufmerksamkeitsbedingungen gibt: Über die Aufnahmezeit hinweg lassen sich die mittleren Phasenwinkeldifferenzen der Aufmerksamkeitsbedingungen nicht unterscheiden. Die Daten werden daher im Folgenden zusammen behandelt.

Ein Unterschied zeigte sich in den PC-Phasenwinkeldaten aber: durch die Aufmerksamkeit ändert sich nicht der relative Phasenwinkel zwischen den V1- und V4-Neuronenpopulationen, sondern wie zu erwarten die Streuung an den jeweiligen Tagen ( $p = 1,29 \cdot 10^{-10}\langle***\rangle$ ;  $n = 39$ ). In der *att out*-Bedingung  ist die Standardabweichung um den Faktor 4,66 größer (*att in*  $0,26 \pm 0,58^\circ$  bzw. *att out*  $1,89 \pm 0,87^\circ$ ;  $n = 39$ ) und spiegelt damit die PC-Ergebnisse wieder<sup>(9)</sup>.

**Tab. 3.3:** Phasenwinkeldifferenzen  $\Delta\phi$  bei 52,14 Hz zwischen dem V1-LFP, V4-LFP und den V4-APs auf der Grundlage unterschiedlicher Messgrößen. Der Rayleigh-Test überprüft die Verteilung der Winkel auf Uniformität (Gleichverteilung ohne gerichtete Gruppierung; siehe ZAR [1999], Kapitel 27, Seite 616ff.). Ein p-Wert kleiner 0,05 widerlegt mit entsprechender Irrtumswahrscheinlichkeit die Uniformität der Phasenwinkeldifferenzen.

$\Delta\phi$ -Bezeichnung	$\Delta\phi$ [°]	Datenmenge	Rayleigh [p]
PC <sub>V1,V4</sub>	$176,90 \pm 0,67$	$n = 39$	$0,000\langle***\rangle$
STPC <sub>V1,V4</sub>	$38,60 \pm 1,54$	$n = 9$	$0,441\langle-\rangle$
STPC <sub>V4,V4</sub>	$133,41 \pm 0,82$	$n = 9$	$0,007\langle**\rangle$
Summe STPC <sub>V1,V4</sub> +STPC <sub>V4,V4</sub>	$165,43 \pm 1,12$	$n = 9$	$0,073\langle\cdot\rangle$

In der Abbildung 3.36 auf der gegenüberliegenden Seite ist eine schematische Darstellung der Messgrößen aus Tabelle 3.3 gegeben. Mit PC<sub>V1,V4</sub> ist die Phasenwinkeldifferenz  $\Delta\phi$  bezeichnet, wie sie die PC-Berechnung ergibt. Dabei wurden aus dem Bereich der zwei untersuchten Morphzyklen für die selektierte Frequenz über die Phasenwinkeldifferenzen gemittelt und der mediane Winkel und die zirkuläre Standardabweichung über alle V1-V4-Paare berechnet. Dies gibt die Phasenwinkeldifferenz zwischen dem V1-LFP und dem V4-LFP wieder. Diese Daten besitzen die geringste Streuung und beruhen auf der größten Datenmenge ( $n = 39$ ). Der Rayleigh-Test spricht gegen die Uniformität der Daten und damit für eine Konstanz der Winkel über den Ableitzeitraum.

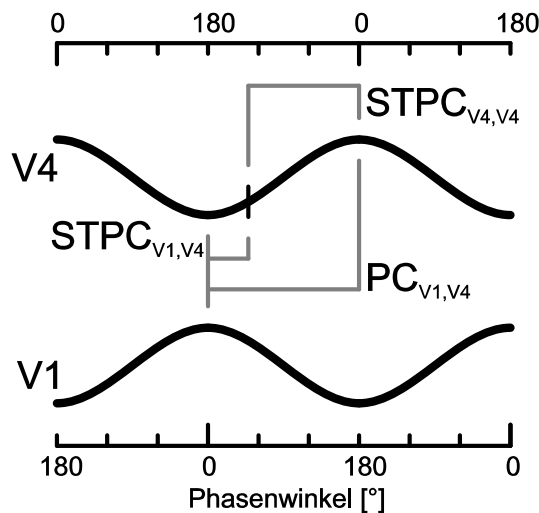
<sup>(8)</sup> Laut R-Dokumentation nach MARDIA [1972], Kapitel 26.5, Seite 617 implementiert.

<sup>(9)</sup> Die gerade besprochenen Unterschiede in der Standardabweichung sind nicht zu verwechseln mit den in Tabelle 3.3 genannten Werten. In der Tabelle wird die Standardabweichung der für jeden Tag ermittelten mittleren Phasenwinkeldifferenz gezeigt (und damit gezeigt, dass diese Winkel nur wenig über den Aufnahmezeitraum schwanken). Der Unterschied zeigt sich jedoch, wenn man die Phasenwinkeldifferenzen innerhalb des definierten Zeit-Frequenz-Fensters eines Tages betrachtet und die zweimal 39 Werte statistisch vergleicht. Wie erwartet zeigen also die Phasenwinkeldifferenzen in der *att out*-Kondition eine größere Streuung und eine schlechtere Kohärenz.

Die Phasenwinkeldifferenz  $STPC_{V1,V4}$  zwischen dem V1-LFP und den V4-APs werden über die STPC-Daten ermittelt ( $n = 9$ ). V4 feuert die meisten APs im Mittel etwa  $40^\circ$  nach dem Maximum der V1- $\gamma$ -LFP-Spindel. Das jedoch nicht zuverlässig. Es wird hier die größte Standardabweichung<sup>(10)</sup> gemessen und das Ergebnis des Rayleigh-Tests spricht für eine gleichmäßige Verteilung der Phasenwinkeldifferenzen.

Für die Phasenwinkeldifferenz  $STPC_{V4,V4}$  zwischen dem V4-AP und dem V4-LFP sieht die Datenlage klarer aus (ebenfalls  $n = 9$ ). Hier zeigt der Rayleigh-Test eine signifikante Abweichung von der Uniformität an. Die meisten APs werden in V4 noch vor dem Maximum des LFP gefunden.

Wie in Abbildung 3.36 zu sehen, sollte die Summe der Phasenwinkeldifferenzen  $STPC_{V1,V4}$  und  $STPC_{V4,V4}$  mit der von  $PC_{V1,V4}$  übereinstimmen. Dies ist in etwa der Fall: Es gibt keinen statistischen Unterschied zwischen den beiden Datenpopulationen der PC- und  $STPC_{V4,V4} + STPC_{V1,V4}$ -Phasenwinkeldifferenzen ( $p = 0,83(-)$ ;  $n = 39$  bzw. 9) bei einer Winkel-differenz von  $11,46^\circ$ .



**Abb. 3.36:** Schematische Darstellung der Phasenwinkeldifferenzen zwischen Neuronenpopulationen in V1 und V4. Aus den PC-Daten lässt sich die Phasenwinkeldifferenz zwischen dem V1-LFP und V4-LFP berechnen.

Die  $STPC_{V1,V4}$ -Daten lassen Rückschlüsse auf die Phasenwinkeldifferenz zwischen dem V1-LFP und den V4-APs zu, während die  $STPC_{V4,V4}$ -Daten diese zwischen dem V4-LFP und den V4-APs berechnete. Addiert sollten sie mit der aus den  $PC_{V1,V4}$ -Daten bestimmten Phasenwinkeldifferenz übereinstimmen.

<sup>(10)</sup> Die zirkuläre Standardabweichung fällt aufgrund der unterschiedlichen Berechnung kleiner als die normale Standardabweichung aus. Obwohl der Wert mit 1,54 sehr klein ist, zeigt der Rayleigh-Test, dass nicht von einer systematischen Ausrichtung der Winkel ausgegangen werden kann. Zum Vergleich: Der Wert der normalen Standardabweichung würde  $118,4^\circ$  betragen.

### 3.5 ZUSAMMENFASSUNG

Für einen Überblick sind in der Tabelle 3.4 alle Ergebnisse noch einmal in Kurzform aufgelistet. Die Kontrollen zeigen, dass die Voraussetzungen bis auf die V4-Feuerraten der DP für das Experiment erfüllt sind.

**Tab. 3.4:** Zusammenfassung der Ergebnisse sowohl für die EP als auch für die DP. Angegeben ist auch deren Bedeutung, die im nächsten Kapitel im Rahmen der Diskussion ausgeführt wird.

Daten	Beobachtung	Bedeutung
<b>Kontrollen</b>		
RF-Karten (Kap. 3.1.1)	Anhand des Beispiels wird gezeigt, wie das abgeleitete V1-RF in dem V4-RF und relativ zu den gezeigten Figurpositionen liegt.	Die Lage der RFs zu den Stimuli war wie geplant.
Augenpositionen (Kap. 3.1.2)	Signifikanter, aber vernachlässigbarer Unterschied zwischen den zwei Aufmerksamkeitsbedingungen.	Es ist keine Beeinflussung der Daten aufgrund der unterschiedlichen mittleren Augenposition zu erwarten.
Figurfüllung (Kap. 3.1.3)	Die Figurfüllung beeinflusst die Aktivität der Areale V1 und V4 signifikant, aber nicht deren Kohärenz. Die Performance ist bei den gefüllten Figuren etwas besser, die Reaktionszeiten aber etwas langsamer.	Die beiden Datenpopulationen können zusammen analysiert werden, auch wenn es kleine Unterschiede zwischen den Daten gibt.
Verhaltensdaten (Kap. 3.1.4.1)	75 % richtige Antworten, 9 % Earlys, 15 % Lates und 38 % Augenfehler.	Das Versuchstier bewältigt die Aufgabe sicher und sie erfordert Aufmerksamkeit.
<b>Einzelpräsentation</b>		
Performance (Tab. 3.2)	Performance ist in der EP etwas besser; Unterschiede gibt es vor allem in den Präsentationsbedingungen.	Wenn nur eine Figurensequenz gezeigt wird, macht das Versuchstier etwas weniger Fehler.
Reaktionszeiten (Abb. 3.6)	Die Reaktionszeiten sind minimal, aber signifikant unterschiedlich.	Das Versuchstier antwortet in der EP marginal langsamer.
V1 PSD (Abb. 3.12)	Praktisch keine Stimulusantwort bei <i>figout</i> -Bedingung (wenn nur linke Figurensequenz gezeigt wird), klare Stimulusantwort bei <i>figin</i> .	Die abgeleitete V1-Neuronenpopulation wird wie gefordert von einem Stimulus aktiviert, der andere erzeugt keine Stimulusantwort.
V4 PSD (Abb. 3.14)	Die abgeleitete V4-Neuronenpopulation wurde nicht von beiden Figurensequenzen gleich stark aktiviert. Im Mittel aktiviert der rechte Stimulus die V4-Neurone um das 1,18fache stärker.	Durch die Datenselektion werden zu starke Abweichungen verhindert. Die Anforderung an das Experiment von möglichst gleicher Aktivierung kann eingehalten werden.
V4 PSTH (Abb. 3.15B)	Im Schnitt vergleichbare Aktivierung der V4-Seite durch separate Stimulation durch die beiden Figurensequenzen.	Die abgeleitete V4-Neuronenpopulation wurde wie gefordert von beiden Stimulussequenzen gleich stark aktiviert.
PC (Abb. 3.17)	Mehr PC bei <i>figin</i> -Bedingung.	Kohärenz trotz fehlender Konkurrenz.
SFC (Abb. 3.21)	Mehr SFC bei <i>figin</i> -Bedingung.	Kohärenz trotz fehlender Konkurrenz.
STPC (Abb. 3.22)	Sehr breite Verteilung in der <i>figin</i> -Bedingung mit dem Trend zu mehr STPC in eben dieser Kon-dition.	Möglicherweise Kohärenz trotz fehlender Konkurrenz.
<b>Duale Präsentation</b>		
V1 PSD (Abb. 3.24)	Etwas stärkere Stimulusantwort bei <i>att in</i> -Bedingung.	Leichter V1-Aufmerksamkeitseffekt.
V4 PSD (Abb. 3.27A)	Kein signifikanter Unterschied zwischen den Aufmerksamkeitsbedingungen.	V4 wird von beiden Figurensequenzen gleich stark aktiviert.
V4 PSTH (Abb. 3.27B)	Höhere Feuerraten bei <i>att out</i> -Bedingung.	Auf MUA-Ebene ungleiche V4-Aktivierung; nicht wie in der EP.
PC (Abb. 3.32)	Höhere PC bei <i>att in</i> -Bedingung.	Kohärenz wird erwartungsgemäß moduliert (LFP <sub>Phase</sub> -LFP <sub>Phase</sub> ).
SFC (Abb. 3.33)	Höhere SFC bei <i>att in</i> -Bedingung.	Kohärenz wird erwartungsgemäß moduliert (LFP <sub>Aktivität</sub> -AP <sub>Zeitpunkt</sub> ).
STPC (Abb. 3.34)	Höhere STPC bei <i>att in</i> -Bedingung.	Kohärenz wird erwartungsgemäß moduliert (LFP <sub>Phase</sub> -AP <sub>Zeitpunkt</sub> ).

## 4 DISKUSSION

Das Hauptaugenmerk dieser Dissertation liegt auf der Selektion der verhaltensrelevanten Information durch Modulation der Kohärenz zwischen den Neuronenpopulationen in V1 und V4 in Abhängigkeit von selektiver Aufmerksamkeit. Gemessen und quantifiziert wurden die Kohärenz mittels der PC, SFC und STPC.

Nach den Hauptergebnissen werden die Kontrolldaten diskutiert und untersucht, ob alle Voraussetzungen für das zentrale Experiment und die Analyse der erhobenen Daten sowie die richtige Interpretation derselbigen gegeben sind.

### 4.1 EINFLUSS VON AUFMERKSAMKEIT AUF INTERAREALE KOHÄRENZEN

Die Ergebnisse haben gezeigt, dass mit der Ausrichtung der Aufmerksamkeit die Phasenkopplung zwischen Neuronenpopulationen in V1 und V4 moduliert wird. Die PC zeigt dies für große Nervenzellpopulationen (LFP-LFP-Interaktionen; Abbildung 3.32 auf Seite 81) ebenso, wie die SFC und STPC es als LFP-AP-Interaktionen für gemischte Populationsgrößen zeigen (Abbildung 3.33 auf Seite 81 und 3.34 auf Seite 82). Die Kopplung im  $\gamma$ -Band-Bereich ist deutlich stärker zwischen V4 und der V1-Nervenzellpopulation, die den verhaltensrelevanten und attendierten Stimulus repräsentiert. Sie ist nur schwach zwischen derselben V4-Neuronenpopulation und der V1-Population, die den nicht verhaltensrelevanten und daher nicht-attendierten Stimulus repräsentiert.

Die Ausrichtung der Aufmerksamkeit auf einen der beiden Stimuli führt also zu einer deutlichen Erhöhung der interarealen Kohärenz und mutmaßlich zu einem besseren Informationstransfer von V4 und dessen Eingangsgruppe von V1, in deren RF der Stimulus liegt (GROTHE ET AL. [2013]).

Das konnte nicht nur für die Interaktion großer Populationen miteinander gezeigt werden (PC-Daten), sondern auch für die Interaktionen von nur wenigen Zellen in V4 (MUA) mit großen Populationen in V1, wie es die SFC- und STPC-Daten deutlich zeigen. Dadurch kann auch ein anderer möglicher Erklärungsansatz ausgeschlossen werden: Der geht davon aus, dass V4 unterschiedliche Populationen von Nervenzellen enthält, die jeweils ausschließlich Eingang von einer spezifisch mit ihnen verschalteten V1-Population erhalten. Einzelne V4-Neurone erhalten also nur Eingang von einer V1-Neuronenpopulation. Selektive Aufmerksamkeit würde in diesem Fall die Aktivität der einzelnen Populationen modulieren. Da durch die SFC- und STPC-Daten in der EP gezeigt werden kann, dass einzelne V4-Zellen Eingang von beiden (die Stimuli repräsentierende) V1-Populationen haben und diese anatomische Verbindung in ihrer Kopplungsstärke durch Aufmerksamkeit moduliert werden kann, kann ein solches selektive Verbindungsmodell der hier gezeigten Modulation der interarealen Korrelation nicht zugrunde liegen (GROTHE ET AL. [2012]). Dieses selektive Verbindungsmodell konnte anhand der von BOSMAN ET AL. [2012] publizierten Daten nicht ausgeschlossen

werden, die die Phasenkohärenz nur zwischen LFP-Daten in V1 und V4, und damit zwischen größeren Neuronenpopulationen, berechneten.

Die hier gezeigten Ergebnisse legen also nahe, dass selektive Aufmerksamkeit die effektive Konnektivität zwischen einzelnen oder wenigen Neuronen moduliert und diese mittels der interarealen Kohärenz gemessen wurde.

Der durch die gezeigten Daten unterstützte Mechanismus könnte erklären, wie Zellen in V4 selektiv auf einen attendierten Reiz antworten können, obwohl ein zweiter, nicht-attendierter Reiz im gleichen RF vorhanden ist, wie es die bekannten Studien von MORAN & DESIMONE [1985], TREUE & MAUNSELL [1996], CHELAZZI ET AL. [1998] und REYNOLDS ET AL. [1999] zeigen. Die Kopplung von V4 zur V1-Eingangspopulation, die den nicht-attendierten Reiz verarbeitet, ist dabei so schwach, dass die V4-Neurone auf diesen Eingang kaum antworten. Wenn nun alle Bereiche eines RF bis auf den relevanten ineffektiv werden, schrumpft das RF effektiv um den attendierten Reiz, wie es auch schon häufiger beschrieben wurde (REYNOLDS ET AL. [1999], WOMELSDORF ET AL. [2006a]).

Die Kopplung zwischen Neuronenpopulationen in V1 und V4 hängt dabei vom Rhythmus der neuronalen Aktivität ab. Sobald die zwei Neuronengruppen im gleichen Rhythmus feuern und sich dabei gegenseitig<sup>(1)</sup> im optimalen Zeitfenster erregen, kann die Information von der zweiten, nicht-attendierten Eingangsgruppe, V4 kaum noch beeinflussen, da die APs meist zu einem nicht oder nur schwach treibbaren Moment die V4-Population erreichen (FRIES [2005]).

Wichtig ist zu erwähnen, dass die Modulation dieser interarealen Kopplung auf einer Zeitskala von wenigen hundert Millisekunden an die erforderlichen Bedingungen – wie veränderter Verhaltensrelevanz der Stimuli – angepasst werden kann (FRIES [2005], MÜLLER ET AL. [1998], MÜLLER [2008], GREGORIOU ET AL. [2012]). Dies ist notwendig, um schnell auf neue oder veränderte Reize in einer komplexen Umwelt reagieren zu können.

Neben experimentellen Hinweisen für die Modulation der interarealen Kopplung gibt es auch theoretische Arbeiten, die einen dynamisch veränderbaren Kopplungsmechanismus mittels der interarealen  $\gamma$ -Phasenkohärenz erfolgreich modellieren konnten (TIESINGA & SEJNOWSKI [2010], BIBBIG ET AL. [2002]). Durch Nachbildung der Neuronenpopulationen und deren Simulation im Computer können die zugrundeliegenden Mechanismen leichter als im lebenden Organismus untersucht werden (unter der Voraussetzung, dass die Nachbildung alle wesentlichen Komponenten enthält). Beide Modelle bauen auf inhibitorischen und exzitatorischen Neuronen und deren angenommenen Wechselwirkungen auf (vergleiche FRIES ET AL. [2007]). BIBBIG ET AL. [2002] untersuchten insbesondere die Interaktionen entfernter Neuronenpopulationen und den Einfluss der daraus resultierenden Signallaufzeiten auf die Kohärenz. Dabei zeigte sich, dass bei größeren Distanzen, die Laufzeiten von mehr als 8 ms zur Folge haben, die Oszillationen im  $\gamma$ -Bandbereich bei einem halben  $\gamma$ -Zyklus Phasenverschiebung am stabilsten waren. Dies ist in Übereinstimmung mit den Ergebnissen dieser Arbeit,

---

<sup>(1)</sup> Für den Informationstransfer von V1 nach V4 würde es genügen, wenn V1 im optimalen Zeitfenster V4 erregen würde. Im nächsten Abschnitt wird aber noch genauer auf die gegenseitige Kopplung eingegangen.



die eine Phasenwinkeldifferenz von  $178^\circ$  nachweisen (siehe Abschnitt 4.2 PHASENWINKELDIF- FERENZEN auf Seite 92). In TIESINGA & SEJNOWSKI [2010] wurde eine kortikale Hyperkolumne modelliert. Als ein Ergebnis konnte bestätigt werden, dass die Phasenwinkeldifferenzen zwischen interagierenden Neuronenpopulationen wichtig für den Signaltransfer sind, womit das CTC-Modell unterstützt wird (FRIES [2005]). Ein weiteres Resultat bestätigt, dass die Phasenlage der in eine lokale Neuronenpopulation eingehenden APs relativ zum dortigen  $\gamma$ -Zyklus Informationen tragen kann (THORPE ET AL. [2001], FRIES ET AL. [2007], KAYSER ET AL. [2009]), die über den Ratenkode hinausgehen (siehe auch Abschnitt 4.4 SCHLUSSFOLGERUNGEN auf Seite 111).

Neben den Modulationen der Kohärenz durch Aufmerksamkeit wurden auch Modulationen der Stimulusantworten in V1 beobachtet.

### **Einfluss des V1-Aufmerksamkeitseffekts auf die interareale Kohärenz**

Der in V1 beobachtete Aufmerksamkeitseffekt lässt aber die Frage entstehen, ob die Modulation der Kohärenz mit V4 nicht eine Folge dieses Aktivitätsunterschiedes zwischen den Aufmerksamkeitsbedingungen ist. Der Abschnitt 3.3 KOHÄRENZ BEI ANGEGLICHENER V1-STIMULUSANTWORT auf Seite 83 befasste sich mit dieser Abhängigkeit des PC-Aufmerksamkeitseffekts von dem V1-PSD-Aufmerksamkeitseffekt. Wäre der Unterschied in der PC letztlich nur (oder zumindest größtenteils) auf den in der V1-Aktivität zurückzuführen, bliebe die Aussagekraft der gemessenen V1-V4-Kohärenz unklar. Um das näher zu untersuchen wurde die V1-PSD so berechnet, dass immer nur Trials vergleichbarer V1-PSD-Stärke in den beiden Aufmerksamkeitsbedingungen verwendet wurden (siehe Abschnitt 2.5.5.1 ANGEGLICHENE V1-AKTIVITÄT auf Seite 48). Die Abbildung 3.35B zeigt, dass der PC-Aufmerksamkeitseffekt nur minimal schwächer ist, wenn der V1-PSD-Aufmerksamkeitseffekt entfernt wird. Die Modulation der Kohärenz ist also Ausdruck einer unterschiedlichen Kopplungsstärke zwischen V4-Neuronen und ihren Eingängen; sie ist keine direkte Folge der V1-PSD-Modulation.

### **Abhängigkeit der Kohärenzfrequenz vom Stimuluskontrast**

RAY & MAUNSELL [2010] zeigen in ihrer Arbeit, dass die Oszillationsfrequenz der Neurone in V1 mit dem Kontrast der gezeigten Stimuli im  $\gamma$ -Band variieren kann<sup>(2)</sup>. Dies könnte die Kopplung zweier neuronaler Gruppen dann beeinträchtigen, wenn sich der Kontrast der Stimuli zeitlich ändert.

Dazu sind zwei Anmerkungen zu machen: Speziell für diesen Versuch hat der Stimuluskontrast kaum einen Einfluss, denn in dem durchgeführten Experiment besaßen die Stimuli keine unterschiedlichen Kontraste, sondern beide hatten jederzeit einen identischen und konstanten Grauwert. Jedoch bewegten sich die Stimuli aufgrund des Morphens in den V1-RFs möglicherweise derart, dass die unterschiedlichen Orientierungen der Figurlinien sowohl ex-

---

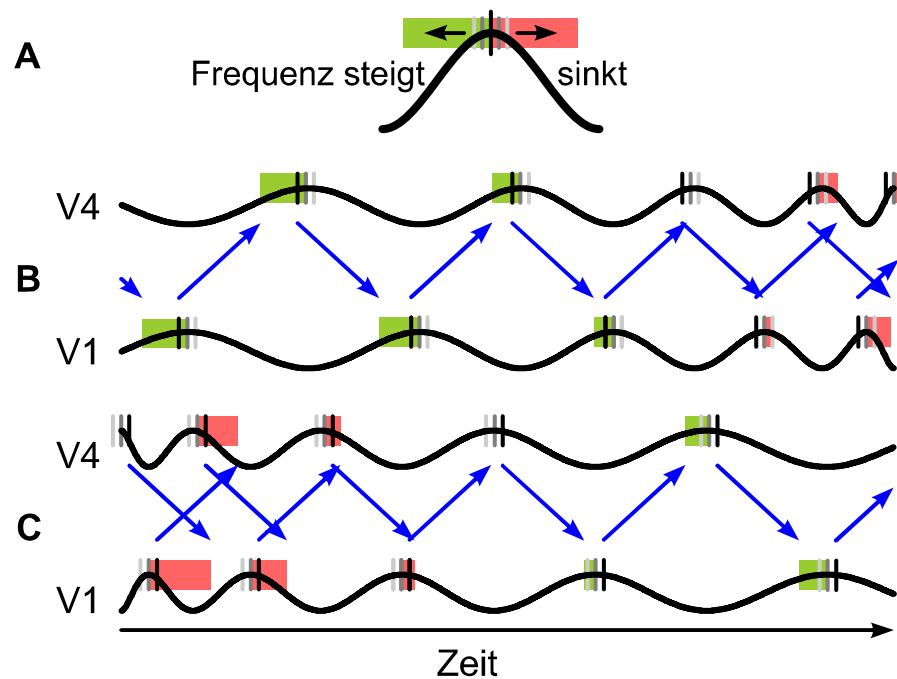
<sup>(2)</sup> Siehe ebenfalls RAY & MAUNSELL [2011].

zitatorische als auch inhibitorische Aktivität in V1 induzierten, welche laut RAY & MAUNSELL dem Frequenzversatz zugrunde liegen könnte (GROTHER ET AL. [2012]). Dies könnte durch unterschiedliche zentrale Frequenzen in den beteiligten neuronalen Populationen die maximal erreichbare Kohärenz beschränken. Die vorliegenden LFP-Daten zeigen jedoch nicht nur eine Aktivierung des gleichen Frequenzbereichs in V1 und V4 (Abbildung 3.23 auf Seite 75 und 3.25), sondern in eben diesem Frequenzbereich sind auch die stärksten Synchronisationen zu finden (Abbildung 3.28 auf Seite 78). Das deutet auf sehr stabile experimentelle Voraussetzungen ohne Frequenzunterschiede zwischen den beteiligten Neuronenpopulationen hin.

Generell ist anzumerken, dass das  $\gamma$ -Band einen weiten Frequenzbereich umfasst und daher kleine Variationen der Frequenzen innerhalb dieses Bandes Phasenkopplungen nicht unmöglich machen (NIKOLIĆ ET AL. [2012]). Weiterhin könnte eine stabile Phasenkopplung dadurch bewerkstelligt werden, dass die zwei Neuronenpopulationen ihre Frequenzen dynamisch aneinander anpassen, wenn diese variieren. Stabilisierende Feedback-Verbindungen, die dynamisch Einfluss auf die Frequenzen der beiden beteiligten Neuronenpopulationen nehmen, könnten dafür sorgen, dass trotz variabler Kohärenzfrequenzen die neuronalen Gruppen stabil aneinander gekoppelt bleiben.

Ein mögliches Modell, das dieses Verhalten zeigt, ist in Abbildung 4.1 auf der gegenüberliegenden Seite dargestellt und erklärt die Prozesse folgendermaßen: je nachdem, ob die APs die Areale hauptsächlich vor oder nach dem Maximum des  $\gamma$ -Zyklus erreichen, steigt oder sinkt die Kopplungsfrequenz (Abbildung Teil A; siehe FRIES ET AL. [2007]). Bei hohem Kontrast ist der exzitatorische Eingang besonders stark und die APs kommen vor dem Maximum des  $\gamma$ -Zyklus in V4, bzw. durch die Feedback-Verbindungen in V1 an (Abbildung Teil B). Durch die frühe exzitatorische Stimulierung wird der  $\gamma$ -Zyklus etwas früher ausgelöst und es kommt zu einer früheren inhibitorischen Hemmung und damit zu einer früheren Beendigung des  $\gamma$ -Zyklus (siehe auch Abschnitt 1.3.1 GAMMA-ZYKLUS auf Seite 6). Zum anderen wird auch früher ein Feedback-Signal gesendet, welches im anderen Areal ebenfalls früher im  $\gamma$ -Zyklus ankommt und dort die gleiche Sequenz an Mechanismen auslöst.

Abhängig davon, ob die inhibitorische Neuronenpopulation ihren Zyklus ebenfalls früher beendet oder einem internen Rhythmus folgend die exzitatorische Population länger inhibiert, kommt es entweder zu einer selbstverstärkenden Erhöhung der Kopplungsfrequenz bei der neuronale Aktivität über die kohärenten Feedforward-Feedback-Schleifen zwischen den Neuronenpopulationen in V1 und V4 hin- und herpendeln, ohne dass die beiden Areale an Kohärenz verlieren. Oder aber es kommt zu einer einfachen Phasenverschiebung zwischen den beiden Neuronenpopulationen ohne Frequenzerhöhung. Die erste Variante ist aus zwei Gründen wahrscheinlicher: zum einen hemmt sich die inhibitorische Neuronenpopulation selbst, was bei einer früheren Aktivierung auch zu einer früheren Inhibition führen sollte (FRIES ET AL. [2007]). Zum anderen zeigen die experimentellen Funde diese notwendige kontrastabhängige, gleichzeitige Frequenzverschiebung in zwei gekoppelten Arealen, womit ein Mechanismus wie der beschriebene nötig ist (ROBERTS ET AL. [2013]).



**Abb. 4.1:** Schematische Darstellung eines Modells zur Erklärung der kontinuierlichen Frequenzveränderung bei unterschiedlich starker Aktivierung und die frequenzstabilisierende Wirkung der intrinsischen Eigenschaften. **A** Unter der Annahme, dass bei starkem exzitatorischen Eingang die APs früh im  $\gamma$ -Zyklus auftauchen bzw. entstehen, sollte sich abhängig vom AP-Zeitpunkt die Kopplungsfrequenz der beiden beteiligten Neuronenpopulationen erhöhen oder verringern. **B** Zur Veranschaulichung des dargestellten Prinzips bei starkem exzitatorischen Eingang beginnen die Informationsströme repräsentierenden Pfeile immer vor dem Maximum des  $\gamma$ -Zyklus und erreichen mit einer immer identischen Laufzeit (hier: Steigung der Pfeile) die jeweils andere Neuronenpopulation. Erreichen sie die vor dem Maximum, wird grün markiert und angenommen, dass der Zyklus verfrüht startet und verkürzt abläuft; die Kopplungsfrequenz erhöht sich zunächst. Steigt die Frequenz über einen bestimmten Punkt, erreichen die APs den  $\gamma$ -Zyklus nach dem Maximum. In dem Fall erreicht der Zyklus später sein Maximum, dieser dauert länger an und der Zeitversatz wird rot markiert. **C** Gleiches gilt, nur umgekehrt, für schwachen exzitatorischen Eingang, der zunächst zu einer Verlangsamung des Rhythmus führen sollte, bis die beschriebenen Mechanismen dem entgegenwirken (Abbildung in Anlehnung an FRIES [2005]).

Faktoren, die die Frequenz der Phasenkopplung begrenzen, sind die Leitungsgeschwindigkeit, die Phasendifferenz zwischen exzitatorischen und inhibitorischen Subpopulationen und auch die minimale mögliche Dauer eines Aktivitätszyklus der inhibitorischen Neuronenpopulation (FRIES [2005], BUZSÁKI & WANG [2012]). Liegen die Maxima der  $\gamma$ -Zyklen noch enger zusammen, so erreichen die APs das andere Areal nach dem Maximum des dortigen  $\gamma$ -Zyklus und die Frequenz beginnt wieder zu sinken. Verstärkt wird dieser Effekt dadurch, dass die zeitlichen Integrationsfenster frequenzabhängig sind: Je höher die Frequenz, desto schmaler sind die Fenster (PENTTONEN & BUZSÁKI [2003]). Das führt dazu, dass bei höheren Kopplungsfrequenzen das System noch sensibler darauf reagiert, wann die APs relativ zum  $\gamma$ -Zyklus ankommen.

Bei niedrigem Kontrast ist der exzitatorische Eingang schwächer und die APs erreichen das Areal nach dem Maximum; die Frequenz sinkt (Abbildung Teil C; FRIES ET AL. [2007]). Aber auch hier gilt: wird die Oszillationsfrequenz zu niedrig, so fallen die APs in den Bereich des  $\gamma$ -Zyklus, der beschleunigend wirkt. Aus diesen Überlegungen folgt, dass der hier vorgeschla-

gene Mechanismus frequenzstabilisierend wirkt und den Frequenzbereich eines effektiven Signaltransfers eingrenzt.

Dieses Modell liefert einen theoretisch fundierten Erklärungsansatz für die von RAY & MAUNSELL [2010] und ROBERTS ET AL. [2013] publizierten Daten.

## 4.2 PHASENWINKELDIFFERENZEN

Die neuronale Signalübertragung zwischen Nervenzellen benötigt aufgrund der elektrochemischen Natur der Signalfortleitung eine gewisse Zeit. Trotz relativ hoher Leitungsgeschwindigkeiten von etwa  $3,5 \frac{\text{m}}{\text{s}}$  für die schnellen Feedforward- und Feedback-Verbindungen (GIRARD ET AL. [2001], MARCUS & ESSEN [2002]) kommt es insbesondere durch synaptische Übertragungen<sup>(3)</sup> und lokale Verarbeitungen innerhalb der Kortexschichten zu Latenzen (NOWAK & BULLIER [1997]; die sich aus dieser Leitungsgeschwindigkeit ergebenden Laufzeiten werden in Tabelle 4.1 auf Seite 96 gezeigt). Dies ist besonders dann wichtig zu beachten, wenn man davon ausgeht, dass die beiden Areale in einem gemeinsamen Rhythmus wechselseitig aneinanderkoppeln und die zeitliche Abstimmung bei den fraglichen Frequenzen im Millisekunden-Bereich erfolgen muss (FRIES [2005], FRIES ET AL. [2007]).

Unter der Annahme, dass sich die Signallaufzeiten zwischen den Arealen in der Phasenwinkeldifferenz wiederfindet (wie in Abbildung 3.36 auf Seite 85 und 4.2 auf Seite 95 dargestellt), sollen im Folgenden die Phasenwinkeldifferenzen zwischen den abgeleiteten V1- und V4-Populationen genauer betrachtet werden. Im Abschnitt 3.4 PHASENWINKELDIFFERENZEN auf Seite 83 wurde bereits angesprochen, dass die Summe der Phasenwinkeldifferenzen  $STPC_{V1,V4}$  und  $STPC_{V4,V4}$  mit der von PC übereinstimmen sollte (Abbildung 3.36 auf Seite 85). Dies wird durch die Daten bestätigt (vergl. Tabelle 3.3 auf Seite 84).

### Unterschiedliches Signal-zu-Rausch-Verhältnis für SFC und STPC

An dieser Stelle soll noch auf den Unterschied zwischen den SFC- und den STPC-Daten eingegangen werden. Wie bei den Abbildungen 3.20 auf Seite 72 und 3.31 auf Seite 80 schon angesprochen, ist das Signal-zu-Rausch-Verhältnis der STPC-Daten deutlich schlechter als das der SFC.

Eine mögliche Ursache für diesen Unterschied liegt in der Natur der zugrundeliegenden Daten und deren Verrechnung. Für die Berechnung der STPC gehen die Phasenwinkeldifferenzen unabhängig von der Signalamplitude ein. Das bedeutet, dass unabhängig von dem Vorliegen einer  $\gamma$ -Spindel (während der eine stärkere Phasenkopplung erwartet werden kann) die PC für jeden untersuchten Zeit- und Frequenzbin gleichermaßen berechnet wird. Im Fall der SFC jedoch findet eine Art Gewichtung mit der Signalamplitude statt: Die Lage der Minima und Maxima während einer  $\gamma$ -Spindel (und damit bei größerer Signalamplitude)

<sup>(3)</sup> Die synaptischen Übertragungen spielen nicht nur im Fall des Weges über das dazwischengeschaltete Areal V2 eine Rolle, sondern auch bei den existierenden direkten Verbindungen von V1 nach V4 (UNGERLEIDER ET AL. [2007], INUI & KAKIGI [2006]).

haben einen größeren Einfluss auf das gemittelte STA, welches dem SFC zugrunde liegt, als Minima und Maxima während einer Periode mit nur sehr schwacher Amplitude.

Eine andere Erklärung wäre, dass es bei mehreren APs innerhalb eines  $\gamma$ -Zyklus im optimalen Fall nur bei maximal einem zu einer festen Phasenbeziehung zum V1-LFP kommen kann. Kommt beispielsweise ein AP immer genau mit einer Phasenwinkeldifferenz von  $180^\circ$  relativ zum V1-LFP, so werden alle anderen im selben  $\gamma$ -Zyklus auftretenden APs eine andere Phasenwinkeldifferenz als  $180^\circ$  aufweisen und daher die Phasenkopplung abschwächen. Aufgrund der durchschnittlichen Feuerrate von etwa 80 Hz (siehe Abbildung 3.26 auf Seite 77) müsste man APs durchschnittlich alle 12,5 ms erwarten. Das entspräche nur etwa ein bis zwei APs pro  $\gamma$ -Zyklus und sollte daher bezüglich dieser Überlegung keine Abschwächung der Phasenkohärenz zur Folge haben. Die Anzahl würde sich jedoch erhöhen, wenn man davon ausginge, dass die APs nicht gleichmäßig über die Zeit verteilt auftreten würden, sondern sich in bestimmten Phasen konzentrieren. So wäre denkbar, dass APs in V4 vorwiegend während der  $\gamma$ -Spindeln in V1 erzeugt werden, was die Daten der STAs und SFC vermuten lassen (vergleiche Abbildung 3.29 auf Seite 79). Da die  $\gamma$ -Spindeln mit Unterbrechungen auftreten (wäre die  $\gamma$ -Schwingung konstant stark, wären es keine Spindeln, die eine Zu- und Abnahme voraussetzen), wäre die Anzahl an APs pro Zyklus innerhalb einer  $\gamma$ -Spindel vermutlich um einiges höher. Die Daten der STAs und SFC ließen sich jedoch auch damit erklären, dass mit den  $\gamma$ -Spindeln nicht die Häufigkeit der V4-APs steigt, sondern deren Kopplung an das V1-LFP. Zusätzlich kann sich die Häufigkeit der APs auch innerhalb der  $\gamma$ -Zyklen ändern (vergleiche Kreuzkorrelogramme bzw. von FRIES ET AL. [2007]). Ob und welchen Einfluss die zeitliche Verteilung der APs auf die STPC-Daten haben, lässt sich aber nicht abschließend klären.

Beide Ansätze könnten aber erklären, weshalb das Signal-zu-Rausch-Verhältnis bei der STPC schlechter ist.

### Folgerungen aus der Phasenwinkeldifferenz

Es wird daher mit dem aus den PC-Daten ermittelten Wert von  $178,84^\circ$  gearbeitet, der verlässlicher zu sein scheint und auf der Grundlage einer größeren Datenmenge ermittelt wurde<sup>(4)</sup>. Diese Phasenwinkeldifferenz entspricht ziemlich genau einem halben  $\gamma$ -Zyklus. Theoretische Arbeiten sprechen übereinstimmend dafür, dass eine antiphasische Beziehung (also eine Phasenwinkeldifferenz von  $180^\circ$ ) für Signallaufzeiten über 8 ms am stabilsten sind (BIBBIG ET AL. [2002]<sup>(5)</sup>). Aufgrund des zyklischen Charakters der untersuchten Phasenwinkel kann diese Phasenverschiebungen nicht von einer Verschiebung um  $538,84^\circ$  oder  $898,84^\circ$  unterschieden werden, was nicht einem halben Zyklus, sondern anderthalb bzw. zweieinhalb Zyklen entspricht (wobei jeweils  $360^\circ$  addiert werden muss). Was für die Phasen äquivalent ist, ist es für die Laufzeiten zwischen den Neuronenpopulationen nicht. So entsprechen die

<sup>(4)</sup> Es bleibt anzumerken, dass der über die STPC-Daten ermittelte Wert von  $165,43^\circ$  Phasenwinkeldifferenz nur um etwa  $13^\circ$  abweicht.

<sup>(5)</sup> Bei Signallaufzeiten unter 8 ms ist auch synchrone  $\gamma$ -Aktivität mit dem Modell vereinbar.

genannten Phasenwinkeldifferenzen den Laufzeiten von 9,53 ms, 28,71 ms bzw. 47,89 ms bei beispielhaft angenommenen 52,14 Hz, die für das Maximum in den SFC- und STPC-Daten ermittelt wurden.

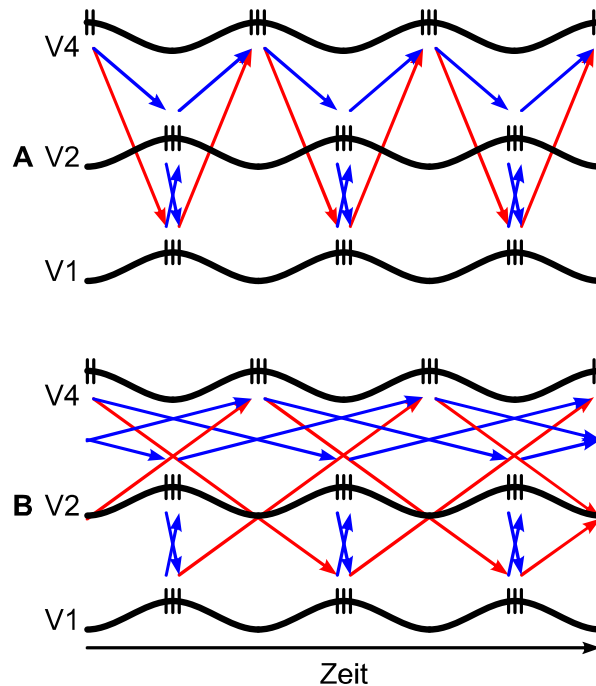
Diese Ergebnisse implizieren aber auch, dass die Standard-PC-Ergebnisse die reale Kopplungsstärke nur verringert wiedergeben, da hier immer die zeitgleichen Phasen ohne Einbeziehung der physiologischen Latenz verrechnet werden. Der Grund ist, dass das V4-Signal mit dem simultan aufgezeichneten V1-Signal auf Kohärenz untersucht wird. Die Kopplung zwischen den beiden Neuronenpopulationen geschieht aber nicht instantan, sondern benötigt aufgrund der Laufzeiten eine gewisse Zeit. Das bedeutet, dass während V1 schon neue Informationen erreicht haben, V4 noch die visuellen Informationen prozessiert, die einige Millisekunden zuvor von V1 an V4 weitergegeben wurden und die sich aufgrund einer veränderten visuellen Stimulation von der in V1 unterscheiden kann. Um beide Neuronenpopulationen zu vergleichen, während sie die gleiche, zeitlich zusammengehörige Information verarbeiten, muss das V1-Signal mit dem V4-Signal verschoben um die Laufzeit verrechnet werden. Eine Analyse, die den Zeitversatz mit der stärksten Kohärenz bestimmt, hat Dr. David Rotermund mit Daten vom Versuchstier F durchgeführt (GROTHER ET AL. [2013]). Die Ergebnisse lassen vermuten, dass der Zeitversatz zwischen den Arealen frequenzabhängig ist und bei etwa 25 ms und 50 Hz die Kopplung am stärksten ausgeprägt ist<sup>(6)</sup> (bei dem zweiten Versuchstier B von M.Sc. Iris Grothe liegt die Frequenz etwas niedriger und der Zeitversatz der stärksten Kohärenz zwischen 25–30 ms). Die 25 ms lassen sich am besten mit den 28,71 ms der anderthalb  $\gamma$ -Zyklen zusammenbringen, jedoch schließen die Ergebnisse von Dr. David Rotermund andere Laufzeiten nicht aus.

In der Abbildung 4.2 auf der gegenüberliegenden Seite werden die genannten Phasenverschiebungen zwischen V1 und V4 schematisch gezeigt. Es ist eine Signallaufzeit von V1 nach V4 von einem halben  $\gamma$ -Zyklus (A) und anderthalb Zyklen (B) gezeigt. Zweieinhalb und mehr Zyklen sind zwar denkbar, werden aber nicht gezeigt, da sie aufgrund der axonalen Laufzeiten und Latenzen physiologisch eher unwahrscheinlich sind. Die in der Literatur bekannten Latenzen zwischen V1 und V4 liegen bei 12–40 ms (POORT ET AL. [2012], SCHMOLESKY ET AL. [1998], LAMME & ROELFSEMA [2000], ROLS ET AL. [2001]) und Leitungsdauern bei nur wenigen Millisekunden (NOWAK & BULLIER [1997]). Daher lassen sich die hier gewonnenen Daten, wie auch die der genannten Literatur nicht sicher einem Schema (A oder B) zuordnen.

Zusätzlich zu V1 und V4 wird in Abbildung 4.2 auf der gegenüberliegenden Seite ebenfalls das Areal V2 gezeigt, jedoch ohne Phasenwinkeldifferenz zu V1. Dies befindet sich in Einklang mit Ergebnissen von FRIEN ET AL. [1994], die praktisch keine Phasenwinkeldifferenz zwischen Neuronenpopulationen in V1 und V2 gefunden haben. JIA ET AL. [2013] berichten im Gegensatz dazu von einer ermittelten Phasenwinkeldifferenz von  $88,3^\circ$ , was einem Versatz von einem viertel  $\gamma$ -Zyklus entspricht. Dieser Wert wurde nicht im Schema berücksichtigt, weil er ein prinzipielles Problem aufwirft: Bei dieser Phasenwinkeldifferenz würde das

<sup>(6)</sup> Dieser Versatz ist für Feedforward-Kopplungen (V1 beeinflusst die V4) berechnet. Für die Feedback-Kopplungen (V4 beeinflusst die V1) zeigen die Daten kein klares Ergebnis.

Feedforward-Feedback-Signal von  $V1 \rightarrow V2 \rightarrow V1$  direkt in die Phase der Nicht-Erregbarkeit von  $V1$  hineinlaufen. Um wieder in die erregbare Phase von  $V1$  zu kommen, müsste die rückläufige  $V2 \rightarrow V1$ -Verschaltung einer Phasenwinkeldifferenz von  $270^\circ$  entsprechen, um mit  $V1$  optimal in Beziehung treten zu können.



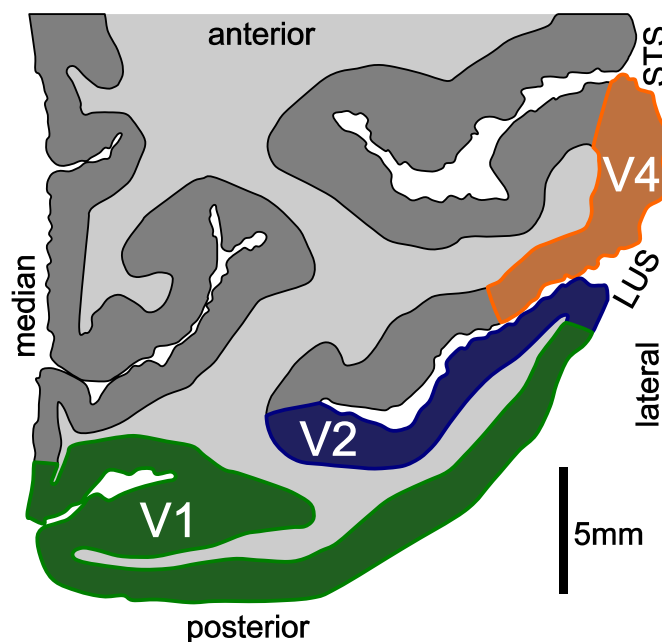
**Abb. 4.2:** **A** Schema der Phasenbeziehung zwischen Neuronenpopulationen in den Arealen V1, V2 und V4. Blaue Pfeile symbolisieren Verbindungen ohne Umgehung eines dazwischenliegenden Areals, rote Pfeile direkte Verbindungen zwischen V1 und V4. Während V1 und V2 aufgrund der kurzen Laufzeiten innerhalb eines  $\gamma$ -Zyklus miteinander in Beziehung treten können, ist dies für  $V1 \rightarrow V4$  und  $V2 \rightarrow V4$  nur mit mindestens einer halben Periodendauer Versatz möglich. **B** Auch ein Versatz um anderthalb Zyklen ist denkbar und mit den vorhandenen Latenzen in Einklang zu bringen (Abbildung in Anlehnung an FRIES [2005]).

Um die Herkunft der starken Laufzeitunterschiede zwischen  $V1$  und  $V2$  bzw.  $V1$  und  $V4$  zu veranschaulichen, ist in der Abbildung 4.3 auf der nachfolgenden Seite ein Horizontalschnitt durch den Okzipitallappen eines Makaken gezeigt. Die Morphologie des Gehirns erklärt die größeren Distanzen zwischen  $V1$  und  $V2$  bzw.  $V1$  und  $V4$  aus zwei Gründen: zum einen liegen sich  $V1$  und  $V2$  genau gegenüber und da die Retinotopie an der Arealgrenze gespiegelt ist (TOOTELL & HADJIKHANI [2001]), liegen sich retinotop äquivalente Bereiche direkt gegenüber und die Axone müssen folglich nur einen minimalen Streifen von weißer Materie durchlaufen. Für die Verbindung zwischen  $V1$  bzw.  $V2$  nach  $V4$  müssen die Axone jedoch den LUS umrunden, um  $V4$  erreichen zu können (NOWAK & BULLIER [1997]). Dies führt zu deutlich längeren Wegstrecken, die überbrückt werden müssen. Unter der Annahme einer axonalen Leitungsgeschwindigkeit von  $3,5 \frac{\text{m}}{\text{s}}$  (GIRARD ET AL. [2001], MARCUS & ESSEN [2002]) würden sich für die aus der Abbildung ermittelten zu überbrückenden Strecken die in Tabelle 4.1 auf der folgenden Seite genannten Laufzeiten ergeben. Vergleicht man die geschätzten Laufzeiten mit denen in der Literatur gefundenen Werte für Latenzen zwischen den Arealen, so kann man argumentieren, dass für die weiteren Strecken ( $V2 \rightarrow V4$  und  $V1 \rightarrow V4$ ) ein großer Teil der

Latenzen durch die Signallaufzeiten zwischen den Arealen zustande kommt. Besonders für die kurze Strecke V1→V2 sind die Laufzeiten jedoch viel kürzer. Somit ist von einem weiteren Einflussfaktor auszugehen.

**Tab. 4.1:** Geschätzte Laufzeiten zwischen den Arealen V1, V2 und V4. Die angegebenen Strecken sind Minimal- und Maximalwerte und wurden aus der Abbildung 4.3 abgeschätzt. Literaturangaben: \* aus SCHMOLESKY ET AL. [1998] und LAMME & ROELFSEMA [2000]; \*\* zusätzlich aus POORT ET AL. [2012] und ROLS ET AL. [2001].

Areale	Strecke [mm]	Laufzeit [ms]	Latenzen (Literatur) [ms]
V1-V2	5–9	1,4–2,6	12–16*
V2-V4	32–66	9,1–18,9	22*
V1-V4	55–80	15,7–22,9	12–40**



**Abb. 4.3:** Horizontalschnitt durch den Okzipitallappen eines Makaken. Die Distanz zwischen V1 und V2 ist deutlich kürzer als zwischen V1 und V4 bzw. V2-V4 und ermöglicht damit interarealen Signaltransfer innerhalb eines  $\gamma$ -Zyklus (adaptiert nach der Abbildung 4E in MARKOV ET AL. [2011]).

Eine mögliche Erklärung für die Differenzen zwischen den Latenzen und den Laufzeiten, bezieht die lokalen Verschaltungen in den Kortexschichten mit ein. Angenommen, die Aktivität in V1 würde in der Ausgangsschicht 2/3 gemessen werden, dann würden die dort abgeleiteten Neurone über ihre Axone sowohl Neurone in der Eingangsschicht 4 von V2 als auch in der Eingangsschicht 4 des Areals V4 kontaktieren (KANDEL ET AL. [2000], Kapitel 27, Seite 533). Diese wiederum würden bei genügend starker Aktivierung ihrerseits Neurone in den jeweiligen Ausgangsschichten 2/3 von V2 bzw. V4 aktivieren<sup>(7)</sup>. Wenn die Aktivität in V4 ebenfalls hauptsächlich in den Schichten 2/3 abgeleitet wurde, so liegen je nachdem, ob die Signale

<sup>(7)</sup> Für jede synaptische Verschaltung muss der synaptische Spalt überbrückt werden, was  $\sim 0,3$ – $5,0$  ms benötigt (engl. *synaptic delay*; MARIEB [2001], BAZHENOV ET AL. [2008]) und eine zeitliche Summierung (engl. *temporal summation*) im postsynaptischen Neuron stattfinden. Insgesamt können so pro synaptischer Übertragung einige Millisekunden Zeit vergehen.



über V2 liefern oder nicht (MARKOV ET AL. [2011], GATTASS ET AL. [2005]), mindestens zwei bzw. vier synaptische Übertragungen zwischen V1 und V4<sup>(8)</sup>. Die lokalen Verschaltungen in den Schichten 2/3 bzw. 4 und die daraus resultierenden Zeitverzögerungen, müssen ebenfalls einbezogen werden (NOWAK & BULLIER [1997]).

Diese beiden Faktoren, die Arealdistanz (und daraus resultierenden Signallaufzeiten) und die Anzahl der synaptischen Übertragungen für den Signaltransfer von den V1- zu den V4-Schichten, könnten die besprochenen Phasenwinkeldifferenzen erklären. Die Ergebnisse implizieren ebenfalls, dass die tatsächliche Kopplungsstärke zwischen den abgeleiteten Neuronenpopulationen, durch die Verrechnung der nicht-zeitversetzten Signale, unterschätzt wird, wie in Abschnitt 4.2 FOLGERUNGEN AUS DER PHASENWINKELDIFFERENZ auf Seite 94 ausgeführt wurde.

## 4.3 KONTROLLE DER VORAUSSETZUNGEN

Die folgenden Kontrollen sollen zeigen, ob alle Voraussetzungen für das zentrale Experiment und für die Analyse der erhobenen Daten gegeben sind.

### 4.3.1 LAGE DER REZEPTIVEN FELDER

Eine der wichtigsten Voraussetzungen für die durchgeführten Experimente war die Lage der gezeigten Stimuli relativ zu den V1- und V4-RFs, deren Neuronenpopulationen abgeleitet wurden, und die richtige Lage der RFs zueinander. Nur wenn diese gut aufeinander abgestimmt waren, konnte eine separate Aktivierung der V1-Populationen und eine gemeinsame, etwa vergleichbare Aktivierung der V4-Population sichergestellt werden. Die Stimuli konnten zwar prinzipiell frei auf dem Monitor platziert werden, jedoch gab es einige Restriktionen, die beachtet werden mussten. Zum einen sollten die beiden Figurpositionen die gleiche Exzentrizität, also Abstand zum Fixationspunkt und damit auf der Retina zur Fovea, besitzen, da ansonsten die beiden Sequenzen unterschiedlich schwer zu verfolgen gewesen wären (die räumliche Auflösung des Gesichtsfeldes nimmt mit steigender Exzentrizität ab und damit einhergehend die Schwierigkeit der Formwahrnehmung zu; MERIGAN & KATZ [1990]). Die Figurensequenzen durften deshalb auch nicht zu weit exzentrisch platziert werden, da das Versuchstier die Aufgabe sonst nicht mehr hätte lösen können. Sie durften auch nicht zu nah an dem Fixationspunkt liegen, da sie ansonsten mit diesem überlappt hätten.

Weiter mussten die Figurensequenzen im unteren linken Quadranten des Gesichtsfeldes liegen, da die Ableitungen in der rechten Hemisphäre geschahen und in einem Bereich von V1 und V4, der nur das untere Gesichtsfeld abdeckte<sup>(9)</sup>. Die Elektroden des V1-MEA konnten zwar prinzipiell im Kortex vertikal bewegt werden, dies änderte jedoch die Lage der entsprechenden RFs nur unwesentlich, obwohl sie je nach Ableitort in einem Winkel von 90°

<sup>(8)</sup> Würde in V1 in Schicht 4 und in V4 in Schicht 2/3 abgeleitet werden, würde noch mindestens eine weitere synaptische Übertragung hinzukommen. Umgekehrt würde sich die Zahl der synaptischen Übertragungen reduzieren, wenn in V1 in Schicht 2/3 und in V4 in Schicht 4 abgeleitet werden würde.


<sup>(9)</sup> Genauer deckten die V1-RFs nur etwa die Hälfte des unteren linken Gesichtsfeldes ab (siehe Abbildung B.3 auf Seite 139).

(senkrecht) bis etwa  $30^\circ$  zur Kortexoberfläche eingefahren wurden und sich dadurch auch mit einer horizontalen Komponente durch den Kortex bewegten. Die täglich neu eingefahrenen V4-Ableitelektroden konnten hingegen innerhalb eines kleinen Bereiches frei auf dem Kortex platziert werden. Durch Vor- und Zurückfahren der Elektroden wurden aufgrund des Winkels zwischen den nahezu senkrecht ausgerichteten Führungsröhrchen und der stark abfallenden Kortexoberfläche des lateralen Gehirns nicht nur unterschiedliche Kortextiefen angesteuert, sondern die Elektroden bewegten sich auch mit einer horizontalen Komponente (relativ zur Kortexoberfläche) durch das Gewebe, was ein Verschieben der RFs mit zunehmender Eindringtiefe zur Folge hatte und sehr bedingt zusätzlich zur Optimierung der Ableitsituation verwendet werden konnte. Dies wurde vor allem dadurch begrenzt, dass sich mit dem Durchfahren der Kortexschichten die Zelleigenschaften veränderten (Verbindungen innerhalb und außerhalb von VI, Treibbarkeit durch Stimuli, Einfluss durch top-down-Verbindungen, Spontanaktivität, etc.; siehe GU & LILJENSTRÖM [2007], MARTINEZ ET AL. [2002] und KANDEL ET AL. [2000], Kapitel 27, Seite 532f.).

Trotz der genannten Variationsmöglichkeiten kam es an einigen Tagen zu Ableitsituationen, die nicht optimal waren und deren aufgenommene Daten von der Analyse ausgeschlossen werden mussten. Durch geeignete Wahl der Selektionskriterien wurde sichergestellt, dass die analysierten Daten den Anforderungen entsprachen und die verbleibenden Daten somit valide waren (siehe dazu auch Abschnitt 2.5.5 DATENSELEKTION auf Seite 45).

### **Einfluss von Augenpositionen und Mikrosakkaden auf die neuronalen Daten**

Ein weiterer Faktor, der jedoch nicht durch die Elektrodenpositionen bestimmt war, ergab sich aus den Augenpositionen des Versuchstiers relativ zum Fixationspunkt, welche mittels der Augenmessung bestimmt wurde. So wurde ein Unterschied in den mittleren Fixationspositionen zwischen den beiden Aufmerksamkeitsbedingungen festgestellt (siehe Abschnitt 3.1.2 AUGENPOSITIONEN auf Seite 52). Dieser Unterschied zwischen den beiden Aufmerksamkeitsbedingungen – obwohl statistisch signifikant – ist auf die Aufgabe bezogen praktisch irrelevant, da die systematische Verschiebung der Figurensequenz in Bezug auf die RFs kaum mehr als  $\frac{1}{100}$  des mittleren Figurdurchmessers ausmachte und damit der Einfluss auf die Stimulation nur minimal war. Zum Vergleich: In der Dissertation von WANNIG [2006] wurden Unterschiede zwischen  $0,051$  bis  $0,091^\circ$  Sehwinkel gefunden (und damit um den Faktor  $6,7$ – $11,9$  größer), ohne dass ein Einfluss auf die Stärke des Aufmerksamkeitseffekts nachgewiesen werden konnte. Der Unterschied bei den Augenpositionen war bei BOSMAN ET AL. [2012] mit  $0,030^\circ$  Sehwinkel etwa vier mal so groß.

Angenommen die Abweichung wäre deutlich größer gewesen und läge in der Größenordnung des Figurdurchmessers, so hätte die systematische Abweichung in der Fixation in Richtung der unteren rechten Sequenz in der *att in*-Bedingung  zur Folge, dass die Figurensequenz nicht mehr optimal im VI-RF liegen würden. Sie würde dann eher am oberen Rand des RF liegen und die abgeleiteten VI-Populationen nicht mehr optimal aktivieren. Der

größere Durchmesser der V4-RFs lässt eine fehlende, bzw. deutlich schwächere Beeinflussung von diesem Versatz vermuten. Insgesamt wäre die Kopplung der abgeleiteten neuronalen Populationen aber abgeschwächt, da nur noch Teile der abgeleiteten V1-Population aktiviert würden und mit der V4-Population interagieren könnten. Der Einfluss würde demnach keine künstlich hohe Kohärenz zwischen den Neuronenpopulationen vortäuschen, sondern im Gegenteil diese abschwächen. Da die gemessenen Kohärenzen stark und klar hervortreten, gibt es keine Anzeichen eines Problems aufgrund des geringen Unterschiedes der Augenpositionen.

Ob der vorhandene Unterschied durch Driften der Augen oder Mikrosakkaden zustande kam, wurde aus diesem Grund auch nicht weiter aufgeklärt. Mikrosakkaden dürften aber der wahrscheinlichere Grund sein, da die flüssigen Augenbewegungen (engl. *smooth pursuit*) ein Objekt meist foveal erfassen und dessen Bewegung im Gesichtsfeld verfolgen (KOWLER [2011]). Trials mit größeren Sakkaden wurden aufgrund des folgenden Verlassens des Augenfensters abgebrochen und gingen nicht in die Auswertung mit ein (siehe auch Abschnitt 2.3.2 AUGENPOSITIONSMESSUNG auf Seite 24).

Es wurde häufiger berichtet, dass die Richtung der Mikrosakkaden durch die Lage der räumlichen Hinweise (engl. *cue*) bestimmt werden kann, wobei sie sowohl in Richtung der verhaltensrelevanten als auch der nicht relevanten Stimulusposition gezogen werden können (ROLFS [2009], HAFED ET AL. [2011], MARTINEZ-CONDE ET AL. [2009]). Dabei sind die Mikrosakkaden in Richtung des attendierten Stimulus dann häufiger, wenn auch die Aufgabe richtig gelöst wurde (was für die hier diskutierten Daten relevant ist), jedoch etwas häufiger zum anderen Stimulus, wenn das Versuchstier falsch geantwortet hat (HAFED ET AL. [2011]). Dies macht insoweit Sinn, als dass bei verdeckter Aufmerksamkeit die unterschwellige Aktivierung des okulomotorischen Systems als Ursache für die Mikrosakkaden vermutet wird (HAFED & CLARK [2002]).

Eine weitere Erklärungsmöglichkeit liegt in einer Präferenz für nach unten und nasal gerichtete Sakkaden, wobei die nasale Komponente in den hier gezeigten Daten jedoch fehlt. Diese wurden von SNODDERLY [1987] für Makaken beschrieben, die – wie in diesen Experimenten – im Dunklen fixieren sollten. In heller Umgebung und bei Menschen konnte die Präferenz dagegen nicht nachgewiesen werden.

In der Literatur sind Mikrosakkaden mit einer Amplitude von bis zu  $2^\circ$  berichtet worden, wobei Werte von 12–15 Winkelminuten dabei die typische Größenordnung zu sein scheint (MARTINEZ-CONDE ET AL. [2009], KOWLER [2011]). 90 % aller Mikrosakkaden sind kleiner als  $1^\circ$ , während fast alle willkürlichen Sakkaden eine größere Amplitude aufweisen (MARTINEZ-CONDE ET AL. [2009]). Der im Ableitzitraum verwendete Wert für das Augenfenster lag bei einem Durchmesser von 1,15 für die X- und  $1,00^\circ$  für die Y-Achse; siehe auch Tabelle B.1 auf Seite 134), womit größere Sakkaden in jedem Fall den Abbruch des Trials zur Folge gehabt hätten.

Einen Zusammenhang zwischen Mikrosakkaden und den abgeleiteten neuronalen Signalen in V1 und V4 konnten BOSMAN ET AL. [2009] nachweisen. Es wurden in einem Intervall

von etwa 200 ms nach einer Mikrosakkade eine abgeschwächte  $\gamma$ -Band-Synchronisation und ebenfalls eine schwächere psychophysische Performance gefunden (BOSMAN ET AL. [2009], KOWLER [2011]). Das wurde für die vorliegenden Daten nicht nachgeprüft, da dieser Effekt im schlimmsten Fall die lokale  $\gamma$ -Band-Synchronisation abgeschwächt hätte und es keinen Hinweis auf zu schwache Synchronisation gab. Problematischer wäre der Einfluss der Mikrosakkaden auf die neuronalen Daten, wenn sie unterschiedlich häufig in den beiden Aufmerksamkeitsbedingungen aufgetreten wären. Zwar wurden die Mikrosakkaden nicht direkt untersucht, jedoch kann man annehmen, dass im Falle vermehrter Mikrosakkaden auch häufiger Augenfehler aufgetreten wären (Mikrosakkaden können die Blickrichtung aus dem Augenfenster bewegen und damit einen Augenfehler auslösen, wenn die Blickrichtung schon nahe am Rand des Augenfensters lag). Eine Auswertung der Augenfehler kann somit einen Hinweis auf unterschiedliche Häufigkeiten von Mikrosakkaden in den beiden Aufmerksamkeitsbedingungen liefern. Die Betrachtung der Augenfehler ergibt keinen signifikanten Unterschied zwischen den beiden Aufmerksamkeitsbedingungen ( $p = 0,14(-)$ ;  $n = 15$ ; siehe auch Tabelle 3.2 auf Seite 59), so dass es auch hier keinen Beleg für einen problematischen Einfluss von Mikrosakkaden auf die neuronalen Daten gibt.

Zusammenfassend kann man festhalten, dass die ausgewerteten Daten den Anforderungen entsprachen und die aufmerksamkeitsabhängigen Unterschiede in der Interaktion der Areale V1 und V4 nicht mit den Fixationsunterschieden erklärt werden können.

### 4.3.2 UMRANDETE UND GEFÜLLTE FIGUREN

Aufgrund einer Erweiterung des Forschungsthemas wurden unterschiedliche Figurtypen eingesetzt (siehe Abbildung 2.3 auf Seite 17), welche aber generell zu einer zumindest annähernd ähnlichen Verhaltensleistung führen sollten. Wenn die einen Figuren deutlich schwerer zu erkennen bzw. voneinander zu unterscheiden gewesen wären, würde dies eventuell eine unterschiedliche Informationsverarbeitung erfordern. So wäre es denkbar, dass zur Lösung der schwereren Aufgabe weitere neuronale Populationen hinzugezogen oder andere Areale in ihrer Aktivität reduziert werden müssten (GEVINS ET AL. [1997], GILBERT ET AL. [2012]). Es konnte auch gezeigt werden, dass unterschiedlich schwere Aufgaben zu einer unterschiedlich starken Stimulusantwort führen können (CHEN ET AL. [2008], BOUDREAU ET AL. [2006]). Dies könnte die Interaktionen zwischen den V1- und V4-Neuronenpopulationen beeinflussen. In der Folge wäre eine gemeinsame Betrachtung der Ergebnisse beider Aufgabenvarianten nicht zulässig.

Die Daten zeigen eine nur wenig bessere Verhaltensleistung für die gefüllten Figuren (weniger Lates und Augenfehler; siehe Tabelle 3.1 auf Seite 54). Das ist insofern erstaunlich, als dass das Versuchstier mit den umrandeten Figuren mindestens sechs Jahre gearbeitet hatte, bevor die gefüllten neu eingeführt wurden. Dies mag auf der anderen Seite aber auch den Ausschlag gegeben haben: dadurch, dass die Figuren für das Tier neu bzw. verändert waren, konzentrierte es sich möglicherweise etwas besser. Das würde erklären, weshalb weniger Lates (wenn die Zielfigur auftauchte, wurde sie häufiger erkannt) und Augenfehler

(die Augen wurden konzentrierter auf den Fixationspunkt gehalten) gemacht wurden. Die erhöhte Konzentration hätte auch zu einer niedrigeren Earlies-Rate führen sollen. Das war jedoch nicht der Fall, bei den gefüllten Figuren macht das Versuchstier etwa gleich viele Earlies.

Trotz der (vermutlich) erhöhten Konzentration des Versuchstieres hat die neue und daher schwerer zu lösende Aufgabe zu minimal längeren Reaktionszeiten für die gefüllten Figuren geführt (siehe auch Abbildung 3.2 auf Seite 55). Dies ist im Einklang mit Ergebnissen, die eine reziproke Beziehung zwischen Reaktionszeiten und Performance zeigen (WICKELGREN [1977], THORPE ET AL. [1996], FÖRSTER ET AL. [2003], PRINZMETAL ET AL. [2005], CHITTKA ET AL. [2009]). Zum Teil werden aber auch schnelle Reaktionszeiten zusammen mit besserer Performance gemessen (BELL ET AL. [1982], WANNIG [2006], Kapitel 3.1.4, Seite 41f.; siehe auch Abschnitt 3.1.3.2 REAKTIONENZEITEN auf Seite 54).

### **Einfluss der Stimulustypen auf die Stimulusantworten**

Die neuronalen Stimulusantworten zeigten in beiden Arealen klare Unterschiede zwischen den Figurtypen (siehe Abbildung 3.3 auf Seite 56). Sowohl V1 als auch V4 verarbeiten bestimmte Eigenschaften der Stimuli (siehe ESSEN & GALLANT [1994] und Abschnitt 1.1 UNTERSUCHTE AREALE auf Seite 2). Wenn diese sich ändern, ist es nicht überraschend, wenn sich die gemessenen neuronalen Stimulusantworten der repräsentierenden Nervenzellpopulationen ebenfalls unterscheiden. V1 antwortet gut auf lokale Kontraste und die umrandeten Figuren besitzen mehr Kontrastkanten, was die erhöhte Stimulusantwort gut erklärt (vergleiche DAVID ET AL. [2006]). Dass die Stimulusantwort in V4 sich durch unterschiedliche Stimuli ändert, war nur bedingt zu erwarten. So konnten ROLS ET AL. [2001] zwar zeigen, dass V4 mit steigender Luminanz<sup>(10)</sup> stärker antwortet; das wird durch diese Ergebnisse auch bestätigt. WILLIFORD & MAUNSELL [2006] jedoch zeigten, dass auch V4 – ähnlich wie V1 – auf steigende Kontraste<sup>(11)</sup> mit stärkeren neuronalen Stimulusantworten reagiert. Anscheinend ist der Effekt der Luminanzänderung aber stärker, da ansonsten die umrandeten Figuren wohl zu einer stärkeren oder zumindest gleich starken Stimulusantwort hätten führen müssen. Sie besitzen mehr Kontrastkanten, der Helligkeitskontrast von Vorder- zu Hintergrundfarbe selbst ist für beide Figurtypen jedoch identisch.

Auch ist der Einfluss der Selektivität für räumliche Frequenzen in V4 auf die vorliegenden Daten nicht eindeutig. Anhand von SUA-Daten konnte gezeigt werden, dass V4-Nervenzellen auf bestimmte räumliche Frequenzen stärker antworten als auf andere (DE VALOIS ET AL. [1982], DESIMONE & SCHEIN [1987], POLLEN ET AL. [2002]). Werden die räumlichen Fre-

<sup>(10)</sup> ROLS ET AL. [2001] variierten die Luminanz zwischen 3 und  $102,5 \frac{\text{cd}}{\text{m}^2}$ .

<sup>(11)</sup> Hier ist einschränkend zu sagen, dass WILLIFORD & MAUNSELL [2006] in ihren Experimenten den tatsächlichen Kontrast der Stimuli variierten, während in dem vorliegenden Experiment nur die Anzahl bzw. Länge an Kontrastkanten variierte, der Kontrast zwischen Figur- und Hintergrundhelligkeit aber gleich blieb. Unter der Annahme, dass die zwei Prozesse (V4 wird durch variierenden Kontrast in der Aktivität beeinflusst und V4 wird durch die Anzahl bzw. Länge an Kontrastkanten in der Aktivität beeinflusst) vergleichbar sind, könnten diese Ergebnisse trotzdem übertragbar sein.

quenzen für die gezeigten Figuren abgeschätzt<sup>(12)</sup>, so kann aufgrund der bei DESIMONE & SCHEIN [1987] und POLLEN ET AL. [2002] gezeigten Daten nicht entschieden werden, wie sich die unterschiedlichen räumlichen Frequenzen auf die Aktivität in V4 auswirken sollten, da die gezeigten Neurone die stärkste Stimulusantwort bei sehr unterschiedlichen räumlichen Frequenzen zeigten.

### **Einfluss der Stimulustypen auf die Kohärenzen**

Diese Dissertation beschäftigt sich größtenteils mit interarealen Kohärenzen und so interessiert es besonders, ob die Figurfüllung auch Einfluss auf diese Kopplung hat. Das könnte erwartet werden, da einige Stimuluseigenschaften durchaus Einfluss auf die Kohärenz haben können.

Indirekte Hinweise ergeben sich über Ergebnisse zur intraarealen Synchronisation. So haben RAY & MAUNSELL [2010] gezeigt, dass es mit zunehmendem Kontrast der präsentierten Stimuli zu einer Verschiebung der energiestärksten Frequenz im  $\gamma$ -Band-Bereich in V1 kommt. Die interareale Kohärenzfrequenz könnte theoretisch ohne Verlust der Kopplung variieren, wenn die PSD in V4 diese Verschiebung mitmachen würde (das wurde von RAY & MAUNSELL nicht untersucht) und sich damit die energiestärkste Frequenz für die interareale Kohärenz sowohl von V1 als auch von V4 ändern würde, wofür es auch experimentelle Resultate gibt (ROBERTS ET AL. [2013]; siehe auch Abschnitt 4.1 ABHÄNGIGKEIT DER KOHÄRENZFREQUENZ VOM STIMULUSKONTRAST auf Seite 89). Aber selbst wenn V4 sich nicht an die energiestärkste Frequenz von V1 anpassen würde, müsste man nicht zwangsläufig davon ausgehen, dass die Kopplung der beiden Areale zusammenbrechen würde – sofern sich die beiden lokal vorherrschenden LFP-Frequenzbereiche noch stark genug überlappen. Die Überlappung der Frequenzspektren muss vorausgesetzt werden, denn in den Frequenzbereichen, in denen keine Energie vorhanden ist, kann auch keine Phasenkopplung stattfinden<sup>(13)</sup>.

Die gefundenen Unterschiede zwischen den Figurtypen sind für alle drei Messgrößen (PC, SFC und STPC) nicht signifikant (siehe Abbildung 3.4 auf Seite 57). Wie erwähnt, könnte unter Berücksichtigung der Ergebnisse von RAY & MAUNSELL [2010] ein Unterschied in der stärksten Frequenz der Phasenkopplung erklärt werden. In dieser Arbeit wurde jedoch für die Populationsanalysen über Zeit-Frequenz-Fenster gemittelt, die vermutlich in der Frequenzdomäne zu breit waren, um bei kleinen Frequenzverschiebungen unterschiedliche Werte zu liefern: Es wurden 14 – 16 Hz Frequenzänderungen bei einem starken Kontrastunterschied gefunden; die

---

<sup>(12)</sup> Die gefüllten Figuren haben einen mittleren Durchmesser von  $0,716^\circ$  (siehe Tabelle 2.1 auf Seite 18) was einer räumlichen (Haupt-)Frequenz von  $1,432 \frac{\text{cyc}}{\text{deg}}$  (*cycles per degree*) entspricht, umrandete Figuren besitzen eine Linienstärke von  $0,099^\circ$ , was einer räumlichen Frequenz von  $0,198 \frac{\text{cyc}}{\text{deg}}$  entsprechen würde. Da die Kanten zwischen hellen und dunklen Pixeln viele räumliche Frequenzen enthalten, ist das reale Spektrum deutlich komplexer anzunehmen.





<sup>(13)</sup> Ohne Amplitude haben berechnete Phasenwinkel keine Aussagekraft.

hier verwendeten Frequenzfenster waren um die stärksten Frequenzen gemittelt ausgerichtet und hatten eine Breite von 31,3 (PC) und 35,9 Hz (SFC und STPC).

Insgesamt zeigen die Ergebnisse, dass sich die Daten – trotz der unterschiedlichen Stimuli – nicht wesentlich unterscheiden und die Daten beider Figurtypen zusammen analysiert werden können.

### 4.3.3 VERHALTENSLEISTUNGEN



Auch wenn die Verhaltensleistung des Versuchstieres hauptsächlich daraufhin analysiert wurde, ob es die Aufgabe zufriedenstellend lösen konnte, so wurden doch auch noch weitere Untersuchungen gemacht, um systematische Fehler auszuschließen, die auf Probleme des Tieres mit der Aufgabe oder andere Unregelmäßigkeiten hinweisen könnten. Unterschiede in den Verhaltensleistungen zwischen Datenuntergruppen (EP oder DP, *att in* oder *att out* bzw. *fig in* oder *fig out*) können auf Probleme hindeuten, die man anhand der neuronalen Daten unter Umständen nicht erkennen würde.

Zwischen den Aufmerksamkeitsbedingungen *att in*  und *att out*  bzw. *fig in*  und *fig out*  wurde ein Performance-Unterschied gefunden (Tabelle 3.2 auf Seite 59). Dieser Unterschied tritt etwas stärker in der DP auf, d.h. wenn zwei Figurensequenzen simultan gezeigt werden, und ist dort hoch signifikant ( $p = 1,83 \cdot 10^{-4} \langle *** \rangle$ ;  $n = 15$ ). Wird nur eine Figurensequenz zur gleichen Zeit präsentiert (EP), so ist die Performance in den beiden Bedingungen ähnlicher und nicht signifikant voneinander unterschiedlich ( $p = 0,32 \langle - \rangle$ ;  $n = 11$ ). Da die Exzentrizität relativ zur Fovea der beiden Sequenzpositionen identisch ist, kann der Grund nicht in einem unterschiedlichen Abstand der Figurensequenzen zur Fovea zu finden sein. Hier wäre zu erwarten gewesen, dass die Figurensequenz, die näher an der Fovea liegt, besser erkannt werden kann, da mit steigender Exzentrizität das Auflösungsvermögen der Retina sinkt (MERIGAN & KATZ [1990], KANDEL ET AL. [2000], Kapitel 21, Seite 419).

Es wäre möglich, dass die minimalen Unterschiede in der Fixationsposition (siehe Abschnitt 3.1.2 AUGENPOSITIONEN auf Seite 52) eine Rolle spielten, so dass die effektive Exzentrizität im realen Versuch doch nicht für beide Aufmerksamkeitsbedingungen identisch war. Dies ist bei dem extrem kleinen Unterschied von  $7,64 \cdot 10^{-3} \pm 2,74 \cdot 10^{-3} \text{ }^\circ$  Sehwinkel in der mittleren Fixationsposition aber praktisch ausgeschlossen.

Der Unterschied der Reaktionszeiten zwischen der DP und EP ist zunächst nicht einleuchtend. Trotz der einfacheren Aufgabe und der höheren Performance (Abschnitt 3.1.4.1 VERHALTENS DATEN auf Seite 57), benötigte das Versuchstier in der EP offensichtlich etwas mehr Zeit für eine korrekte Antwort, was sich in den längeren Reaktionszeiten niederschlug. Die genauere Untersuchung der EP-Reaktionszeiten liefert dafür eine mögliche Erklärung (siehe Abschnitt 3.1.4.2 REAKTIONSZEITEN auf Seite 60). So zeigt der Vergleich der Tage mit Block-Präsentation und eingestreuten EP-Trials, dass bei der Blockpräsentation die Reaktionszeiten praktisch identisch mit denen der DP sind. Bei eingestreuten Trials sind sie jedoch signifikant länger und besitzen eine größere Varianz. Das deutet daraufhin, dass das Versuchstier

durch den ständigen Wechsel von den häufigen DP- zu den seltener auftretenden EP-Trials längere Zeit zum Reagieren benötigt, ohne die Aufgabe mit einer schlechteren Performance zu bewältigen.

Die kürzeren Reaktionszeiten in der *att out*-Bedingung  im Vergleich zur *att in*-Bedingung  gehen mit einer schlechteren Performance einher, was sich auch mit Literaturangaben deckt (siehe Tabelle 3.2 auf Seite 59, WICKELGREN [1977], THORPE ET AL. [1996], FÖRSTER ET AL. [2003], PRINZMETAL ET AL. [2005] und CHITTKA ET AL. [2009]). So kann die schnelle Reaktionszeit auf Kosten der Performance gehen, dies muss aber nicht immer der Fall sein (BELL ET AL. [1982], WANNIG [2006], Kapitel 3.1.4, Seite 41f.).

Interessant ist die Tatsache, dass die Präferenz in der Performance für die *att in*-Sequenz speziell die Häufigkeit der Lates reduzierte ( $p = 6,1 \cdot 10^{-5}$ <sup>\*\*\*</sup>;  $n = 15$ ). D.h. bei der Ausrichtung der Aufmerksamkeit auf die linke obere Figurensequenz hat das Versuchstier F die Initialfigur seltener wiedererkannt, aber wenn, dann schneller als auf der anderen Position (siehe Tabelle 3.2 auf Seite 59 und Abbildung 3.7 auf Seite 62). Der Grund für diesen Unterschied ist nicht ersichtlich. Möglich wäre eine individuelle Verhaltenspräferenz für die untere rechte Figurposition, die nur zum Vorschein kam, wenn es einen Distraktor zu ignorieren galt. In den früheren Daten (vor 2006) war eine Präferenz für eine Figurposition schwächer ausgeprägt (3,7 % Differenz in der Performance). Bei den Versuchstieren M mit 0,4 % (persönliche Mitteilung von Dipl.-Biol. Katja Taylor) und B mit 0,6 % Unterschied (persönliche Mitteilung von M.Sc. Iris Grothe) in der DP ist dieser Effekt praktisch nicht existent<sup>(14)</sup>. Das spricht tatsächlich für eine individuelle Verhaltenspräferenz, die sich mit der Zeit entwickelt hat, und gegen eine generelle Präferenz, die allen Versuchstieren gemeinsam wäre. Trotz dieser Unterschiede bei den Lates ist kein negativer Einfluss auf die Ergebnisse der neuronalen Daten zu erwarten, da nur die richtig beantworteten Trials weiter analysiert wurden und deren Anzahl für die beiden Aufmerksamkeitsbedingungen nicht identisch, aber vergleichbar gehalten wurde.

Eine weitere Erklärungsmöglichkeit wäre eine Läsion in einem der beiden Areale. In V1 waren die Elektroden chronisch implantiert und es kann nicht ausgeschlossen werden, dass beim Einfahren der Elektroden kleinste Mikroblutungen ausgelöst wurden. NORMANN [1995] beschreibt Mikroblutungen entlang der Wege der Elektroden von Utah-MEAs<sup>(15)</sup>, die wahrscheinlich durch die Implantation ausgelöst wurden. Auch wurden eine Zeit lang, bevor die hier gezeigten Daten erhoben wurden, die V1-Elektroden vor jeder Datenaufnahme um weniger als einen Millimeter vor- und nach der Aufnahme zurückgefahren. Wiederholte Penetration des Gehirngewebes durch die Elektroden erhöht die Gefahr von intrakortikalen Mikroblutungen (PALMER [1990] geht davon aus, dass Mikroblutungen durch das wiederholte

<sup>(14)</sup> Für das letztere Versuchstier gilt es zu bedenken, dass es mit deutlich höherer Gesamtleistung arbeitete (~95 %) und die Stimuluspositionen zwischen den Aufnahmetagen variierten. Aufgrund der hohen Performance könnte es zu einem Sättigungseffekt gekommen sein, so dass Unterschiede zwischen den Bedingungen schwerer zu erkennen sind.

Die beim Versuchstier B von Tag zu Tag leicht variierenden Stimuluspositionen könnten ebenfalls zu den unterschiedlichen Ergebnissen beigetragen haben.

<sup>(15)</sup> Utah-Arrays bestehen aus einer dreidimensionalen Siliziumplatte mit meist 100 Elektroden, die 1,5 mm lang sind und eine Fläche von ca. 16 mm<sup>2</sup> abdecken (CAMPBELL ET AL. [1991], ROUSCHE & NORMANN [1998]).



Einfahren einer Elektrode ausgelöst werden können). Auch ist es grundsätzlich denkbar, dass die implantierten Elektroden selbst die neuronale Verarbeitung beeinträchtigen könnten. Die potentielle lokale Zerstörung des Nervengewebes bzw. Störung der neuronalen Prozesse in V1 müsste zur Erklärung der schlechteren Performance im Gesichtsfeld-Bereich der oberen linken Stimulusposition erfolgt sein. Dieser Bereich wurde vom V1-MEA aber überhaupt nicht abgedeckt. Gäbe es dort eine Läsion oder eine andere Beeinträchtigung der neuronalen Aktivität, könnte sie nicht auf die Elektroden zurückgeführt werden. Die V1-Elektroden scheiden damit als Ursache aller Wahrscheinlichkeit nach aus.

Die V4-Elektroden wurden täglich neu in den Kortex eingefahren, was die Gefahr einer Läsion erhöht (siehe PALMER [1990]). Man ist geneigt anzunehmen, dass sich Mikroläsionen in V4 jedoch auf die Performance in beiden Aufmerksamkeitsbedingungen auswirken sollte, da beide Figurensequenzen in dem V4-RF lagen, dessen repräsentierende Neuronenpopulation beide Stimuli verarbeitet hat. Auch bei der Präsentation nur eines Stimulus sollte dieser schlechter (oder überhaupt nicht) verarbeitet werden können. Wie Ergebnisse von DE WEERD ET AL. [1999] und DE WEERD ET AL. [2003] zeigen, kann nach der Zerstörung von Teilen von V4 die Performance durch neben einem Zielstimulus platzierten Distraktor noch einmal deutlich abnehmen<sup>(16)</sup>. Und tatsächlich ist die Performance ohne einem Distraktor in der EP etwas besser. Trotzdem ist aufgrund der hohen Performance in beiden Präsentationsbedingungen und des relativ geringen Unterschiedes, der auch gut mit der einfacheren Aufgabe erklärt werden kann, nicht von einer Läsion auszugehen. Diese Erklärungsansätze sind also ebenfalls nicht plausibel.

Ob eine horizontale-vertikale Anisotropie (HVA; eine höhere Verhaltensleistung auf dem horizontalen als auf dem vertikalen Meridian) und/oder eine vertikale Meridian-Asymmetrie (VMA; eine höhere Verhaltensleistung im unteren als im oberen Gesichtsfeld) die Ursachen für den Performanceunterschied zwischen den Aufmerksamkeitsbedingungen sind (CARRASCO ET AL. [2001]), durch die es zu unterschiedlich starker Verarbeitung im Gesichtsfeld kommen kann, kann nicht abschließend geklärt werden. Dazu hätten deutlich mehr Stimuluspositionen untersucht werden müssen, was im Rahmen dieses Versuches nicht angebracht gewesen wäre.

Weiterhin wurden Unterschiede in der Reaktionszeit der Hits der DP gefunden, wobei der Häufigkeitsverlauf im ersten und letzten Morphzyklus die kürzesten Reaktionszeiten zeigt (Abbildung 3.8 auf Seite 63). Dies könnte darauf hindeuten, dass das Versuchstier am Beginn des Trials besonders konzentriert arbeitete (und daher schneller und mit einer kleinen Varianz antwortete). Ebenso reagierte es am Ende der längsten Trials (wenn es wissen konnte, dass die nächste Figur die Zielfigur sein wird) am schnellsten und mit der geringsten Varianz von

---

<sup>(16)</sup> In den genannten Arbeiten wurden Teile des Kortex komplett entfernt und damit jegliche Verarbeitung in den betroffenen Bereichen unterbunden. Sie stellen damit einen noch größeren Eingriff als eine Läsion dar. Im Unterschied zu den meist verwendeten Methoden eine künstliche Läsion zu setzen, werden bei der Abtragung der grauen Substanz auch die durchziehenden Axone durchtrennt (BLAIZOT ET AL. [1999]), was die Verarbeitung auch in anderen Teilen des Gehirn beeinträchtigen bzw. verändern könnte.

allen Sequenzlängen. Das spricht für eine klare Erwartungshaltung des Versuchstiers. Wenn die Zielfigur bis zum Morphzyklus 4 noch nicht aufgetreten ist, muss sie im darauffolgenden letzten Morphzyklus erscheinen.

Bei den Earlies zeigte sich ein zu frühes Antworten insbesondere während der Antwortfenster vorangegangener Morphzyklen und damit bei den falschen Figures (Abbildung 3.9 auf Seite 64). Dies deutet daraufhin, dass die gerade präsentierte Figur mit der Zielfigur verwechselt wurde. Ob die Repräsentation der Zielfigur im Arbeitsgedächtnis zu Beginn des Trials gar nicht erst erfolgte oder dessen Repräsentation im Laufe des Trials verloren ging, kann nicht beantwortet werden. Ebenfalls bei den Earlies war eine Zunahme der Häufigkeit der Earlies mit den Morphzyklen zu beobachten. Dies spricht für eine Erwartungshaltung: Je länger der Trial dauert, desto wahrscheinlicher ist das Auftauchen der Zielfigur und desto eher macht das Versuchstier Fehler. Als alternativen (oder zusätzlichen) Erklärungsansatz könnte man anführen, dass das Konzentrationsvermögen im Laufe der Trials nachließ und damit die Impulskontrolle des Versuchstiers beeinträchtigt wurde. Eine Abgrenzung der beiden Erklärungsmöglichkeiten ist im Rahmen der vorliegenden Daten nicht möglich.



Die Häufigkeit der Lates ist in den drei kürzesten Sequenzlängen mit etwa 20 % konstant und ist nur in den längsten Trials stark reduziert. Dies spiegelt vermutlich die Erwartungshaltung des Versuchstiers wider und zeigt, dass das Versuchstier die Zeit im Trial gut abschätzen konnte und für die letzte Figur nicht auf die Formdiskriminierung angewiesen war, da mit steigender Triallänge die Wahrscheinlichkeit der auftretenden Zielfigur zu- und die der Folgefiguren abnimmt.

Obwohl es nachweislich Unterschiede in der Performance und den Reaktionszeiten zwischen den Aufmerksamkeitsbedingungen gibt, sind diese doch eher klein und deuten auf kein Problem mit dem Experiment hin.



#### 4.3.4 EINZEL- UND DUALE PRÄSENTATIONEN

Durch den Vergleich der Stimulusantworten, insbesondere in der EP, kann untersucht werden, ob die abgeleiteten Neuronenpopulationen wie gefordert aktiviert wurden. Im Vergleich mit den Stimulusantworten in der DP kann diese Einschätzung noch verfeinert werden. Im Folgenden werden die Stimulusantwort in den V1- und V4-Neuronenpopulationen und die Phasenkohärenz zwischen den beiden für die EP und DP genauer untersucht.



##### Unterschiede der V1-Stimulusantworten zwischen Präsentationskonditionen



Die neuronale Stimulusantwort ist wie erwartet in V1 bei der EP deutlich unterschiedlich zwischen den beiden Aufmerksamkeitsbedingungen. Da nur in der *fig in*-Bedingung  eine Figurensequenz im V1-RF liegt, nicht aber in der *fig out*-Bedingung , wird die abgeleitete Neuronenpopulation nur im ersteren Fall überhaupt visuell stimuliert. Die praktisch nicht vorhandene Stimulusantwort in der *fig out*-Bedingung bestätigt somit, dass die Figurensequenzen für V1 weit genug voneinander entfernt platziert wurden, um eine unerwünschte

Kreuzaktivierung mit der abgeleiteten Neuronenpopulation auszulösen (siehe Abbildung 3.12 auf Seite 67).

In der DP-Bedingung zeigt sich ebenfalls ein Unterschied zwischen den beiden Aufmerksamkeitsbedingungen (siehe Abbildung 3.24 auf Seite 75), wobei höhere PSD in der *att in*-Bedingung  im Vergleich zur *att out*  gefunden wurden. Solch ein Aufmerksamkeitseffekt in V1 speziell in den LFP-Daten wird nur selten beschrieben (zum Beispiel von BUFFALO ET AL. [2011] und GROTHE ET AL. [2012]). Eine ausführlichere Diskussion des V1-Aufmerksamkeitseffekts wird in Abschnitt 4.3.5.1 V1-STIMULUSANTWORT auf Seite 109 dargelegt.

### Unterschiede der V4-Stimulusantworten zwischen Präsentationskonditionen

Im Areal V4 wird kein Unterschied zwischen den beiden Präsentationsbedingungen *fig in*  und *fig out*  erwartet. Im Fall der EP liegt in beiden Bedingungen jeweils nur eine Figurensequenz im V4-RF. Zwar sollte die Stimulusantwort in beiden Fällen gleich sein, jedoch konnten die Elektroden nicht immer ganz dieser Anforderung entsprechend platziert werden, so dass die Figurensequenzen die abgeleitete Neuronenpopulation nicht immer gleich stark aktiviert haben, auch wenn der Unterschied durch die Datenselektion auf ein vertretbares Maß begrenzt werden konnte. In der Abbildung 3.14 auf Seite 68 zeigt sich dies in der stärkeren PSD-Stimulusantwort auf die *fig in*-Bedingung, während bei den Feuerraten kein Unterschied nachweisbar ist (Teil B der Abbildung 3.15 auf Seite 69). Grund für den Unterschied zwischen den LFP- und AP-Daten könnte die geringe Anzahl an MUA-Daten sein. So ist es denkbar, dass sich auch in den MUA-Populationsdaten ein vergleichbarer Unterschied zwischen den Präsentationsbedingungen gezeigt hätte, wenn ebenso viele Datensätze wie für die PSD-Daten vorliegen würden. So vergleicht man nun zwei Datenpopulationen mit 24 bzw. 6 Werten. Da der Unterschied in der PSD nicht sehr stark ausfällt, könnte er bei den MUA-Daten aufgrund der wenigen Daten nicht sichtbar bzw. messbar sein.

In der DP liegen beide Figurensequenzen simultan im V4-RF und jeweils eine von ihnen ist mit Aufmerksamkeit belegt. Hier ist ebenfalls kaum ein Unterschied zwischen den Präsentationsbedingungen zu erwarten, da beide Figurensequenzen V4 zum Teil zwar unterschiedlich stark, aber durch die pseudo-randomisierte Auswahl der Aufmerksamkeitsbedingung in der Summe über die Trials und Tage doch in beiden Bedingungen gleich stark visuell treiben sollte. Tatsächlich kann für die LFP-Daten kein Unterschied zwischen den Aufmerksamkeitsbedingungen nachgewiesen werden ( $p = 0,984$  (–);  $n = 39$ ; Abbildung 3.27A auf Seite 77); bei den Feuerraten zeigt sich dagegen ein nicht erwarteter Unterschied zwischen der *att in*  und *att out*-Bedingung  ( $p = 0,020$  (\*);  $n = 9$ ; Abbildung 3.27B). Dass bei den MUA-Ergebnissen eine stärkere Stimulusantwort in der *att out*-Bedingung gemessen wird, könnte daran liegen, dass es zu einem zufälligen (bzw. zumindest zu einem nicht nachvollziehbaren) systematischen Unterschied in der Abdeckung der V4-RFs durch die beiden Stimuli kam, wobei die

großen Neuronenpopulationen (LFP) im Mittel gleichmäßiger aktiviert wurden als die kleinen (MUA).

### **Unterschiede der interarealen Kohärenz zwischen Präsentationskonditionen**

Wenn man die Phasenkohärenz als einen Mechanismus auffasst, der den verhaltensrelevanten Informationsfluss zwischen zwei Arealen trotz der Anwesenheit eines Distraktors auf den relevanten beschränkt, könnte es auch möglich sein, dass die Stimulation ohne Distraktor zu keiner messbaren Kohärenz führt, da keine Selektion eines Stimulus notwendig ist. Die hier analysierten Daten (mit Ausnahme der STPC-Populationsdaten, die nur einen Trend, aber keinen signifikanten Unterschied zeigen; siehe Abbildung 3.22 auf Seite 73) zusammen mit anderen Studien (z.B. BOSMAN ET AL. [2012]) zeigen jedoch eine Kohärenz auch ohne eine Konkurrenzsituation (siehe Abbildung 3.17 auf Seite 70 und 3.21 auf Seite 73). Während diese Phasenkohärenz in den hier gezeigten Daten schwächer ohne als mit dem Konkurrenzstimulus ist (vergleiche die eben genannten Abbildungen mit 3.32 und 3.33 auf Seite 81), ist sie bei BOSMAN ET AL. in der Einzelpräsentation höher als in der Konkurrenzsituation (vergleiche dort Abbildung 2 E und F mit K und L). Der Unterschied wird auch nicht durch Kreuzaktivierung in V1 erklärt, wobei sich die beiden Populationen gegenseitig so beeinflussen, dass die Kohärenz niedriger als in der EP-Bedingung ist. Die Daten von BOSMAN ET AL. (Abbildung 2C und D) zeigen klar, dass keine Kreuzaktivierung stattfindet, ebenso wenig wie in diesem Experiment (siehe Abbildung 3.12 auf Seite 67). Eine mögliche Ursache für den Unterschied könnte in den deutlich unterschiedlichen, benutzten visuellen Stimuli zu finden sein. Während bei BOSMAN ET AL. eine einfache Verbiegung eines Streifenmusters erkannt werden musste, sollte in dem hier verwendeten Paradigma eine komplexe Formdiskrimination durchgeführt werden. Das hier verwendete anspruchsvollere Paradigma könnte zu einer stärkeren Modulation der Phasenkohärenz durch Aufmerksamkeit geführt haben (LUCK ET AL. [1997], TAYLOR ET AL. [2005]) oder aber möglicherweise die Kohärenz grundsätzlich beeinflusst haben. Diese Erklärungsansätze lassen sich jedoch nicht abschließend verifizieren.

Spricht die gefundene Phasenkohärenz in der EP-Kondition gegen die Hypothese, dass eine erhöhte Kohärenz zwischen neuronalen Populationen verhaltensrelevante Information gegenüber irrelevanter selektiert? Nicht zwangsläufig; so deuten die Ergebnisse darauf hin, dass unabhängig von der Anzahl der gezeigten Stimuli und damit einer etwaigen Konkurrenzsituation, immer eine gewisse Kohärenz zwischen den Neuronenpopulationen aufgebaut wird, um den Informationsfluss zu gewährleisten. Und insofern kann das Ergebnis, dass auch in der EP eine deutlich messbare Phasenkohärenz zu finden ist, als Hinweis auf die Richtigkeit der CTC-Hypothese gewertet werden. Mehr dazu wird im Abschnitt 4.4 KOHÄRENZ OHNE KONKURRENZ IN DER EP auf Seite 113 geschrieben.

### 4.3.5 EINFLUSS VON AUFMERKSAMKEIT AUF DIE STIMULUSANTWORT

Das zentrale Experiment untersucht die Modulation der Phasenkohärenz zwischen den abgeleiteten Neuronenpopulationen in V1 und V4. Jedoch wurden auch Modulationen der Stimulusantworten in den Neuronenpopulationen gefunden. Wie diese zustande gekommen sind und ob sie einen Einfluss auf die Deutung der Phasenkohärenz-Modulation haben, soll im Folgenden genauer diskutiert werden.

#### 4.3.5.1 V1-STIMULUSANTWORT

Ein Ergebnis des hier vorgestellten Experiments zeigt eine schwache aber signifikante Modulation der V1-Stimulusantwort<sup>(17)</sup> durch selektive Aufmerksamkeit. Früher wurde stark diskutiert, ob es überhaupt einen messbaren Einfluss von Aufmerksamkeit auf die neuronale Aktivität in V1 gibt (POSNER & GILBERT [1999], SENGPIEL & HÜBENER [1999]), dann aber zunehmend häufiger beschrieben und ist inzwischen weitgehend akzeptiert. Aktivitätszunahmen durch selektive Aufmerksamkeit werden mit praktisch allen Messverfahren gefunden: So für fMRT-Daten bei SENGPIEL & HÜBENER [1999], MUNNEKE ET AL. [2008], GANDHI ET AL. [1999], BREFCZYNSKI & DEYOE [1999] und SIMOLA ET AL. [2009], für AP-Daten bei ROELFSEMA ET AL. [1998], SUPÈR & ROELFSEMA [2005], MCADAMS & REID [2005] und VAN DER TOGT ET AL. [2006] und für  $\gamma$ -LFP-Daten bei BUFFALO ET AL. [2011], GROTHE ET AL. [2012]. Es wird aber nicht immer eine Zunahme der Stimulusantwort gefunden. Ebenso gibt es aber auch Ergebnisse, die keinen (BOSMAN ET AL. [2012], RAY & MAUNSELL [2010]) oder sogar einen negativen Aufmerksamkeitseffekt in V1 für LFP- und intraareale SFC-Daten zeigen (CHALK ET AL. [2010]). Woher diese Diversität der Ergebnisse rührt, ist nicht immer klar. Die unterschiedlichen experimentellen Umstände spielen dabei sicherlich eine große Rolle (beispielsweise wurden unterschiedliche Stimuli benutzt und die abgeleiteten Neurone werden aufgrund ihrer Selektivität für bestimmte Stimuluseigenschaften unterschiedlich auf diese geantwortet haben).

In CARRASCO [2011] werden Ergebnisse genannt, die darauf hindeuten, dass der Aufmerksamkeitseffekt in V1 durch Feedback-Aktivität von höheren extrastriären Arealen induziert wird, indem die lokale Aktivitäts- und Verarbeitungsprozesse moduliert werden. WALLACH & MAROM [2012] konnten nachweisen, dass Netzwerk-Synchronisationen Einfluss auf das

---

<sup>(17)</sup> Der Aktivitätsverlauf in V1 sieht für die untersuchte V1- und V4-PSD- sowie die V4-PSTH-Datensätze sehr ähnlich aus. Fünfzig Millisekunden nach Präsentationsbeginn wird eine transiente neuronale Antwort sichtbar – in den Zeit-Frequenz-Analysen praktisch nur im  $\gamma$ -Bereich; der Verlauf des V4-PSTH gleicht dabei deutlich einem Schnitt durch den V4- $\gamma$ -Bereich (Abbildung 3.23 auf Seite 75, 3.25 auf Seite 76 und 3.26 auf Seite 77). Vergleichbare Latenzen für den Beginn der Stimulusantwort in V1 wurden bei ähnlichen Aufgabenstellungen ermittelt (44–67 ms nach SCHMOLESKY ET AL. [1998], 52 ms nach BAIR ET AL. [2002] und SMITH [2003], 55 ms nach BAUER & HEINZE [2002] und LAMME ET AL. [2002]); längere Latenzen werden seltener angegeben (72 ms nach LAMME & ROELFSEMA [2000]). Bei GAWNE ET AL. [1996] korrelierten die Latenzunterschiede vor allem mit dem Stimuluskontrast (je kontrastreicher der Stimulus, desto kürzer die Latenz), während die Aktivität hauptsächlich mit der Stimulusform korrelierte. Für V4 werden Latenzen mit 104–106 ms (SCHMOLESKY ET AL. [1998], LAMME & ROELFSEMA [2000]) in der Literatur genannt und stimmen gut mit den hier gefundenen 100–150 ms überein.

Schwellenpotential von einzelnen Zellen haben und deren Aktivität und Eigenschaften im Netzwerkverbund beeinflussen.

### Modelle für die Modulation der Stimulusantworten durch Aufmerksamkeit


Es wurde versucht die Art des Einflusses von Aufmerksamkeit auf die neuronale Aktivität mittels verschiedener Modelle zu beschreiben und zu verstehen. CHEN & SEIDEMANN [2012] haben mit einem additiven Modell die Aufmerksamkeitseffekte in ihren *voltage-sensitive dye imaging* (VSDI)-Daten erklärt (zu den Modellen siehe auch Abschnitt 1.2 AUFMERKSAMKEIT auf Seite 6). Theoretisch sollten VSDI-Daten und LFPs vergleichbare Ergebnisse zeigen. Während VSDI die summierten Membranpotentiale in einem Bereich mit dem Radius von etwa 230  $\mu\text{m}$  widerspiegelt (CHEN & SEIDEMANN [2012], CHEN ET AL. [2012]), sind dies bei den LFP-Daten die summierten dendritischen Aktivitäten der exzitatorischen Zellen und inhibitorischen Interneuronen (GIESELMANN & THIELE [2008]) aus einem Bereich von circa 500  $\mu\text{m}$  (KRUSE & ECKHORN [1996]; aber siehe auch Abschnitt 2.3.5.1 MULTIELEKTRODENARRAYS auf Seite 26). CARRASCO [2011] berichtet von einem additiven Effekt durch Aufmerksamkeit in fMRT-Daten. Für AP-Daten muss das additive Modell nicht unbedingt gelten, da Nicht-Linearitäten zwischen dem Membranpotential und der Feuerrate eines Neurons eine Rolle spielen (CHEN & SEIDEMANN [2012]). Dieser Sachverhalt kann hier aber nicht weiter untersucht werden, da keine APs in V1 abgeleitet wurden.

Die in Abbildung 3.24 auf Seite 75 gezeigten Daten unterstützen das additive Modell für die PSD-Daten in V1: Die Datenpunkte liegen parallel zur Diagonalen und zeigen keine multiplikative Abhängigkeit (in dem Fall würde sich der Abstand der Datenpunkte zur Diagonalen proportional mit dem Abstand zum Nullpunkt vergrößern, er bleibt aber nahezu konstant). Durch Aufmerksamkeit scheint es in V1 zu einer Erhöhung der PSD um einen konstanten Betrag zu kommen, unabhängig von der Stärke der Stimulusantwort.

#### 4.3.5.2 V4-STIMULUSANTWORT

Die Erhöhung der stimulusgetriebenen lokalen  $\gamma$ -Band-Synchronisation in V4 abhängig von selektiver Aufmerksamkeit konnte bereits früher gezeigt werden, wurde intensiv untersucht (DESIMONE & DUNCAN [1995], FRIES ET AL. [2001], TAYLOR ET AL. [2005]) und ging zum Teil mit einer starken Verhaltensabhängigkeit einher (TAYLOR ET AL. [2005]). Diese Aufmerksamkeitseffekte bei der neuronalen Stimulusantwort in V4 sind dabei deutlich stärker als in V1. Es konnte gezeigt werden, dass die Modulation der neuronalen Aktivität durch Feedback-Verbindungen von FEF, *inferior temporal*er Kortex (IT) und anderen kortikale Arealen zustande kommt (GREGORIOU ET AL. [2012], BUJA & TIESINGA [2008], GATTASS ET AL. [2005]), ebenso wie subkortikale Kerne (SAALMANN ET AL. [2012], SCHMID ET AL. [2012]). Die Zunahme der PSD spricht für einen Mechanismus, der selektiv die Verarbeitungseffizienz des attendierten Objektes erhöht (MÜLLER & KLEINSCHMIDT [2004], MUNNEKE ET AL. [2008]).

Die Gesamtaktivität der abgeleiteten V4-Populationen sollte in diesem Experiment jedoch nicht durch Aufmerksamkeit moduliert werden, da im V4-RF zwei sehr ähnliche Stimuli lie-

gen, von denen je nach Aufmerksamkeitsbedingung jeweils eine attendiert und die andere ignoriert wird. Und tatsächlich kann kein signifikanter Unterschied in der gemessenen nPSD zwischen den beiden Bedingungen festgestellt werden (Teil A der Abbildung 3.27 auf Seite 77), was jedoch nicht für die PSTH der Fall ist (Abbildung 3.27B). Hier wird eine höhere Feuerrate in der *attout*-Bedingung  gemessen. Der Grund dafür ist nicht ganz klar. Da die MUA-Aktivität in V4 aus einem kleineren kortikalen Bereich als die nPSD aufgenommen wird, kann der Unterschied möglicherweise dadurch erklärt werden, dass die wenigen Zellen nahe der Elektrode nicht gleich stark von den beiden Figurensequenzen aktiviert wurden. Für die großen Neuronenpopulationen der nPSD-Messung war dies jedoch nachweislich der Fall (siehe Abschnitt 2.5.5 DATENSELEKTION auf Seite 45 und speziell Tabelle 2.3 auf Seite 47). Dadurch fiel der Einfluss der Aufmerksamkeit auf die kleine Neuronenpopulation möglicherweise anders aus, als das bei den durch die LFP-Daten abgeleiteten großen Populationen der Fall war.

### Ursache der rhythmischen V4-Stimulusantwort

An dieser Stelle soll noch kurz auf die Modulation der V4-Stimulusantwort im Rhythmus der Morphzyklen eingegangen werden (Abbildung 3.13 auf Seite 68 und 3.25 auf Seite 76). Ob der Rhythmus durch die Beschleunigungskomponente des Morphens oder durch neuronale Mechanismen der Formerkennung oder anderer neuronale Prozesse den Daten aufgeprägt wurde, lässt sich nicht entscheiden. Obwohl V4 nicht primär für Bewegungswahrnehmung bekannt ist, sind doch Zellen vorhanden, die Geschwindigkeit verarbeiten (ROE ET AL. [2012]) und die gezeigte Form ändert sich in der Mitte der Morphzyklen am schnellsten. Es wäre daher denkbar, dass V4 mit einer stärkeren Stimulusantwort auf die schnelle Formveränderung reagiert, zumal die neuronale Repräsentation der Form in dieser Zeit am schnellsten aktualisiert werden muss. Eine weitere Erklärung könnte eine Erwartungshaltung für das Auftreten der Zielfigur sein, die nachweislich die Verhaltensleistung verbessern (ROHENKOHL ET AL. [2012]) und sich in der einen oder anderen Form auch in den neuronalen Daten widerspiegeln könnte, zum Beispiel in einer erhöhten Stimulusantwort.

Da für die Populationsanalysen die  $\gamma$ -Aktivität über zwei komplette Morphzyklen gemittelt wurde, hat die Zeitstruktur innerhalb der Morphzyklen keinen Einfluss auf diese Daten.

## 4.4 SCHLUSSFOLGERUNGEN

Nachdem nun alle experimentellen Ergebnisse diskutiert wurden, bleibt die Frage, ob die ursprünglich formulierte Hypothese bestätigt werden konnte oder nicht. Im Folgenden wird dazu die Fragestellung, ob die Information über einen verhaltensrelevanten Stimulus selektiv durch das visuelle System gebahnt werden kann, indem die effektive Konnektivität durch Modulation der kohärenten Aktivität zwischen den Neuronenpopulationen in V1 und V4 im Rahmen der CTC-Hypothese aufmerksamkeitsabhängig verändert wird im Detail diskutiert und soll danach im Ganzen beantwortet werden.

Zuvor gilt es jedoch anzuerkennen, dass ein Beweis für die einzelnen Aussagen im Sinne der Mathematik bzw. Logik hier nicht möglich ist. Wie auch BUZSÁKI in seinem Buch darlegt, können naturwissenschaftliche Theorien immer nur so lange bestätigt werden, bis Gegenargumente gefunden werden (BUZSÁKI [2006], Kapitel 13, Seite 359).

Zur Falsifikation der CTC-Hypothese müsste es gelingen, kortikalen<sup>(18)</sup> Signaltransfer ohne Kohärenz zu finden. Entsprechende Modelle für neuronale Netzwerke gibt es, wie ROLLS ET AL. [2012] zeigen konnten. Dies würde einem neuronalen Kode entsprechen, dem keine spezifische zeitliche Struktur inne wohnt. Neben Literatur zum Ratenkode im peripheren Nervensystem und der Rekodierung in den frühen sensorischen Arealen ist dem Autor keine Literatur bekannt, die dies explizit zeigen konnte. Vielmehr zeigt sich, dass in der zeitlichen Struktur der gemessenen Signale eine große Menge an Information enthalten ist (THORPE ET AL. [2001], FRIES ET AL. [2007], KAYSER ET AL. [2009], TIESINGA & SEJNOWSKI [2010]). So konnten zum Beispiel REICH ET AL. [2000] zeigen, dass die vermittelte Information von APs auch vom Intertrial-Intervall abhängig ist.

Kohärenz ohne Signaltransfer kann dagegen gefunden werden. Bei der Ausbildung von langreichweitigen, interarealen Synchronisationen im Rahmen epileptischer Erkrankungen werden zwar sehr starke Phasenkopplungen aufgebaut, jedoch werden dadurch die neuronalen Prozesse soweit beeinträchtigt, dass es bis zum Bewusstseinsverlust kommen kann (UHLHAAS & SINGER [2006], FRIES [2005], MARIEB [2001], Kapitel 15, Seite 548; KANDEL ET AL. [2000], Kapitel 46, Seite 922).

Es ließen sich Experimente durchführen, um zu testen, ob die Kohärenz nur ein Epiphänomen des eigentlichen Signaltransfersprozesses ist. So könnte man versuchen, durch Mikrostimulation die Kohärenz zwischen Neuronenpopulationen in unterschiedlichen Arealen zu stören und dabei zu prüfen, ob dadurch ebenfalls auch der Signaltransfer gestört wird. Leider hat diese Methode den Nachteil, dass nicht ausgeschlossen werden kann, dass neben der reinen Kohärenz auch die neuronalen Prozesse gestört werden, denen die Kohärenz als Epiphänomen aufliegt<sup>(19)</sup>. Durch das etwaige Ergebnis, dass durch die Stimulation sowohl die Kohärenz als auch der Signaltransfer zusammenbricht, lässt sich weder die eine, noch die andere Hypothese bekräftigen.

Daraus folgt, dass neben den zuerst genannten grundsätzlichen Einschränkungen ebenfalls zugestanden werden muss, dass die CTC-Hypothese bisher nicht falsifiziert wurde, auch nicht durch theoretische Modelle. Dazu müsste es möglich sein, ein neurophysiologisch plausibles neuronales Netzwerk ohne Synchronisation und Kohärenz zu entwerfen. Da diese jedoch vermutlich systeminhärente Eigenschaften sind, scheint es nicht möglich, sie vom Netzwerk

---

<sup>(18)</sup> Die Einschränkung auf den kortikalen Signaltransfer hat den Grund, dass im peripheren Nervensystem der Ratenkode eine beherrschende Rolle spielt (BALLARD ET AL. [2002]) und im Kortex eine Translation hin zum zeitlichen Kode stattfindet (FRIES [2005]).


<sup>(19)</sup> Andererseits haben Experimente gezeigt, dass es möglich ist krankhafte Synchronisationen zu unterdrücken und die normalen neuronalen Prozesse wiederherzustellen, wenn man die Synchronisation der Populationen gezielt stört (TASS ET AL. [2009], HAUPTMANN & TASS [2010]).



zu trennen, ohne sich vom natürlichen Vorbild zu entfernen (BUZSÁKI [2006], Kapitel 13, Seite 359f.).

Die hier präsentierten Ergebnisse unterstützen die CTC-Hypothese widerspruchsfrei. Dass eine Selektion der Eingänge stattfindet, belegen die Verhaltensdaten, die wiederum stark mit den neuronalen Daten korrelieren. Das zeigt, dass die Informationen der verhaltensrelevanten Figur zur Lösung der Aufgabe genutzt wird und abhängig von der verhaltensrelevanten Figur – und der daraus folgenden Ausrichtung der selektiven Aufmerksamkeit – die repräsentierenden Neuronenpopulationen in V1 und V4 eine stärkere Phasenkohärenz untereinander aufbauen. Zusätzlich geben die Ergebnisse von GROTHE ET AL. [2013] direkte Hinweise auf den Informationstransfer zwischen Neuronenpopulationen in den Arealen V1 und V4 abhängig von der ausgerichteten Aufmerksamkeit. So zeigen die Daten, dass die Übertragung der Information einer nicht verhaltensrelevanten Stimuluseigenschaft (eine schnelle Änderung der Stimulushelligkeit) durch selektive Aufmerksamkeit moduliert werden kann. Die Experimente liefern einen Hinweis auf einen Zusammenhang zwischen der Auswahl des verhaltensrelevanten Stimulus, der aufgebauten Phasenkohärenz zwischen den verarbeitenden Neuronenpopulationen und der Übertragung von stimuluspezifischer, aber verhaltensirrelevanter, Information.

### Kohärenz ohne Konkurrenz in der EP

Die PC-Daten bei der EP in der *fig in*-Bedingung  zeigen auch ohne Konkurrenzsituation eine deutliche Kohärenz (siehe Abbildung 3.17 auf Seite 70, ebenso auch BOSMAN ET AL. [2012]). Das unterstützt die These, dass die aufgebaute Kohärenz nicht nur zur Separation der verhaltensrelevanten von irrelevanter Information dient, sondern eine basale Eigenschaft des interarealen Signaltransfers ist. FRIES [2005] postuliert eine gewisse Kohärenz für jeden kortikalen Signaltransfer als systeminhärenten Mechanismus, da er davon ausgeht, dass ohne Kohärenz kein Signaltransfer stattfinden kann. Theoretisch wäre in dem Fall ohne Konkurrenzsituation ein einfacher Ratenkode möglich, um die Stimulusinformation weiterzuleiten, da die gesamte stimulusgetriebene neuronale Aktivität, die vorhanden ist, auch verhaltensrelevant ist und nicht von anderer vorhandener Aktivität separiert werden muss. Es ist jedoch wahrscheinlicher, dass in jeder Situation<sup>(20)</sup> der gleiche Signaltransfermechanismus zum Tragen kommt und nicht unterschiedliche Mechanismen für die Situationen mit und ohne Konkurrenz existieren.



Auch ohne interareale Kopplung ist eine schwache Kohärenz zwischen den abgeleiteten Neuronenpopulationen zu erwarten. Dafür spricht die Überlegung, dass durch visuelle Stimulation lokale Synchronisation aufgebaut wird wie die V1-, aber auch die V4-PSD zeigen (siehe Abbildungen 3.12 auf Seite 67 und 3.14 auf Seite 68). Diese durch die lokalen Netzwerk-


<sup>(20)</sup> Es muss hier hervorgehoben werden, dass für diese Experimente eine sehr künstliche Situation geschaffen wurde: Zwei Stimuli werden vor einem ansonsten leeren Hintergrund gezeigt. Dadurch konnte sichergestellt werden, dass nur zwei V1- und nur eine V4-Population getrieben werden. In einer realen Umwelt ist das jedoch äußerst selten der Fall. Normalerweise wird die gesamte Retina aktiviert. Objekte verdecken sich gegenseitig und tauschen ihre Position. Das Gehirn muss auch dann in der Lage sein, Objekte zu selektieren (KREITER [2006]).

eigenschaften (wie die inhibitorisch-exzitatorische Wechselwirkungen und chattering-cells; vergleiche Abschnitt 1.3.1 GAMMA-ZYKLUS auf Seite 6) hervorgerufenen Synchronisationen in beiden Neuronenpopulationen besitzen jede für sich einen eigenen Rhythmus. Dadurch entstehen immer wieder kurze Zeitfenster kaum möglicher bzw. optimaler Interaktion und ermöglichen einen unterbrochenen, diskontinuierlichen Signaltransfer, der als schwache Kohärenz gemessen würde.

Es gibt zwar theoretische Modelle von IZHIKEVICH, die Netzwerke auch ohne Kohärenz selektiv via *Polychronization*<sup>(21)</sup> Signale effizient transferieren lassen (siehe auch ROLLS ET AL. [2012]). Jedoch sind diese Netzwerke gezielt auf bestimmte Eigenschaften hin optimiert worden. So sollen die Modellneurone an möglichst vielen reproduzierbaren Aktivitätsmustern teilnehmen (IZHIKEVICH [2006]). Die Modelle sind also eher als Lösungen für spezielle Fragestellungen, denn als physiologische Simulationen, zu verstehen.

### Kohärenz trotz verhaltensirrelevanter Information in der DP


Eine schwache Kohärenz im Vergleich zur *att in* -Bedingung wird auch in den *att out*-Daten  der DP gefunden (siehe Abbildung 3.32 auf Seite 81). D.h. obwohl die abgeleitete V1-Neuronenpopulation verhaltensirrelevante Information repräsentiert und diese Information – wie die Verhaltensdaten zeigen – nicht zur Bewältigung der Aufgabe verwendet werden, wird zwischen den abgeleiteten Neuronenpopulationen in V1 und V4 eine gewisse Phasenkohärenz aufgebaut. Kann die Kohärenz eine Art ›Spontankohärenz‹<sup>(22)</sup> sein, wobei eine kohärente lokale Aktivierung der V1-Neuronenpopulation (gemessen als PSD-Stimulusantwort) mit der V4-Population, die mit der anderen, nicht abgeleiteten, V1-Population kohärent ist, zu einer erhöhten Kohärenz führt? Das ist unwahrscheinlich, denn die *att out*-Ergebnisse der DP zeigen die korrigierte Phasenkohärenz  $PC_E$ , bei der diese Art der Kohärenz bereits entfernt wurde. Ein andere Möglichkeit die Kohärenz in der *att out*-Bedingung zu erklären, wäre die nicht vollständige bzw. kontinuierliche Ausrichtung der Aufmerksamkeit auf die Zielsequenz. So ist es denkbar, dass das Versuchstier die Aufmerksamkeit kurzfristig auf die Distraktorsequenz (oder ganz weg von der Aufgabe) gelenkt hat, ohne dass dies Einfluss auf die korrekte Antwort hatte. Das würde in der *att in*-Bedingung die Kohärenz abschwächen und in der *att out*-Bedingung verstärken. Solche Phasen der Aufmerksamkeitsverschiebung dauerten – sofern sie auftraten – sicherlich nicht lange, denn spätestens beim Wiederauftreten der Zielfigur in der Zielsequenz musste die Aufmerksamkeit auf diese Sequenz ausgerichtet gewesen sein (ROCK & GUTMAN [1981]), um diese als Zielfigur zu erkennen<sup>(23)</sup>.

Dass die gemessene Phasenkohärenz durch Kreuzaktivierung in V1 in der *att out*-Kondition  zustande kommt, indem auch die linke obere Stimulussequenz die abgeleitete

<sup>(21)</sup> Damit wird ein reproduzierbares, nicht synchrones Feuermuster mit Millisekunden-Präzision bezeichnet, das aufgrund der unterschiedlichen Laufzeiten zeitgleich Neurone erreicht.

<sup>(22)</sup> Im analogen Sinne der Spontanaktivität, also einer nicht stimulusgetriebenen Kohärenz.

<sup>(23)</sup> Denkbar, wenn auch unwahrscheinlich, sind Trials, bei denen der Affe im richtigen Zeitfenster die Taste löste, ohne die Zielfigur wiedererkannt zu haben; zum Beispiel in Form der nachgewiesenermaßen sehr seltenen intelligenten Earlies (siehe auch Abschnitt 2.1.1.1 ANTWORTTYPEN auf Seite 15).

V1-Population aktiviert, kann praktisch ausgeschlossen werden, da die EP-Daten keine Stimulusantwort in der *fig out*-Kondition  (Abbildung 3.12 auf Seite 67) zeigen. Eine mögliche Erklärung wäre, dass nicht alle beteiligten Neuronen in V4 an der Kopplung mit der verhaltensrelevanten V1-Population teilnehmen, sondern einige trotz der Steuerung durch die selektive Aufmerksamkeit an die andere V1-Population koppeln, sofern diese durch Stimuli getrieben werden.

### **Modulation der Kohärenz durch Aufmerksamkeit**

Damit wäre auch schon der letzte zu diskutierende Punkt angesprochen: Aufmerksamkeit moduliert Kohärenz zwischen den beteiligten Neuronenpopulationen und führt zu einer Selektion der verhaltensrelevanten Information. Dies kann klar durch die Ergebnisse der erhobenen Daten gezeigt werden. Es wird hochsignifikant nachgewiesen, dass sowohl für große Neuronenpopulationen (PC) als auch für sehr kleine Zellverbände (SFC und STPC) in V4 eine Modulation der Phasenkopplung an die abgeleitete V1-Neuronenpopulation abhängig von Aufmerksamkeit stattfindet.

Werden die hier gezeigten und diskutierten Ergebnisse zusammengefasst, so kann man feststellen, dass durch kognitive Prozesse (hier: gerichtete selektive Aufmerksamkeit) die effektive Konnektivität (gemessen als Kohärenz zwischen Neuronenpopulationen in den Arealen V1 und V4) selektiv moduliert wird (was sich in der interarealen  $\gamma$ -Band-Phasenkohärenz niederschlägt), so dass der verhaltensrelevante Informationsfluss durch diesen Mechanismus gezielt von den Eingangsgruppen zu den höheren Verarbeitungsstufen geführt werden kann. Keine der erhobenen Daten stellen die CTC-Hypothese grundsätzlich in Frage, sondern bestätigen sie sehr klar.

Schon früher wurden interareale Kohärenz und Task-abhängige Modulationen derselben im  $\gamma$ -Band zwischen Neuronenpopulationen in unterschiedlichen kortikalen Arealen gefunden (ENGEL ET AL. [1991], FRIEN ET AL. [1994], SAALMANN ET AL. [2007], GREGORIOU ET AL. [2009]). Dabei wurde jedoch keine Konkurrenzsituation mit zwei Stimuli im RF der nachgeschalteten Neuronenpopulation untersucht und eine Selektion der Eingänge war nicht nötig. In dieser Arbeit, wie auch bei BOSMAN ET AL. [2012], wurde zusätzlich die Selektion der verhaltensrelevanten Information durch Modulation der Kohärenz zwischen den stimulusverarbeitenden V1- und V4-Neuronenpopulationen durch selektive Aufmerksamkeit untersucht. Als Alleinstellungsmerkmal dieser Arbeit kann dabei die Tatsache angesehen werden, dass die Modulation der Kohärenz und Selektion der verhaltensrelevanten Information auch auf (praktisch) Einzelzellebene geschieht und nachgewiesen werden kann, dass die Zellen selektiv und dynamisch an eine von mindestens zwei Eingangspopulationen koppeln können (siehe auch GROTHE ET AL. [2012]).



## Bibliographie

- ABELES, M. & GOLDSTEIN, M. (1977): *Multispikes train analysis*; Proceedings of the IEEE, 65, S. 762–773.
- AERTSEN, A. M., GERSTEIN, G. L., HABIB, M. K. & PALM, G. (1989): *Dynamics of neuronal firing correlation: modulation of 'effective connectivity'*; Journal of Neurophysiology, 61(5), S. 900–917.
- ANDERSON, E. B., MITCHELL, J. F. & REYNOLDS, J. H. (2011a): *Attentional modulation of firing rate varies with burstiness across putative pyramidal neurons in macaque visual area V4*; The Journal of Neuroscience, 31(30), S. 10983–10992.
- ANDERSON, E. B., MITCHELL, J. F. & REYNOLDS, J. H. (2013): *Attention-dependent reductions in burstiness and action-potential height in macaque area V4*; Nature Neuroscience, 16, S. 1125–1131.
- ANDERSON, J. C., KENNEDY, H. & MARTIN, K. A. (2011b): *Pathways of attention: synaptic relationships of frontal eye field to V4, lateral intraparietal cortex, and area 46 in macaque monkey*; The Journal of Neuroscience, 31(30), S. 10872–10881.
- BAIR, W., CAVANAUGH, J. R., SMITH, M. A. & MOVSHON, J. A. (2002): *The timing of response onset and offset in macaque visual neurons*; Journal of Neuroscience, 22(8), S. 3189–3205.
- BALLARD, D. H., ZHANG, Z. & RAO, R. P. N. (2002): *Probabilistic Models of the Brain: Perception and Neural Function*; Kapitel 14 Distributed Synchrony: A Probabilistic Model of Neural Signaling, S. 273–283, MIT Press.
- BARTOS, M., VIDA, I. & JONAS, P. (2007): *Synaptic mechanisms of synchronized gamma oscillations in inhibitory interneuron networks*; Nature Reviews Neuroscience, 8(1), S. 45–56.
- BATESON, P., JOHANSEN-BERG, H. & JONES, D. (2011): *Review of Research Using Non-Human Primates*; London: Medical Research Council and Wellcome Trust.
- BAUER, R. & HEINZE, S. (2002): *Contour integration in striate cortex. Classic cell responses or cooperative selection?*; Experimental Brain Research, 147(2), S. 145–152.
- BAZHENOV, M., RULKOV, N. F. & TIMOFEEV, I. (2008): *Effect of synaptic connectivity on long-range synchronization of fast cortical oscillations*; Journal of Neurophysiology, 100(3), S. 1562–1575.
- BELL, P. A., LOOMIS, R. J. & CERVONE, J. C. (1982): *Effects of Heat, Social Facilitation, Sex Differences, and Task Difficulty on Reaction Time*; Human Factors: The Journal of the Human Factors and Ergonomics Society, 24(1), S. 19–24.
- BERGER, H. (1933): *Über das Elektroencephalogramm des Menschen*; Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten, 99(1), S. 555–574.
- BI, G. Q. & POO, M. M. (1998): *Synaptic modifications in cultured hippocampal neurons: dependence on spike timing, synaptic strength, and postsynaptic cell type*; Journal of Neuroscience, 18(24), S. 10464–10472.
- BIBBIG, A., TRAUB, R. D. & WHITTINGTON, M. A. (2002): *Long-range synchronization of  $\gamma$  and  $\beta$  oscillations and the plasticity of excitatory and inhibitory synapses: a network model*; Journal of Neurophysiology, 88(4), S. 1634–1654.
- BLAIZOT, X., MEGURO, K., MESTRIC, C. L., CONSTANS, J. M., LUET, D., BARON, J. C. & CHAVOIX, C. (1999): *Combined use of T1-weighted MRI and MRA for stereotaxic lesioning of the nonhuman primate brain: application to the rhinal cortex*; Experimental Brain Research, 126(1), S. 31–40.
- BLANCHE, T. J. & SWINDALE, N. V. (2006): *Nyquist interpolation improves neuron yield in multiunit recordings*; Journal of Neuroscience Methods, 155(1), S. 81–91.
- BÖHM, W., FARIN, G. & KAHMANN, J. (1984): *A survey of curve and surface methods in CAGD*; Computer Aided Geometric Design, 1(1), S. 1–60.
- BOSMAN, C., SCHOFFELEN, J.-M., BRUNET, N., OOSTENVELD, R., BASTOS, A., WOMELSDORF, T., RUBENH, B., STIEGLITZ, T., DE WEERD, P. & FRIES, P. (2012): *Attentional Stimulus Selection through Selective Synchronization between Monkey Visual Areas*; Neuron, 75(6), S. 875–888.
- BOSMAN, C. A., WOMELSDORF, T., DESIMONE, R. & FRIES, P. (2009): *A microsaccadic rhythm modulates gamma-band synchronization and behavior*; Journal of Neuroscience, 29(30), S. 9471–9480.

- BOUDREAU, C. E., WILLIFORD, T. H. & MAUNSELL, J. H. R. (2006): *Effects of task difficulty and target likelihood in area V4 of macaque monkeys*; *Journal of Neurophysiology*, 96(5), S. 2377–2387.
- BOUR, L. J., VAN GISBERGEN, J. A., BRUIJNS, J. & OTTES, F. P. (1984): *The double magnetic induction method for measuring eye movement – results in monkey and man*; *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 31(5), S. 419–427.
- BREFCZYNSKI, J. A. & DEYOE, E. A. (1999): *A physiological correlate of the 'spotlight' of visual attention*; *Nature Neuroscience*, 2(4), S. 370–374.
- BRESSLER, D. W., FORTENBAUGH, F. C., ROBERTSON, L. C. & SILVER, M. A. (2013): *Visual spatial attention enhances the amplitude of positive and negative fMRI responses to visual stimulation in an eccentricity-dependent manner*; *Vision Research*, 85, S. 104–112.
- BRESSLER, S. L. & FREEMAN, W. J. (1980): *Frequency analysis of olfactory system EEG in cat, rabbit, and rat*; *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, 50(1), S. 19–24.
- BREWER, A. A., PRESS, W. A., LOGOTHETIS, N. K. & WANDELL, B. A. (2002): *Visual areas in macaque cortex measured using functional magnetic resonance imaging*; *Journal of Neuroscience*, 22(23), S. 10416–10426.
- BÜCHEL, C., JOSEPHS, O., REES, G., TURNER, R., FRITH, C. D. & FRISTON, K. J. (1998): *The functional anatomy of attention to visual motion - A functional MRI study*; *Brain*, 121, S. 1281–1294.
- BUFFALO, E. A., FRIES, P., LANDMAN, R., BUSCHMAN, T. J. & DESIMONE, R. (2011): *Laminar differences in gamma and alpha coherence in the ventral stream*; *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(27), S. 11262–11267.
- BUFFALO, E. A., FRIES, P., LANDMAN, R., LIANG, H. & DESIMONE, R. (2010): *A backward progression of attentional effects in the ventral stream*; *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(1), S. 361–365.
- BUIA, C. I. & TIESINGA, P. H. (2008): *Role of interneuron diversity in the cortical microcircuit for attention*; *Journal of Neurophysiology*, 99(5), S. 2158–2182.
- BUSCHMAN, T. J. & MILLER, E. K. (2007): *Top-down versus bottom-up control of attention in the prefrontal and posterior parietal cortices*; *Science*, 315(5820), S. 1860–1862.
- BUSHNELL, B. N. & PASUPATHY, A. (2012): *Shape encoding consistency across colors in primate V4*; *Journal of Neurophysiology*, 108(5), S. 1299–1308.
- BUZSÁKI, G. (2004): *Large-scale recording of neuronal ensembles*; *Nature Neuroscience*, 7(5), S. 446–451.
- BUZSÁKI, G. (2006): *Rhythms of the brain*; Oxford University Press, 1. Auflage.
- BUZSÁKI, G., ANASTASSIOU, C. A. & KOCH, C. (2012): *The origin of extracellular fields and currents – EEG, ECoG, LFP and spikes*; *Nature Reviews Neuroscience*, 13(6), S. 407–420.
- BUZSÁKI, G. & DRAGUHN, A. (2004): *Neuronal oscillations in cortical networks*; *Science*, 304(5679), S. 1926–1929.
- BUZSÁKI, G. & WANG, X.-J. (2012): *Mechanisms of gamma oscillations*; *Annual Reviews of Neuroscience*, 35, S. 203–225.
- CALLAWAY, E. M. (1998): *Local circuits in primary visual cortex of the macaque monkey*; *Annual Reviews of Neuroscience*, 21, S. 47–74.
- CAMPBELL, P. K., JONES, K. E., HUBER, R. J., HORCH, K. W. & NORMANN, R. A. (1991): *A silicon-based, three-dimensional neural interface: manufacturing processes for an intracortical electrode array*; *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 38(8), S. 758–768.
- CARRASCO, M. (2011): *Visual attention: the past 25 years*; *Vision Research*, 51(13), S. 1484–1525.
- CARRASCO, M., TALGAR, C. P. & CAMERON, E. L. (2001): *Characterizing visual performance elds: effects of transient covert attention, spatial frequency, eccentricity, task and set size*; *Spatial Vision*, 15(1), S. 61–75.
- CARRASCO, M., WILLIAMS, P. E. & YESHURUN, Y. (2002): *Covert attention increases spatial resolution with or without masks: support for signal enhancement*; *Journal of Vision*, 2(6), S. 467–479.
- CHACRON, M. J., LONGTIN, A. & MALER, L. (2001): *Negative Interspike Interval Correlations Increase the neuronal Capacity for Encoding Time-Dependent Stimuli*; *Journal of Neuroscience*, 21, S. 5328–5343.
- CHALK, M., HERRERO, J. L., GIESELMANN, M. A., DELICATO, L. S., GOTTHARDT, S. & THIELE, A. (2010): *Attention reduces stimulus-driven gamma frequency oscillations and spike field coherence in V1*;

- Neuron, 66(1), S. 114–125.
- CHELAZZI, L., DELLA LIBERA, C. & SANTANDREA, E. (2009): *The New Encyclopedia of Neuroscience*; Band I Kapitel : Attentional Mechanisms in Ventral Pathway, S. 647–653, Elsevier Academic Press.
- CHELAZZI, L., DUNCAN, J., MILLER, E. K. & DESIMONE, R. (1998): *Responses of neurons in inferior temporal cortex during memory-guided visual search*; Journal of Neurophysiology, 80(6), S. 2918–2940.
- CHEN, Y., MARTINEZ-CONDE, S., MACKNIK, S. L., BERESHPOLOVA, Y., SWADLOW, H. A. & ALONSO, J.-M. (2008): *Task difficulty modulates the activity of specific neuronal populations in primary visual cortex*; Nature Neuroscience, 11(8), S. 974–982.
- CHEN, Y., PALMER, C. R. & SEIDEMANN, E. (2012): *The relationship between voltage-sensitive dye imaging signals and spiking activity of neural populations in primate V1*; Journal of Neurophysiology, 107(12), S. 3281–3295.
- CHEN, Y. & SEIDEMANN, E. (2012): *Attentional modulations related to spatial gating but not to allocation of limited resources in primate V1*; Neuron, 74(3), S. 557–566.
- CHITTKA, L., SKORUPSKI, P. & RAINE, N. E. (2009): *Speed–accuracy tradeoffs in animal decision making*; Trends in Ecology & Evolution, 24(7), S. 400–407.
- CHUN, M. M. & WOLFE, J. M. (2005): *Blackwell Handbook of Perception*; Kapitel 9: Visual Attention, S. 272–310, Blackwell Publishers Ltd.
- CORBETTA, M., MIEZIN, F. M., DOBMEYER, S., SHULMAN, G. L. & PETERSEN, S. E. (1991): *Selective and divided attention during visual discriminations of shape, color, and speed: functional anatomy by positron emission tomography*; Journal of Neuroscience, 11(8), S. 2383–2402.
- CRAWLEY, M. J. (2005): *Statistics – An Introduction using R*; John Wiley & Son, Ltd, 1. Auflage.
- DAVID, S. V., HAYDEN, B. Y. & GALLANT, J. L. (2006): *Spectral receptive field properties explain shape selectivity in area V4*; Journal of Neurophysiology, 96(6), S. 3492–3505.
- DE VALOIS, R. L., ALBRECHT, D. G. & THORELL, L. G. (1982): *Spatial frequency selectivity of cells in macaque visual cortex*; Vision Research, 22(5), S. 545–559.
- DE WEERD, P., DESIMONE, R. & UNGERLEIDER, L. G. (2003): *Generalized deficits in visual selective attention after V4 and TEO lesions in macaques*; European Journal of Neuroscience, 18(6), S. 1671–1691.
- DE WEERD, P., PERALTA, M. R., DESIMONE, R. & UNGERLEIDER, L. G. (1999): *Loss of attentional stimulus selection after extrastriate cortical lesions in macaques*; Nature Neuroscience, 2(8), S. 753–758.
- 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(1373), S. 1245–1255.
- DESIMONE, R. & DUNCAN, J. (1995): *Neural mechanisms of selective visual attention*; Annual Reviews of Neuroscience, 18, S. 193–222.
- DESIMONE, R. & SCHEIN, S. J. (1987): *Visual properties of neurons in area V4 of the macaque: sensitivity to stimulus form*; Journal of Neurophysiology, 57(3), S. 835–868.
- DIEN, J. (1998): *Issues in the application of the average reference: Review, critiques, and recommendations*; Behavior Research Methods, Instruments, & Computers, 30(1), S. 34–43.
- DUNCAN, J. (1984): *Selective attention and the organization of visual information*; Journal of Experimental Psychology: General, 113(4), S. 501–517.
- ECKHORN, R., BAUER, R., JORDAN, W., BROSCHE, M., KRUSE, W., MUNK, M. & REITBOECK, H. J. (1988): *Coherent oscillations: A mechanism of feature linking in the visual cortex? Multiple electrode and correlation analyses in the cat*; Biological Cybernetics, 60(2), S. 121–130.
- ENGEL, A. K., FRIES, P. & SINGER, W. (2001): *Dynamic predictions: Oscillations and synchrony in top-down processing*; Nature Reviews Neuroscience, 2(10), S. 704–716.
- ENGEL, A. K., KREITER, A. K., KÖNIG, P. & SINGER, W. (1991): *Synchronization of oscillatory neuronal responses between striate and extrastriate visual cortical areas of the cat*; Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 88(14), S. 6048–6052.
- ESSEN, D. C. V. & GALLANT, J. L. (1994): *Neural mechanisms of form and motion processing in the*

- primate visual system*; Neuron, 13(1), S. 1–10.
- FAHRMEIR, L., KÜNSTLER, R., PIGEOT, I. & TUTZ, G. (2007): *Statistik – Der Weg zur Datenanalyse*; Springer Verlag, 6. Auflage.
- FEE, M. S., MITRA, P. P. & KLEINFELD, D. (1996a): *Automatic sorting of multiple unit neuronal signals in the presence of anisotropic and non-Gaussian variability*; Journal of Neuroscience Methods, 69(2), S. 175–188.
- FEE, M. S., MITRA, P. P. & KLEINFELD, D. (1996b): *Variability of extracellular spike waveforms of cortical neurons*; Journal of Neurophysiology, 76(6), S. 3823–3833.
- FELLEMAN, D. J. & ESSEN, D. C. V. (1991): *Distributed Hierarchical Processing in the Primate Cerebral Cortex*; Cerebral Cortex, 1, S. 1–47.
- FIZE, D., VANDUFFEL, W., NELISSEN, K., DENYS, K., D'HOTEL, C. C., FAUGERAS, O. & ORBAN, G. A. (2003): *The retinotopic organization of primate dorsal V4 and surrounding areas: a functional magnetic resonance imaging study in awake monkeys*; The Journal of neuroscience, 23(19), S. 7395–7406.
- FÖRSTER, J., HIGGINS, E. T. & BIANCO, A. T. (2003): *Speed/accuracy decisions in task performance: Built-in trade-off or separate strategic concerns?*; Organizational Behavior and Human Decision Processes, 90(1), S. 148–164.
- FREEMAN, W. J. (2007): *Definitions of state variables and state space for brain-computer interface*; Cognitive neurodynamics, 1(1), S. 3–14.
- FRIEN, A., ECKHORN, R., BAUER, R., WOELBERN, T. & KEHR, H. (1994): *Stimulus-specific fast oscillations at zero phase between visual areas V1 and V2 of awake monkey*; Neuroreport, 5(17), S. 2273–2277.
- FRIES, P. (2005): *A mechanism for cognitive dynamics: neuronal communication through neuronal coherence*; Trends in Cognitive Sciences, 9(10), S. 474–480.
- FRIES, P., NIKOLIC, D. & SINGER, W. (2007): *The gamma cycle*; Trends in Neurosciences, 30(7), S. 309–316.
- FRIES, P., REYNOLDS, J. H., RORIE, A. E. & DESIMONE, R. (2001): *Modulation of Oscillatory neuronal Synchronization by Selective Visual Attention*; Science, 291, S. 1560–1563.
- FRIES, P., ROELFSEMA, P. R., ENGEL, A. K., KÖNIG, P. & SINGER, W. (1997): *Synchronization of oscillatory responses in visual cortex correlates with perception in interocular rivalry*; Proceedings of National Academy of Science, USA, 94(23), S. 12699–12704.
- GALASHAN, F. O., REMPEL, H. C., MEYER, A., GRUBER-DUJARDIN, E., KREITER, A. K. & WEGENER, D. (2011): *A new type of recording chamber with an easy-to-exchange microdrive array for chronic recordings in macaque monkeys*; Journal of Neurophysiology, 105(6), S. 3092–3105.
- GALL, S., KERSCHREITER, R. & MOJZISCH, A. (2002): *Handbuch Biopsychologie und Neurowissenschaften*; Verlag Hans Huber, 1. Auflage.
- GANDHI, S. P., HEEGER, D. J. & BOYNTON, G. M. (1999): *Spatial attention affects brain activity in human primary visual cortex*; Proceedings of National Academy of Science, USA, 96(6), S. 3314–3319.
- GANZETTI, M. & MANTINI, D. (2013): *Functional connectivity and oscillatory neuronal activity in the resting human brain*; Neuroscience, 240, S. 297–309.
- GATTASS, R., NASCIMENTO-SILVA, S., SOARES, J. G. M., LIMA, B., JANSEN, A. K., DIOGO, A. C. M., FARIAS, M. F., BOTELHO, M. M. E. P., MARIANI, O. S., AZZI, J. & FIORANI, M. (2005): *Cortical visual areas in monkeys: location, topography, connections, columns, plasticity and cortical dynamics*; Philosophical Transactions, Royal Society London, Series B, 360(1456), S. 709–731.
- GAWNE, T. J., KJAER, T. W. & RICHMOND, B. J. (1996): *Latency: Another Potential Code for Feature Binding in Striate Cortex*; Journal of Neurophysiology, 76(2), S. 1356–1360.
- GEVINS, A., SMITH, M. E., MCEVOY, L. & YU, D. (1997): *High-resolution EEG mapping of cortical activation related to working memory: effects of task difficulty, type of processing, and practice*; Cerebral Cortex, 7(4), S. 374–385.
- GIESELMANN, M. A. & THIELE, A. (2008): *Comparison of spatial integration and surround suppression characteristics in spiking activity and the local field potential in macaque V1*; European Journal of Neuroscience, 28(3), S. 447–459.
- GILBERT, S. J., BIRD, G., FRITH, C. D. & BURGESS, P. W. (2012): *Does 'task difficulty' explain 'task-*



- induced deactivation?*; *Frontiers in Psychology*, 3(125), S. 1–12.
- GIRARD, P., HUPÉ, J. M. & BULLIER, J. (2001): *Feedforward and Feedback Connections Between Areas V1 and V2 of the Monkey Have Similar Rapid Conduction Velocities*; *Journal of Neurophysiology*, 85, S. 1328–1331.
- GOEBEL, R., MUCKLI, L. & KIM, D.-S. (2012): *The Human Nervous System*; Kapitel 37: Visual System, S. 1301–1327, Elsevier Academic Press, 3. Auflage.
- GRASSE, D. W. & MOXON, K. A. (2010): *Correcting the bias of spike field coherence estimators due to a finite number of spikes*; *Journal of Neurophysiology*, 104(1), S. 548–558.
- GRAY, C. M., KÖNIG, P., ENGEL, A. K. & SINGER, W. (1989): *Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties*; *Nature*, 338(6213), S. 334–337.
- GRAY, C. M. & MCCORMICK, D. A. (1996): *Chattering cells: superficial pyramidal neurons contributing to the generation of synchronous oscillations in the visual cortex*; *Science*, 274(5284), S. 109–113.
- GREGORIOU, G. G., GOTTS, S. J. & DESIMONE, R. (2012): *Cell-type-specific synchronization of neural activity in FEF with V4 during attention*; *Neuron*, 73(3), S. 581–594.
- GREGORIOU, G. G., GOTTS, S. J., ZHOU, H. & DESIMONE, R. (2009): *High-frequency, long-range coupling between prefrontal and visual cortex during attention*; *Science*, 324(5931), S. 1207–1210.
- GRIFFITH, R. W. & HUMPHREY, D. R. (2006): *Long-term gliosis around chronically implanted platinum electrodes in the Rhesus macaque motor cortex*; *Neuroscience Letters*, 406(1–2), S. 81–86.
- GROTHE, I., NEITZEL, S. D., MANDON, S. & KREITER, A. K. (2012): *Switching Neuronal Inputs by Differential Modulations of Gamma-Band Phase-Coherence*; *Journal of Neuroscience*, 32(46), S. 16172–16180.
- GROTHE, I., ROTERMUND, D., NEITZEL, S. D., MANDON, S., ERNST, U. A., KREITER, A. K. & PAWELZIK, K. R. (2013): *The neuronal input channel switched by attention reflects Routing by Coherence*; In COSYNE 2013.
- GU, Y. & LILJENSTRÖM, H. (2007): *A neural network model of attention-modulated neurodynamics*; *Cognitive Neurodynamics*, 1(4), S. 275–285.
- HAFED, Z. M. & CLARK, J. J. (2002): *Microsaccades as an overt measure of covert attention shifts*; *Vision Research*, 42(22), S. 2533–2545.
- HAFED, Z. M., LOVEJOY, L. P. & KRAUZLIS, R. J. (2011): *Modulation of microsaccades in monkey during a covert visual attention task*; *Journal of Neuroscience*, 31(43), S. 15219–15230.
- HAMKER, F. H. (2004): *Predictions of a model of spatial attention using sum- and max-pooling functions*; *Neurocomputing*, 56, S. 329–343.
- HARRISON, R. R., SANTHANAM, G. & SHENOY, K. V. (2004): *Local Field Potential Measurement with Low-Power Analog Integrated Circuit*; *Proceedings of the 26th Annual International Conference of the IEEE EMBS*, 26, S. 4067–4070.
- HAUPTMANN, C. & TASS, P. A. (2010): *Restoration of segregated, physiological neuronal connectivity by desynchronizing stimulation*; *Journal of neural engineering*, 7(5), S. 1–14.
- HAYNES, J.-D., TREGELLAS, J. & REES, G. (2005): *Attentional integration between anatomically distinct stimulus representations in early visual cortex*; *Proceedings of National Academy of Science, USA*, 102(41), S. 14925–14930.
- HEGDÉ, J. & ESSEN, D. C. V. (2007): *A comparative study of shape representation in macaque visual areas V2 and V4*; *Cerebral Cortex*, 17(5), S. 1100–1116.
- HENRIE, J. A. & SHAPLEY, R. (2005): *LFP Power Spectra in V1 Cortex: The Grated Effect of Stimulus Contrast*; *Journal of Neurophysiology*, 94, S. 479–490.
- HERRMANN, C. S., MUNK, M. H. & ENGEL, A. K. (2004): *Cognitive functions of gamma-band activity: memory match and utilization*; *Trends in Cognitive Sciences*, 8(8), S. 347–355.
- HOFFMAN, K. L. & MCNAUGHTON, B. L. (2002): *Coordinated reactivation of distributed memory traces in primate neocortex*; *Science*, 297(5589), S. 2070–2073.
- HOHLEFELD, F., HUCHZERMAYER, C., HUEBL, J., SCHNEIDER, G.-H., NOLTE, G., BRÜCKE, C., SCHÖNECKER, T., KÜHN, A., CURIO, G. & NIKULIN, V. (2013): *Functional and effective connectivity in subthalamic local field potential recordings of patients with Parkinson's Disease*; *Neuroscience*, 250,

- S. 320–332.
- HOPE, J.-M., SCHOENFELD, M. A. & HEINZE, H.-J. (2005): *The temporal flexibility of attentional selection in the visual cortex*; *Current Opinion in Neurobiology*, 15(2), S. 183–187.
- HUBEL, D. H. & WIESEL, T. N. (1974): *Uniformity of monkey striate cortex: a parallel relationship between field size, scatter, and magnification factor*; *Journal of Comparative Neurology*, 158(3), S. 295–305.
- INUI, K. & KAKIGI, R. (2006): *Temporal analysis of the flow from V1 to the extrastriate cortex in humans*; *Journal of neurophysiology*, 96(2), S. 775–784.
- IZHIKEVICH, E. M. (2006): *Polychronization: computation with spikes*; *Neural Computation*, 18(2), S. 245–282.
- JASPER, H. & ANDREWS, H. (1938): *Brain potentials and voluntary muscle activity in man*; *Journal of Neurophysiology*, 1(2), S. 87–100.
- JENSEN, O., KAISER, J. & LACHAUX, J.-P. (2007): *Human gamma-frequency oscillations associated with attention and memory*; *Trends in Neurosciences*, 30(7), S. 317–324.
- JIA, X. & KOHN, A. (2011): *Gamma rhythms in the brain*; *PLoS Biology*, 9(4), S. 1–4.
- JIA, X., TANABE, S. & KOHN, A. (2013): *Gamma and the Coordination of Spiking Activity in Early Visual Cortex*; *Neuron*, 77(4), S. 762–774.
- JUDGE, S. J., RICHMOND, B. J. & CHU, F. C. (1980): *Implantation of magnetic search coils for measurement of eye position: An improved method*; *Vision Research*, 20(6), S. 535–538.
- KAHLE, W. & FROTSCHER, M. (2001): *Taschenatlas der Anatomie – Band 3: Nervensystem und Sinnesorgane*; Georg Thieme Verlag, 7. Auflage.
- KAJIKAWA, Y. & SCHROEDER, C. E. (2011): *How local is the local field potential?*; *Neuron*, 72(5), S. 847–858.
- KANDEL, E. R., SCHWARTZ, J. H. & JESSEL, T. M. (2000): *Principles of Neural Science*; McGraw-Hill Verlag, 4. Auflage.
- KASTNER, S. & UNGERLEIDER, L. G. (2001): *The neural basis of biased competition in human visual cortex*; *Neuropsychologia*, 39(12), S. 1263–1276.
- KATZNER, S., NAUHAUS, I., BENUCCI, A., BONIN, V., RINGACH, D. L. & CARANDINI, M. (2009): *Local origin of field potentials in visual cortex*; *Neuron*, 61(1), S. 35–41.
- KAYSER, C., MONTEMURRO, M. A., LOGOTHETIS, N. K. & PANZERI, S. (2009): *Spike-phase coding boosts and stabilizes information carried by spatial and temporal spike patterns*; *Neuron*, 61(4), S. 597–608.
- KHAZIPOV, R., MINLEBAEV, M. & VALEEVA, G. (2013): *Early Gamma Oscillations*; *Neuroscience*, 250, S. 240–252.
- KOWLER, E. (2011): *Eye movements: the past 25 years*; *Vision Research*, 51(13), S. 1457–1483.
- KRAVITZ, D. J., SALEEM, K. S., BAKER, C. I. & MISHKIN, M. (2011): *A new neural framework for visuospatial processing*; *Nature Reviews Neuroscience*, 12(4), S. 217–230.
- KREIMAN, G., HUNG, C. P., KRASKOV, A., QUIROGA, R. Q., POGGIO, T. & DICARLO, J. J. (2006): *Object selectivity of local field potentials and spikes in the macaque inferior temporal cortex*; *Neuron*, 49(3), S. 433–445.
- KREITER, A. K. (2006): *How do we model attention-dependent signal routing?*; *Neural Networks*, 19(9), S. 1443–1444.
- KREITER, A. K. & SINGER, W. (1996): *Stimulus-dependent synchronization of neuronal responses in the visual cortex of the awake macaque monkey*; *Journal of Neuroscience*, 16(7), S. 2381–2396.
- KRONLAND-MARTINET, R., MORLET, J. & GROSSMANN, A. (1978): *Analysis of Sound Patterns through wavelet transforms*; *International Journal of Pattern Recognition and Artificial Intelligence*, 1(2), S. 273–302.
- KRUSE, W. & ECKHORN, R. (1996): *Inhibition of sustained gamma oscillations (35–80 Hz) by fast transient responses in cat visual cortex*; *Proceedings of National Academy of Science, USA*, 93(12), S. 6112–6117.
- LACHAUX, J. P., RODRIGUEZ, E., MARTINERIE, J. & VARELA, F. J. (1999): *Measuring phase synchrony in brain signals*; *Human Brain Mapping*, 8(4), S. 194–208.
- LAMME, V. A. & ROELFSEMA, P. R. (2000): *The distinct modes of vision offered by feedforward and*

- recurrent processing*; Trends in Neurosciences, 23(11), S. 571–579.
- LAMME, V. A. F., ZIPSER, K. & SPEKREIJSE, H. (2002): *Masking Interrupts Figure-Ground Signals in V1*; Journal of Comparative Neurology, 14(7), S. 1044–1053.
- LEGATT, A. D., AREZZO, J. & VAUGHAN, JR, H. (1980): *Averaged multiple unit activity as an estimate of phasic changes in local neuronal activity: effects of volume-conducted potentials*; Journal of Neuroscience Methods, 2(2), S. 203–217.
- LEONDOPULOS, S. S., BOEHLER, M. D., WHEELER, B. C. & BREWER, G. J. (2012): *Chronic stimulation of cultured neuronal networks boosts low-frequency oscillatory activity at theta and gamma with spikes phase-locked to gamma frequencies*; Journal of Neural Engineering, 9(2), S. 1–18.
- LEUNG, L. (1982): *Nonlinear feedback model of neuronal populations in hippocampal CA1 region*; Journal of Neurophysiology, 47(5), S. 845–868.
- LOGOTHETIS, N. K. (2002): *The neural basis of the blood-oxygen-level-dependent functional magnetic resonance imaging signal*; Philosophical Transactions, Royal Society London, Series B, 357(1424), S. 1003–1037.
- LUBAR, J. F. (1997): *Neocortical dynamics: implications for understanding the role of neurofeedback and related techniques for the enhancement of attention*; Applied Psychophysiology and Biofeedback, 22(2), S. 111–126.
- LUCK, S. J., CHELAZZI, L., HILLYARD, S. A. & DESIMONE, R. (1997): *Neural Mechanisms of Spatial Selective Attention in Areas V1, V2, and V4 of Macaque Visual Cortex*; Journal of Neurophysiology, 77, S. 24–42.
- MARCUS, D. S. & ESSEN, D. C. V. (2002): *Scene Segmentation and Attention in Primate Cortical Areas V1 and V2*; Journal of Neurophysiology, 88, S. 2648–2658.
- MARDIA, K. V. (1972): *Statistics of directional data*; Probability and Mathematical Statistics Series. Elsevier Science & Technology Books, Academic Press, 1 Auflage.
- MARIEB, E. N. (2001): *Human Anatomy & Physiology*; Pearson Education, Inc., 5. Auflage.
- MARKOV, N. T., MISERY, P., FALCHIER, A., LAMY, C., VEZOLI, J., QUILODRAN, R., GARIEL, M. A., GIROUD, P., ERCSEY-RAVASZ, M., PILAZ, L. J., HUISSOUD, C., BARONE, P., DEHAY, C., TOROCZKAI, Z., VAN ESSEN, D. C., KENNEDY, H. & KNOBLAUCH, K. (2011): *Weight consistency specifies regularities of macaque cortical networks*; Cerebral Cortex, 21(6), S. 1254–1272.
- MARTIN, R. F. & BOWDEN, D. M. (1996): *A stereotaxic template atlas of the macaque brain for digital imaging and quantitative neuroanatomy*; Neuroimage, 4(2), S. 119–150.
- MARTINEZ, L. M., ALONSO, J.-M., REID, R. C. & HIRSCH, J. A. (2002): *Laminar processing of stimulus orientation in cat visual cortex*; Journal of Physiology, 540(Pt 1), S. 321–333.
- MARTINEZ-CONDE, S., MACKNIK, S. L., TRONCOSO, X. G. & HUBEL, D. H. (2009): *Microsaccades: a neurophysiological analysis*; Trends in Neurosciences, 32(9), S. 463–475.
- MASUDA, N. (2009): *Selective population rate coding: a possible computational role of gamma oscillations in selective attention*; Neural Computation, 21(12), S. 3335–3362.
- MAUNSELL, J. H. R. & COOK, E. P. (2002): *The role of attention in visual processing*; Philosophical Transactions, Royal Society London, Series B, 357(1424), S. 1063–1072.
- MCADAMS, C. J. & MAUNSELL, J. H. (1999): *Effects of attention on orientation-tuning functions of single neurons in macaque cortical area V4*; Journal of Neuroscience, 19(1), S. 431–441.
- MCADAMS, C. J. & REID, R. C. (2005): *Attention modulates the responses of simple cells in monkey primary visual cortex*; Journal of Neuroscience, 25(47), S. 11023–11033.
- MELLONI, L., VAN LEEUWEN, S., ALINK, A. & MÜLLER, N. G. (2012): *Interaction between bottom-up saliency and top-down control: how saliency maps are created in the human brain*; Cerebral Cortex, 22(12), S. 2943–2952.
- MERIGAN, W. H. & KATZ, L. M. (1990): *Spatial resolution across the macaque retina*; Vision Research, 30(7), S. 985–991.
- MINEAULT, P. J., ZANOS, T. P. & PACK, C. C. (2013): *Local field potentials reflect multiple spatial scales in V4*; Frontiers in Computational Neuroscience, 7(21), S. 1–15.
- MITZDORF, U. (1987): *Properties of the evoked potential generators: current source-density analysis of visually evoked potentials in the cat cortex*; International Journal of Neuroscience, 33(1–2), S. 33–59.

- MONTIJN, J. S., KLINK, P. C. & VAN WEZEL, R. J. (2012): *Divisive normalization and neuronal oscillations in a single hierarchical framework of selective visual attention*; *Frontiers in Neural Circuits*, 6, S. 1–17.
- MORAN, J. & DESIMONE, R. (1985): *Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex*; *Science*, 229(4715), S. 782–784.
- MOTTER, B. C. (1993): *Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli*; *Journal of Neurophysiology*, 70(3), S. 909–919.
- MOTTER, B. C. (2009): *Central V4 receptive fields are scaled by the V1 cortical magnification and correspond to a constant-sized sampling of the V1 surface*; *Journal of Neuroscience*, 29(18), S. 5749–5757.
- MÜLLER, M. M. (2008): *Location and features of instructive spatial cues do not influence the time course of covert shifts of visual spatial attention*; *Biological Psychology*, 77(3), S. 292–303.
- MÜLLER, M. M., TEDER-SÄLEJÄRVI, W. & HILLYARD, S. A. (1998): *The time course of cortical facilitation during cued shifts of spatial attention*; *Nature Neuroscience*, 1(7), S. 631–634.
- MÜLLER, N. G. & KLEINSCHMIDT, A. (2004): *The attentional 'spotlight's' penumbra: center-surround modulation in striate cortex*; *Neuroreport*, 15(6), S. 977–980.
- MUNNEKE, J., HESLENFELD, D. J. & THEEUWES, J. (2008): *Directing attention to a location in space results in retinotopic activation in primary visual cortex*; *Brain Research*, 1222, S. 184–191.
- NELSON, M. J. & POUGET, P. (2012): *Physical model of coherent potentials measured with different electrode recording site sizes*; *Journal of Neurophysiology*, 107(5), S. 1291–1300.
- NICOLELIS, M. A. L., DIMITROV, D., CARMENA, J. M., CRIST, R., LEHEW, G., KRALIK, J. D. & WISE, S. P. (2003): *Chronic, multisite, multielectrode recordings in macaque monkeys*; *Proceedings of National Academy of Science, USA*, 100(19), S. 11041–11046.
- NIKOLIĆ, D., FRIES, P. & SINGER, W. (2012): *Gamma oscillations: precise temporal coordination without a metronome*; *Trends in cognitive sciences*, 17(2), S. 54–55.
- NORMANN, R. A. (1995): *Visual neuroprosthetics-functional vision for the blind*; *IEEE Engineering In Medicine and Biology Magazine*, 14(1), S. 77–83.
- NOWAK, L. G. & BULLIER, J. (1997): *Cerebral Cortex: Extrastriate Cortex in Primates*; Band 12 Kapitel 5: The timing of information transfer in the visual system, S. 205–242, *Cerebral Cortex*.
- OLSON, C. R. (2001): *Object-based vision and attention in primates*; *Current Opinion in Neurobiology*, 11(2), S. 171–179.
- PALMER, C. I. (1990): *Long term recordings in the cat motor cortex: unit activity and field potentials from sensory and brain stem stimulation as a means of identifying electrode position*; *Journal of Neuroscience Methods*, 31(2), S. 163–181.
- PANAYIOTOU, G. & VRANA, S. (2004): *The Role of Self-Focus, Task Difficulty, Task Self-Relevance, and Evaluation Anxiety in Reaction Time Performance*; *Motivation and Emotion*, 28(2), S. 171–196.
- PENTTONEN, M. & BUZSÁKI, G. (2003): *Natural logarithmic relationship between brain oscillators*; *Thalamus & Related Systems*, 2(2), S. 145–152.
- PERCHERON, G., YELNIK, J. & FRANÇOIS, C. (1986): *Systems of coordinates for stereotactic surgery and cerebral cartography: advantages of ventricular systems in monkeys*; *Journal of Neuroscience Methods*, 17(2–3), S. 69–88.
- POLIKOV, V. S., TRESKO, P. A. & REICHERT, W. M. (2005): *Response of brain tissue to chronically implanted neural electrodes*; *Journal of Neuroscience Methods*, 148(1), S. 1–18.
- POLLEN, D. A., PRZYBYSZEWSKI, A. W., RUBIN, M. A. & FOOTE, W. (2002): *Spatial receptive field organization of macaque V4 neurons*; *Cerebral Cortex*, 12(6), S. 601–616.
- POORT, J., RAUDIES, E., WANNIG, A., LAMME, V. A. F., NEUMANN, H. & ROELFSEMA, P. R. (2012): *The role of attention in figure-ground segregation in areas V1 and V4 of the visual cortex*; *Neuron*, 75(1), S. 143–156.
- POSNER, M. I. & DRIVER, J. (1992): *The neurobiology of selective attention*; *Current Opinion in Neurobiology*, 2(2), S. 165–169.
- POSNER, M. I. & GILBERT, C. D. (1999): *Attention and primary visual cortex (Commentary)*; *Proceedings of National Academy of Science, USA*, 96, S. 2585–2587.

- PRINZMETAL, W., MCCOOL, C. & PARK, S. (2005): *Attention: reaction time and accuracy reveal different mechanisms*; Journal of Experimental Psychology: General, 134(1), S. 73–92.
- QUYEN, M. L. V. & BRAGIN, A. (2007): *Analysis of dynamic brain oscillations: methodological advances*; Trends in Neurosciences, 30(7), S. 365–373.
- RAY, S. & MAUNSELL, J. H. (2011): *Different origins of gamma rhythm and high-gamma activity in macaque visual cortex*; PLoS Biology, 9(4), S. 1–15.
- RAY, S. & MAUNSELL, J. H. R. (2010): *Differences in gamma frequencies across visual cortex restrict their possible use in computation*; Neuron, 67(5), S. 885–896.
- RAY, S., NI, A. M. & MAUNSELL, J. H. (2013): *Strength of Gamma Rhythm Depends on Normalization*; PLoS Biology, 11(2), S. 1–12.
- REICH, D. S., MECHLER, F., PURPURA, K. P. & VICTOR, J. D. (2000): *Interspike Intervals, Receptive Fields, and Information Encoding in Primary Visual Cortex*; Journal of Neuroscience, 20, S. 1964–1974.
- REYES, A. D. (2003): *Synchrony-dependent propagation of firing rate in iteratively constructed networks in vitro*; Nature Neuroscience, 6(6), S. 593–599.
- REYNOLDS, J. H. & CHELAZZI, L. (2004): *Attentional modulation of visual processing*; Annual Reviews of Neuroscience, 27, S. 611–647.
- REYNOLDS, J. H., CHELAZZI, L. & DESIMONE, R. (1999): *Competitive mechanisms subserve attention in macaque areas V2 and V4*; Journal of Neuroscience, 19(5), S. 1736–1753.
- REYNOLDS, J. H. & DESIMONE, R. (1999): *The role of neural mechanisms of attention in solving the binding problem*; Neuron, 24(1), S. 19–29.
- REYNOLDS, J. H., PASTERNAK, T. & DESIMONE, R. (2000): *Attention increases sensitivity of V4 neurons*; Neuron, 26(3), S. 703–714.
- ROBERTS, M. J., LOWET, E., BRUNET, N. M., TER WAL, M., TIESINGA, P., FRIES, P. & DE WEERD, P. (2013): *Robust gamma coherence between macaque V1 and V2 by dynamic frequency matching*; Neuron, 78(3), S. 523–536.
- ROCK, I. & GUTMAN, D. (1981): *The effect of inattention on form perception*; Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 7(2), S. 275–285.
- ROE, A. W., CHELAZZI, L., CONNOR, C. E., CONWAY, B. R., FUJITA, I., GALLANT, J. L., LU, H. & VANDUFFEL, W. (2012): *Toward a unified theory of visual area V4*; Neuron, 74(1), S. 12–29.
- ROELFSEMA, P. R., LAMME, V. A. & SPEKREIJSE, H. (1998): *Object-based attention in the primary visual cortex of the macaque monkey*; Nature, 395(6700), S. 376–381.
- ROHENKOHL, G., CRAVO, A. M., WYART, V. & NOBRE, A. C. (2012): *Temporal expectation improves the quality of sensory information*; Journal of Neuroscience, 32(24), S. 8424–8428.
- ROLFS, M. (2009): *Microsaccades: small steps on a long way*; Vision Research, 49(20), S. 2415–2441.
- ROLLS, E. T., WEBB, T. J. & DECO, G. (2012): *Communication before coherence*; European Journal of Neuroscience, 36(5), S. 2689–2709.
- ROLS, G., TALLON-BAUDRY, C., GIRARD, P., BERTRAND, O. & BULLIER, J. (2001): *Cortical mapping of gamma oscillations in areas V1 and V4 of the macaque monkey*; Visual Neuroscience, 18(4), S. 527–540.
- ROUSCHE, P. J. & NORMANN, R. A. (1998): *Chronic recording capability of the Utah Intracortical Electrode Array in cat sensory cortex*; Journal of Neuroscience Methods, 82(1), S. 1–15.
- RUBEHN, B., BOSMAN, C., OOSTENVELD, R., FRIES, P. & STIEGLITZ, T. (2009): *A MEMS-based flexible multichannel ECoG-electrode array*; Journal of Neural Engineering, 6(3|036003), S. 1–10.
- RUSSELL, W. & BURCH, R. (1959): *The Principles of Humane Experimental Technique*; Potters Bar: Universities Federation for Animal Welfare.
- SAALMANN, Y. B., FIGAREV, I. N. & VIDYASAGAR, T. R. (2007): *Neural mechanisms of visual attention: how top-down feedback highlights relevant locations*; Science, 316(5831), S. 1612–1615.
- SAALMANN, Y. B., PINSK, M. A., WANG, L., LI, X. & KASTNER, S. (2012): *The pulvinar regulates information transmission between cortical areas based on attention demands*; Science, 337(6095), S. 753–756.
- SACHS, L. & HEDDERICH, J. (2006): *Angewandte Statistik – Methodensammlung mit R*; Springer Verlag, 12. Auflage.

- SALCMAN, M. & BAK, M. J. (1973): *Design, fabrication, and in vivo behavior of chronic recording intracortical microelectrodes*; IEEE Transactions on Biomedical Engineering, 20(4), S. 253–260.
- SALCMAN, M. & BAK, M. J. (1976): *A new chronic recording intracortical microelectrode*; Medical and Biological Engineering, 14(1), S. 42–50.
- SAMAR, V. J., BOPARDIKAR, A., RAO, R. & SWARTZ, K. (1999): *Wavelet analysis of neuroelectric waveforms: a conceptual tutorial*; Brain and Language, 66(1), S. 7–60.
- SCHMID, M. C., SINGER, W. & FRIES, P. (2012): *Thalamic coordination of cortical communication*; Neuron, 75(4), S. 551–552.
- SCHMIDT, E. M., BAK, M. J. & MCINTOSH, J. S. (1976): *Long-term chronic recording from cortical neurons*; Experimental Neurology, 52(3), S. 496–506.
- SCHMOLESKY, M. T., WANG, Y., HANES, D. P., THOMPSON, K. G., LEUTEGB, S., SCHALL, J. & LEVENTHAL, A. G. (1998): *Signal Timing Across the Macaque Visual System*; Journal of Neurophysiology, 79, S. 3272–3278.
- SCHOLL, B. J. (2001): *Objects and attention: the state of the art*; Cognition, 80(1–2), S. 1–46.
- SENGPIEL, F. & HÜBENER, M. (1999): *Visual attention: spotlight on the primary visual cortex*; Current Biology, 9(9), S. R318–R321.
- SENKOWSKI, D. & HERRMANN, C. S. (2002): *Effects of task difficulty on evoked gamma activity and ERPs in a visual discrimination task*; Clinical Neurophysiology, 113(11), S. 1742–1753.
- SHANNON, C. E. (1949): *Communication in the presence of noise*; Proceedings of the IEEE, 37(1), S. 10–21.
- SHIMONO, K., BRUCHER, F., GRANGER, R., LYNCH, G. & TAKETANI, M. (2000): *Origins and distribution of cholinergically induced beta rhythms in hippocampal slices*; Journal of Neuroscience, 20(22), S. 8462–8473.
- SIMOLA, J., STENBACKA, L. & VANNI, S. (2009): *Topography of attention in the primary visual cortex*; European Journal of Neuroscience, 29(1), S. 188–196.
- SINCICH, L. C. & HORTON, J. C. (2005): *The Circuitry of V1 and V2: Integration of Color, Form and Motion*; Annual Reviews of Neuroscience, 28, S. 303–326.
- SINGER, W. & GRAY, C. M. (1995): *Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis*; Annual Reviews of Neuroscience, 18, S. 555–586.
- SMITH, A. T., SINGH, K. D., WILLIAMS, A. L. & GREENLEE, M. W. (2001): *Estimating receptive field size from fMRI data in human striate and extrastriate visual cortex*; Cerebral Cortex, 11(12), S. 1182–1190.
- SMITH, M. A. (2003): *Global Form Detection and Pattern Responce Timing in Macaque Visual Cortex*; Doktorarbeit, New York University.
- SNODDERLY, D. M. (1987): *Effects of light and dark environments on macaque and human fixational eye movements*; Vision Research, 27(3), S. 401–415.
- SOTO, D. & BLANCO, M. J. (2004): *Spatial attention and object-based attention: a comparison within a single task*; Vision Research, 44(1), S. 69–81.
- SPRATLING, M. W. & JOHNSON, M. H. (2004): *A feedback model of visual attention*; Journal of Cognitive Neuroscience, 16(2), S. 219–237.
- STROGATZ, S. H. (2003): *Sync - How order emerges from chaos in the universe, nature, and daily life*; Hyperion Verlag, 1. Auflage.
- STĂNIȘOR, L., VAN DER TOGT, C., PENNARTZ, C. M. & ROELFSEMA, P. R. (2013): *A unified selection signal for attention and reward in primary visual cortex*; Proceedings of the National Academy of Sciences, 110(22), S. 9136–9141.
- STUSS, D. T., BINNS, M. A., MURPHY, K. J. & ALEXANDER, M. P. (2002): *Dissociations within the anterior attentional system: effects of task complexity and irrelevant information on reaction time speed and accuracy*; Neuropsychology, 16(4), S. 500–513.
- SUMMERFIELD, C. & EGNER, T. (2009): *Expectation (and attention) in visual cognition*; Trends in Cognitive Sciences, 13(9), S. 403–409.
- SUN, T. & YANG, Z. (1992): *How far can a random walker go?*; Physica A, 182, S. 599–606.
- SUPÈR, H. & ROELFSEMA, P. R. (2005): *Chronic multiunit recordings in behaving animals: Advantages and limitations*; Progress in Brain Research, 147, S. 263–282.

- TALLON-BAUDRY, C., BERTRAND, O., HÉNAFF, M.-A., ISNARD, J. & FISCHER, C. (2005): *Attention modulates gamma-band oscillations differently in the human lateral occipital cortex and fusiform gyrus*; *Cerebral Cortex*, 15(5), S. 654–662.
- TANIGAWA, H., LU, H. D. & ROE, A. W. (2010): *Functional organization for color and orientation in macaque V4*; *Nature Neuroscience*, 13(12), S. 1542–1548.
- TASS, P., SILCHENKO, A., HAUPTMANN, C., BARNIKOL, U. & SPECKMANN, E.-J. (2009): *Long-lasting desynchronization in rat hippocampal slice induced by coordinated reset stimulation*; *Physical Review E*, 80(1|011902), S. 1–4.
- TAYLOR, K., MANDON, S., FREIWALD, W. A. & KREITER, A. K. (2005): *Coherent oscillatory activity in monkey area V4 predicts successful allocation of attention*; *Cerebral Cortex*, 15(9), S. 1424–1437.
- TENKE, C. E. & KAYSER, J. (2012): *Generator localization by current source density (CSD): implications of volume conduction and field closure at intracranial and scalp resolutions*; *Clinical Neurophysiology*, 123(12), S. 2328–2345.
- THALER, L., SCHÜTZ, A. C., GOODALE, M. A. & GEGENFURTNER, K. R. (2013): *What is the best fixation target? The effect of target shape on stability of fixational eye movements*; *Vision Research*, 76, S. 31–42.
- THORPE, S., DELORME, A. & RULLEN, R. V. (2001): *Spike-based strategies for rapid processing*; *Neural Networks*, 14(6–7), S. 715–725.
- THORPE, S., FIZE, D. & MARLOT, C. (1996): *Speed of processing in the human visual system*; *Nature*, 381(6582), S. 520–522.
- TIESINGA, P. & SEJNOWSKI, T. J. (2009): *Cortical enlightenment: are attentional gamma oscillations driven by ING or PING?*; *Neuron*, 63(6), S. 727–732.
- TIESINGA, P. H. & SEJNOWSKI, T. J. (2010): *Mechanisms for Phase Shifting in Cortical Networks and their Role in Communication through Coherence*; *Frontiers in Human Neuroscience*, 4(196), S. 1–14.
- TIMOFEEV, I., BAZHENOV, M., SEIGNEUR, J. & SEJNOWSKI, T. (2012): *Jasper's Basic Mechanisms of the Epilepsies*; Kapitel Neuronal Synchronization and Thalamocortical Rhythms in Sleep, Wake and Epilepsy, S. 1–24, Bethesda (MD): National Center for Biotechnology Information (US), 4. Auflage.
- TOOTELL, R. B. & HADJIKHANI, N. (2001): *Where is 'dorsal V4' in human visual cortex? Retinotopic, topographic and functional evidence*; *Cerebral Cortex*, 11(4), S. 298–311.
- TOOTELL, R. B., HADJIKHANI, N., HALL, E. K., MARRETT, S., VANDUFFEL, W., VAUGHAN, J. T. & DALE, A. M. (1998): *The retinotopy of visual spatial attention*; *Neuron*, 21(6), S. 1409–1422.
- TORRENCE, C. & COMPO, G. P. (1998): *A Practical Guide to Wavelet Analysis*; *Bulletin of the American Meteorological Society*, 79(1), S. 61–78.
- TRAUB, R. D., PAIS, I., BIBBIG, A., LEBEAU, F. E. N., BUHL, E. H., HORMUZDI, S. G., MONYER, H. & WHITTINGTON, M. A. (2003): *Contrasting roles of axonal (pyramidal cell) and dendritic (interneuron) electrical coupling in the generation of neuronal network oscillations*; *Proceedings of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America*, 100(3), S. 1370–1374.
- TREUE, S. (2001): *Neural correlates of attention in primate visual cortex*; *Trends in Neurosciences*, 24(5), S. 295–300.
- TREUE, S. & MAUNSELL, J. H. (1996): *Attentional modulation of visual motion processing in cortical areas MT and MST*; *Nature*, 382(6591), S. 539–541.
- UHLHAAS, P. J. & SINGER, W. (2006): *Neural synchrony in brain disorders: relevance for cognitive dysfunctions and pathophysiology*; *Neuron*, 52(1), S. 155–168.
- UNGERLEIDER, L. G., GALKIN, T. W., DESIMONE, R. & GATTASS, R. (2007): *Cortical Connections of Area V4 in the Macaque*; *Cerebral Cortex*, 18(3), S. 477–499.
- UNSER, M. (2000): *Sampling – 50 years after Shannon*; *Proceedings of the IEEE*, 88(4), S. 569–587.
- VAN DER STELT, O., BELGER, A. & LIEBERMAN, J. A. (2004): *Macroscopic fast neuronal oscillations and synchrony in schizophrenia*; *Proceedings of National Academy of Science, USA*, 101(51), S. 17567–17568.
- VAN DER TOGT, C., KALITZIN, S., SPEKREIJSE, H., LAMME, V. A. & SUPÈR, H. (2006): *Synchrony dynamics in monkey V1 predict success in visual detection*; *Cerebral Cortex*, 16, S. 136–148.
- VAN ESSEN, D. C. (2005): *Corticocortical and thalamocortical information flow in the primate visual*

- system; *Progress In Brain Research*, 149, S. 173–185.
- VANRULLEN, R. & KOCH, C. (2003): *Visual selective behavior can be triggered by a feed-forward process*; *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15(2), S. 209–217.
- VANRULLEN, R., REDDY, L. & FEI-FEI, L. (2005): *Binding is a local problem for natural objects and scenes*; *Vision Research*, 45(25–26), S. 3133–3144.
- VARELA, F., LACHAUX, J. P., RODRIGUEZ, E. & MARTINERIE, J. (2001): *The brainweb: phase synchronization and large-scale integration*; *Nature Reviews Neuroscience*, 2(4), S. 229–239.
- VINCK, M., BATTAGLIA, F. P., WOMELSDORF, T. & PENNARTZ, C. (2012): *Improved measures of phase-coupling between spikes and the Local Field Potential*; *Journal of Computational Neuroscience*, 33(1), S. 53–75.
- VINCK, M., VAN WINGERDEN, M., WOMELSDORF, T., FRIES, P. & PENNARTZ, C. M. A. (2010): *The pairwise phase consistency: a bias-free measure of rhythmic neuronal synchronization*; *Neuroimage*, 51(1), S. 112–122.
- VOGELS, T. P., RAJAN, K. & ABBOTT, L. F. (2005): *Neural network dynamics*; *Annual Reviews of Neuroscience*, 28, S. 357–376.
- VON DER MALSBERG, C. (1995): *Binding in models of perception and brain function*; *Current Opinion in Neurobiology*, 5(4), S. 520–526.
- WALLACH, A. & MAROM, S. (2012): *Interactions between network synchrony and the dynamics of neuronal threshold*; *Journal of Neurophysiology*, 107(11), S. 2926–2936.
- WALTER, G. F. & PORGES, S. W. (1976): *Heart rate and respiratory responses as a function of task difficulty: the use of discriminant analysis in the selection of psychologically sensitive physiological responses*; *Psychophysiology*, 13(6), S. 563–571.
- WANNIG, A. (2006): *Neuronale Grundlagen objektbasierter Aufmerksamkeit*; Doktorarbeit, Universität Bremen, Deutschland.
- WARD, M. P., RAJDEV, P., ELLISON, C. & IRAZOQUI, P. P. (2009): *Toward a comparison of microelectrodes for acute and chronic recordings*; *Brain Research*, 1282, S. 183–200.
- WATANABE, H., SATO, M.-A., SUZUKI, T., NAMBU, A., NISHIMURA, Y., KAWATO, M. & ISA, T. (2012): *Reconstruction of movement-related intracortical activity from micro-electrocorticogram array signals in monkey primary motor cortex*; *Journal of Neural Engineering*, 9(3|036006), S. 1–16.
- WICKELGREN, W. A. (1977): *Speed-accuracy tradeoff and information processing dynamics*; *Acta Psychologica*, 41(1), S. 67–85.
- WILLIFORD, T. & MAUNSELL, J. H. R. (2006): *Effects of spatial attention on contrast response functions in macaque area V4*; *Journal of Neurophysiology*, 96(1), S. 40–54.
- WINDHORST, U. & JOHANSSON, H. (1999): *Modern Techniques in Neuroscience Research*; Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 1. Auflage.
- WOMELSDORF, T., ANTON-ERXLEBEN, K., PIEPER, F. & TREUE, S. (2006a): *Dynamic shifts of visual receptive fields in cortical area MT by spatial attention*; *Nature Neuroscience*, 9(9), S. 1156–1160.
- WOMELSDORF, T., ANTON-ERXLEBEN, K. & TREUE, S. (2008): *Receptive field shift and shrinkage in macaque middle temporal area through attentional gain modulation*; *Journal of Neuroscience*, 28(36), S. 8934–8944.
- WOMELSDORF, T., FRIES, P., MITRA, P. P. & DESIMONE, R. (2006b): *Gamma-band synchronization in visual cortex predicts speed of change detection*; *Nature*, 439(7077), S. 733–736.
- WOMELSDORF, T., SCHOFFELLEN, J.-M., OOSTENVELD, R., SINGER, W., DESIMONE, R., ENGEL, A. K. & FRIES, P. (2007): *Modulation of neuronal interactions through neuronal synchronization*; *Science*, 316(5831), S. 1609–1612.
- WORRELL, G. A., JERBI, K., KOBAYASHI, K., LINA, J. M., ZELMANN, R. & LE VAN QUYEN, M. (2012): *Recording and analysis techniques for high-frequency oscillations*; *Progress In Neurobiology*, 98(3), S. 265–278.
- YAU, J. M., PASUPATHY, A., BRINCAT, S. L. & CONNOR, C. E. (2013): *Curvature processing dynamics in macaque area V4*; *Cerebral Cortex*, 23(1), S. 198–209.
- YESHURUN, Y. & CARRASCO, M. (1999): *Spatial attention improves performance in spatial resolution tasks*; *Vision Research*, 39(2), S. 293–306.



- YU, Y., ROMERO, R. & LEE, T. S. (2005): *Preference of sensory neural coding for 1/f signals*; Physical Review Letters, 94(10|108103), S. 1–4.
- ZAR, J. H. (1999): *Biostatistical Analysis*; Prentice Hall, 4. Auflage.
- ZEITLER, M., FRIES, P. & GIELEN, S. (2006): *Assessing neuronal coherence with single-unit, multi-unit, and local field potentials*; Neural Computation, 18(9), S. 2256–2281.
- ZEITLER, M., FRIES, P. & GIELEN, S. (2008): *Biased competition through variations in amplitude of  $\gamma$ -oscillations*; Journal of computational neuroscience, 25(1), S. 89–107.



# A ABKÜRZUNGEN

Im Folgenden werden die benutzten Abkürzungen und die Seite des ersten Auftretens genannt.

<b>A-P</b>	<i>anterior-posterior</i> .....	29
<b>AD</b>	Analog-Digital .....	25
<b>AP</b>	Aktionspotential .....	6
<b>att in</b>	<i>attention in</i> V1-RF: Aufmerksamkeit auf das V1-RF ausgerichtet, dessen repräsentierende Neuronenpopulation abgeleitet wurde .....	18
<b>att out</b>	<i>attention out</i> V1-RF: Aufmerksamkeit auf das V1-RF ausgerichtet, dessen repräsentierende Neuronenpopulation nicht abgeleitet wurde .....	18
<b>CSD</b>	<i>current source density</i> .....	37
<b>BBS</b>	<i>binding by synchrony</i> .....	11
<b>CTC</b>	<i>communication through coherence</i> .....	10
<b>DP</b>	duale Präsentation .....	15
<b>EP</b>	Einzelpräsentation (nur ein Stimulus liegt im V4-RF) .....	15
<b>FEF</b>	<i>frontal eye fields</i> .....	4
<b>FFT</b>	<i>fast fourier transformation</i> .....	40
<b>fig in</b>	<i>figure in</i> V1-RF: Aufmerksamkeit auf das V1-RF, dessen Neuronenpopulation abgeleitet wurde; siehe EP .....	18
<b>fig out</b>	<i>figure out</i> V1-RF: Aufmerksamkeit auf das V1-RF, dessen Neuronenpopulation nicht abgeleitet wurde; siehe EP .....	18
<b>ISIH</b>	Interspike-Intervall-Histogramm .....	43
<b>IOS</b>	<i>Sulcus occipitalis inferior</i> (engl. <i>inferior occipital sulcus</i> ) .....	29
<b>IT</b>	<i>inferior temporal</i> er Kortex .....	110
<b>LFP</b>	lokales Feldpotential .....	2
<b>LGN</b>	<i>Nucleus geniculatus lateralis</i> (engl. <i>lateral geniculate nucleus</i> ) .....	1
<b>LUS</b>	<i>Sulcus lunatus</i> (engl. <i>lunate sulcus</i> ) .....	29
<b>M-L</b>	<i>medio-lateral</i> .....	28
<b>MCS</b>	Multi Channel Systems (eine deutsche Firma für Experimentalzubehör) .....	25
<b>MEA</b>	Multielektrodenarray .....	12
<b>mPVL</b>	mittlere Phasenvektorlänge .....	41
<b>MRT</b>	Magnetresonanz-Tomographie .....	4
<b>MUA</b>	<i>multi unit activity</i> .....	12
<b>PC</b>	<i>phase coherence</i> .....	2
<b>PC<sub>E</sub></b>	mit dem Erwartungswert korrigierte PC .....	42
<b>PC<sub>SP</sub></b>	mit dem Shiftprediktor korrigierte PC .....	42
<b>PCA</b>	<i>principle component analysis</i> .....	43
<b>PSD</b>	<i>power spectral density</i> .....	9
<b>nPSD</b>	normalisierte PSD .....	38
<b>PSTH</b>	<i>peristimulus time histogram</i> .....	38
<b>nPSTH</b>	normalisiertes PSTH .....	44
<b>RF</b>	rezeptives Feld .....	1
<b>SFC</b>	<i>spike field coherence</i> .....	6
<b>SFC<sub>BC</sub></b>	mit dem Erwartungswert korrigierte SFC .....	44

<b>SFC<sub>SP</sub></b>	mit dem Shiftprediktor korrigierte SFC .....	71
<b>SP</b>	<i>Shiftprediktor</i> .....	42
<b>STA</b>	<i>spike triggered average</i> .....	6
<b>STPC</b>	<i>spike triggered phase consistency</i> .....	12
<b>STPC<sub>E</sub></b>	mit dem Erwartungswert korrigierte STPC .....	45
<b>STPC<sub>SP</sub></b>	mit dem Shiftprediktor korrigierte STPC.....	45
<b>STS</b>	<i>Sulcus temporalis superior</i> (engl. <i>superior temporal sulcus</i> ) .....	29
<b>SUA</b>	<i>single unit activity</i> .....	36
<b>V1</b>	primärer visueller Kortex .....	1
<b>V2</b>	sekundärer visueller Kortex .....	1
<b>V4</b>	quartärer visueller Kortex .....	1
<b>VSDI</b>	<i>voltage-sensitive dye imaging</i> .....	110

## B ROHDATEN

### B.1 ROHDATEN-TABELLEN

In den Tabellen B.1 bis B.3 auf den Seiten 134–136 sind die wichtigsten der ausgewerteten Daten zusammengetragen<sup>(1)</sup>.

In der Tabelle B.1 auf der nachfolgenden Seite sind das neben dem Ableitdatum und den verwendeten Kanalnummern für V1 und V4, die V4-RF-Position mit der Exzentrizität (*Ex.*) in Grad Sehwinkel und dem Winkel  $\alpha$  relativ zur vertikalen Achse<sup>(2)</sup>, die auf der Fovea centralis liegt. *Figur* gibt an, ob die Figuren umrandet oder gefüllt gezeigt wurden. EPs gibt an, an welchen Tagen auch Einzelpräsentationen aufgenommen wurden. Ebenso ist die Trialanzahl für die beiden Aufmerksamkeitsbedingungen aufgeführt (*att in*, *att out*). Zusätzlich listet *Impedanz<sub>pre</sub>* und *Impedanz<sub>post</sub>* die V4-Elektroden-Impedanz vor bzw. nach der Ableitung auf. *Fix.fenster* gibt den Durchmesser des eingestellten elliptischen Fixationsfensters für die X- und Y-Achse in Grad Sehwinkel an. Zuletzt zeigt ein Plus in den Spalten nPSD, PC und SFC|STPC an, ob der Datensatz für die jeweiligen Analysen mit einbezogen wurde oder nicht.

Tabelle B.2 auf Seite 135 listet die neuronalen Daten für die DP aus den gemachten Analysen auf. Es werden PSD-, PSTH-, PC-, SFC- und STPC-Daten<sup>(3)</sup> gezeigt.

Die Tabelle B.3 auf Seite 136 zeigt die gleichen neuronalen Daten für die EP analog zur Tabelle B.2.

In der Tabelle B.4 auf Seite 137 werden die zusammengefassten Verhaltensdaten aufgelistet. Für jeden Tag werden die Gesamtperformanz<sup>(4)</sup> und, selektiert sowohl nach Aufmerksamkeitsbedingung (*att in* ● und *att out* ● bzw. *fig in* ● und *fig out* ●), als auch nach den Antworttypen (Hits, Earlies, Lates, Augenfehler), die Daten gezeigt.

<sup>(1)</sup> Die hier gezeigten Daten sind identisch mit denen in GROTHE ET AL. [2012] veröffentlichten und wurden ausgewählt, weil sie aufgrund des Aufgabendesigns mit den Daten von M.Sc. Iris Grothe zusammen analysiert werden konnten und den in Abschnitt 2.1.3 EXPERIMENTELLE VORAUSSETZUNGEN auf Seite 19 und Abschnitt 2.5.5 DATENSELEKTION auf Seite 45 genannten Anforderungen gerecht wurden. Im Rahmen der Doktorarbeit wurden aber mehr Daten erhoben. Die Daten, die im Zusammenhang mit dem Kooperationsprojekt (AG Pawelzik) aufgenommen wurden, werden hier nicht analysiert. Sie wurden teilweise in Form von Konferenzbeiträgen (GROTHE ET AL. [2013]) veröffentlicht und es ist geplant, sie in einem Journal zu veröffentlichen. Andere, früher erhobene Daten wurden aus unterschiedlichen Gründen nicht in die Analyse mit einbezogen. Dazu gehörten Signalstörungen (insbesondere im früher noch vorhandenen V4-MEA, vergleiche Abschnitt 2.2.1 OPERATIVE EINGRIFFE auf Seite 20), aber auch Fehler in den Einstellungen zur Kontrolle der Präsentation, die nicht immer sofort erkannt wurden.

<sup>(2)</sup> Die Winkelspitze liegt auf dem Fixationspunkt und die Winkel vergrößern sich im Uhrzeigersinn.

<sup>(3)</sup> Für die SFC- und STPC-Daten wurden wie beschrieben zwischen V1-LFP- und V4-AP-Daten berechnet.

<sup>(4)</sup> Berechnet über alle Trials, die während der Datenaufnahme präsentiert wurden.

**Tab. B.1:** Die wichtigsten Rohdaten. Die Analyse umfasst 39 V4-nPSD-Datensätze, die an 15 Tagen aufgenommen wurden, 22 V1-V4-PC-Paare (von neun Tagen) und neun V1-V4-SFC/STPC-Kombinationen (von sechs Tagen). Die graue Hinterlegung kennzeichnet den im Ergebnisteil gezeigten Beispiel-Datensatz. Am Ende der Tabelle sind – sofern sinnvoll – der Median ( $\bar{X}$ ) und die Standardabweichung ( $\sigma(\bar{X})$ ) der Werte angegeben.

Datum	Kanalnummer		RF-Pos. Ex. [°]	$\alpha$ [°]	Figur	EP	Trianzahl		Impedanzpre 100 Hz	Impedanzpost 1000 Hz	Impedanzpost 1000 Hz	Fixfenster X [Y°]	nPSD	PC	SFC/STPC
	V1	V4					att in	att out							
23.06.2009	77	65	1,5	45,0	umrandet	+	68 66	68 66	0,891	0,242	0,891	0,242	1,250 1,000	+	+
	77	66	2,4	40,6	umrandet	+	68 66	68 66	1,059	0,242	0,372	0,242	1,250 1,000	+	+
	77	67	2,0	41,0	umrandet	+	68 66	68 66	4,385	0,455	1,917	0,242	1,250 1,000	+	+
25.06.2009	77	65	1,5	45,0	umrandet	+	112 120	1,917	1,917	0,882	0,321	0,242	1,167 1,000	+	+
	77	66	1,5	45,0	umrandet	+	112 120	3,667	0,910	0,272	0,242	1,167 1,000	+	+	
	77	67	1,5	45,0	umrandet	+	112 120	2,300	1,000	0,272	0,242	1,167 1,000	+	+	
18.11.2009	77	65	2,0	57,4	umrandet	-	63 58	4,833	0,391	4,833	0,391	1,154 1,161	+	-	
	77	65	2,3	42,0	umrandet	+	32 29	6,000	0,455	5,100	0,488	1,154 2,083	+	-	
	77	66	1,9	38,0	umrandet	+	32 29	16,500	1,180	2,182	0,242	1,154 2,083	+	-	
19.11.2009	77	66	1,8	30,0	umrandet	+	32 29	16,500	1,286	6,000	0,600	1,154 2,083	+	-	
	77	67	2,1	37,0	umrandet	-	43 42	5,364	0,306	4,385	0,347	1,154 1,161	+	-	
	77	66	1,8	30,0	umrandet	-	43 42	34,000	2,368	4,833	0,506	1,154 1,161	+	-	
20.11.2009	77	66	1,6	35,0	umrandet	-	43 42	6,000	0,506	3,667	0,306	1,154 1,161	+	-	
	77	67	1,6	37,2	umrandet	-	45 42	34,000	1,560	4,833	0,684	1,154 1,161	+	-	
	77	66	1,5	28,0	umrandet	-	45 42	34,000	2,879	5,000	0,829	1,154 1,161	+	-	
27.11.2009	77	65	1,5	37,0	umrandet	-	45 42	34,000	3,000	6,000	0,882	1,154 1,161	+	-	
	77	65	2,0	42,0	umrandet	-	25 23	4,385	0,600	5,000	0,376	1,154 1,161	+	-	
	77	67	1,8	43,0	umrandet	-	25 23	16,500	1,133	4,385	0,410	1,154 1,161	+	-	
03.12.2009	77	65	2,0	33,0	umrandet	+	95 94	8,000	0,490	2,889	0,391	1,154 1,161	+	-	
	77	66	2,0	33,0	umrandet	+	95 94	8,000	1,207	6,778	0,753	1,154 1,161	+	-	
	77	67	1,6	34,0	umrandet	+	51 48	34,000	2,459	6,000	1,032	1,000 1,161	+	-	
04.12.2009	77	65	1,7	33,1	umrandet	+	51 48	69,000	3,414	7,750	0,785	1,000 1,161	+	-	
	77	66	1,8	32,0	umrandet	+	51 48	69,000	2,368	7,750	1,220	1,000 1,161	+	-	
	77	67	2,2	35,2	umrandet	+	113 114	69,000	3,129	3,375	0,243	1,077 1,000	+	+	
27.05.2010	77	65	2,2	35,2	umrandet	+	113 114	69,000	2,200	0,630	0,242	1,077 1,000	+	+	
	77	66	2,4	50,3	gefüllt	+	78 55	—	4,385	0,542	1,077 1,000	+	+		
	77	66	—	—	gefüllt	+	78 55	—	2,043	0,242	1,077 1,000	+	+		
28.05.2010	77	65	—	—	gefüllt	+	78 55	—	9,000	0,662	1,077 1,000	+	+		
	77	67	—	—	gefüllt	+	108 108	—	1,917	0,242	1,077 1,000	+	+		
	77	66	—	—	gefüllt	+	108 108	—	0,346	0,242	1,077 1,000	+	+		
02.06.2010	77	66	—	—	gefüllt	+	108 108	—	0,842	0,242	1,077 1,000	+	+		
	77	67	—	—	gefüllt	+	108 108	—	2,684	0,242	1,077 0,933	+	+		
	77	65	—	—	gefüllt	+	86 66	34,000	3,000	2,684	0,242	1,077 0,933	+	+	
04.06.2010	77	65	—	—	gefüllt	+	86 66	34,000	3,129	4,384	1,059	1,077 0,933	+	+	
	77	66	2,3	50,3	gefüllt	+	69 55	51,000	3,129	3,375	0,242	1,077 0,933	+	+	
	77	65	—	—	gefüllt	+	69 55	6,350	0,455	1,370	0,242	1,077 0,933	+	+	
09.06.2010	77	66	2,9	41,4	gefüllt	+	69 55	13,000	1,612	4,833	0,347	1,077 0,933	+	+	
	77	67	1,8	29,2	gefüllt	+	77 76	69,000	5,737	9,000	0,855	1,077 0,933	+	+	
	77	65	—	—	gefüllt	+	77 76	27,000	1,612	13,000	0,882	1,077 0,933	+	+	
09.07.2010	77	66	1,6	33,6	gefüllt	+	77 76	27,000	1,612	13,000	0,882	1,077 0,933	+	+	
	77	66	—	—	gefüllt	+	77 76	27,000	1,612	13,000	0,882	1,077 0,933	+	+	
$\bar{X}$	—	—	1,800	37,600	—	2 11	69 58	13,000	1,207	3,667	0,347	1,154 1,000	2 39	2 22	2 9
$\sigma(\bar{X})$	—	—	0,345	7,027	—	von 15	28,378 30,315	21,791	1,407	3,123	0,280	0,061 0,282	von 39	von 39	von 39

**Tab. B.2:** Die DP-Rohdaten. Die beiden untersten Zeilen der Tabelle geben den Mittelwert und die Standardabweichung an. Die Tabelle umfasst 39 LFP-Datensätze und 22 MUA-Datensätze. Die graue Hinterlegung kennzeichnet den im Ergebnis gezeigten Beispiel-Datensatz.

Datum	V4	V1 nPSD		V4 nPSD		PC		PSTH <sub>sustained</sub> [Hz]		nPSTH <sub>sustained</sub>		SFC		STPC	
		att	out	att	out	att	out	att	out	att	out	att	out	att	out
23.06.2009	65	3,40899	2,96900	1,44189	1,68233	0,07214	0,01776	47,60540	64,23340	0,51884	1,04935	0,00014	-0,00003	0,00857	0,00110
66	3,40899	2,96900	1,52758	1,66030	0,12178	0,04656	22,27550	22,76150	0,73232	0,77011	-0,00001	-0,00019	0,00191	0,00145	
25.06.2009	67	3,40899	2,96900	1,27496	2,14856	0,09406	0,03581	—	—	—	—	—	—	—	—
65	3,68948	3,22605	2,03476	2,07869	0,09105	0,01845	54,65500	57,38840	1,24639	1,35873	0,00141	0,00041	0,03029	0,01548	
66	3,68948	3,22605	1,46386	1,38729	0,15387	0,06164	5,46877	6,39045	0,66604	0,94683	0,00313	-0,00009	0,03048	0,00773	
67	3,68948	3,22605	2,55510	2,58991	0,16763	0,05133	17,97180	18,85460	1,30063	1,41365	0,00116	0,00047	0,01853	0,01229	
18.11.2009	65	3,15043	2,75255	0,44155	0,39915	0,04484	0,01114	22,78990	25,04600	0,64442	0,80721	-0,00006	0,00008	0,00295	0,00738
19.11.2009	65	2,68064	2,66369	0,35827	0,24185	0,02917	0,01439	9,43315	9,01618	0,20265	0,14949	-0,00096	-0,00078	-0,00588	-0,00144
66	2,68064	2,66369	0,64948	0,51998	0,06850	0,02867	2,64195	2,81201	0,36043	0,44800	-0,00210	-0,00392	0,00180	-0,00144	
67	2,68064	2,66369	0,30526	0,20224	0,04304	0,02257	10,53500	10,53500	0,02219	0,01633	-0,00097	-0,00103	-0,00287	-0,00568	
20.11.2009	65	3,40355	3,04874	0,17398	0,14835	0,03305	0,01011	6,39378	5,58700	-0,05798	-0,17685	-0,00110	-0,00146	-0,01136	-0,00730
66	3,40355	3,04874	0,43626	0,33702	0,05279	0,01282	0,52479	0,67166	-0,67052	-0,57830	-0,00987	0,00026	0,03217	0,03980	
67	3,40355	3,04874	0,49536	0,45401	0,02719	0,00747	0,88841	1,06889	-0,65434	-0,58411	-0,00744	-0,00179	-0,00523	0,00020	
26.11.2009	65	2,83459	2,34012	1,08411	0,80304	0,06909	0,01297	5,19412	5,03408	1,06851	1,00477	-0,00157	-0,00124	-0,01294	0,00445
66	2,83459	2,34012	0,61840	0,43680	0,06556	0,01198	—	—	—	—	—	—	—	—	—
67	2,83459	2,34012	0,78212	0,65551	0,03718	0,00787	4,91086	5,37566	0,19188	0,30469	-0,00192	-0,00069	-0,01788	0,01255	
27.11.2009	65	2,23068	1,78317	0,75303	0,62170	0,05198	0,00007	—	—	—	—	—	—	—	—
67	2,23068	1,78317	0,56270	0,61527	0,02341	-0,00038	—	—	—	—	—	—	—	—	—
03.12.2009	65	3,45000	3,11481	0,63015	0,50205	0,07688	0,00575	—	—	—	—	—	—	—	—
66	3,45000	3,11481	0,61218	0,50664	0,09739	0,02061	—	—	—	—	—	—	—	—	—
67	3,45000	3,11481	0,47933	0,44430	0,04826	-0,00201	—	—	—	—	—	—	—	—	—
04.12.2009	65	3,56830	3,04963	1,32749	0,94727	0,08923	0,01413	—	—	—	—	—	—	—	—
66	3,56830	3,04963	1,08204	0,79615	0,10950	0,01979	—	—	—	—	—	—	—	—	—
67	3,56830	3,04963	1,35352	1,09100	0,05742	0,00907	—	—	—	—	—	—	—	—	—
27.05.2010	65	2,32840	1,92223	2,65931	3,02195	0,13791	0,06504	33,13190	31,33740	0,36897	0,29483	0,00102	0,00046	0,03315	0,02453
66	2,32840	1,92223	1,42304	1,64657	0,15776	0,09646	—	—	—	—	—	—	—	—	—
65	2,43237	1,94810	3,56861	3,23678	0,16695	0,03854	25,27530	30,52950	0,59144	0,92227	0,00046	-0,00004	0,02064	0,00313	
66	2,43237	1,94810	3,30725	3,79323	0,15914	0,03166	79,18050	78,77860	0,74934	0,74046	0,00063	0,00007	0,02519	0,00967	
67	2,43237	1,94810	3,24354	4,29779	0,13602	0,02873	—	—	—	—	—	—	—	—	—
02.06.2010	65	2,63803	2,13011	2,50460	2,76435	0,14211	0,05166	27,93900	39,14540	0,68861	1,36591	0,00017	-0,00002	0,00951	0,00420
66	2,63803	2,13011	1,21623	1,42114	0,16148	0,09994	—	—	—	—	—	—	—	—	—
67	2,63803	2,13011	2,05820	2,12736	0,13972	0,03574	—	—	—	—	—	—	—	—	—
04.06.2010	65	2,91134	2,25622	4,04122	4,22044	0,15026	0,04949	52,88050	59,70470	0,78375	1,01394	0,00245	0,00054	0,03352	0,02799
66	2,91134	2,25622	3,97918	3,51485	0,13248	0,04537	72,81780	82,28080	0,99900	1,25878	0,00077	0,00018	0,02957	0,01490	
09.06.2010	65	2,56374	2,07784	5,37430	4,52900	0,11955	0,02687	—	—	—	—	—	—	—	—
66	2,56374	2,07784	3,81547	2,88447	0,12566	0,02728	15,29710	15,20400	0,89684	0,88530	0,00075	0,00005	0,02730	0,01671	
67	2,56374	2,07784	2,42610	2,87528	0,08618	0,01871	38,63700	45,66640	0,57200	0,85800	—	—	—	—	
09.07.2010	65	2,52327	2,11966	1,94652	2,48752	0,14697	0,05493	—	—	—	—	—	—	—	—
66	2,52327	2,11966	3,60972	4,10468	0,14442	0,05945	—	—	—	—	—	—	—	—	—
$\bar{X}$	—	2,83459	2,34012	1,35352	1,42114	0,09406	0,02257	20,12365	20,80805	0,61793	0,83261	0,00014	-0,00003	0,00951	0,00738
$\sigma(\bar{X})$	—	0,48129	0,49567	1,31121	1,35636	0,04665	0,02443	23,35864	26,02607	0,52018	0,59154	0,00299	0,00104	0,01910	0,01183

**Tab. B.3:** Die wichtigsten EP-Rohdaten. Die beiden untersten Zeilen der Tabelle geben wieder den Mittelwert und die Standardabweichung an. Die Tabelle umfasst 24 Aufnahmen, die auf LFP-Daten beruhen und 8 Aufnahmen auf MUA-Daten beruhend. Die graue Hinterlegung kennzeichnet den im Ergebnissteil gezeigten Beispiel-Datensatz.

Datum	V4	V1 nPSD		V4 nPSD		PC	PSTH <sub>sustained</sub>		nPSTH <sub>sustained</sub>	SFC		STPC			
		fig <sub>in</sub>	fig <sub>out</sub>	fig <sub>in</sub>	fig <sub>out</sub>		fig <sub>in</sub>	fig <sub>out</sub>		fig <sub>in</sub>	fig <sub>out</sub>	fig <sub>in</sub>	fig <sub>out</sub>		
23.06.2009	65	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
	66	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
25.06.2009	67	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
	66	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
18.11.2009	67	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
	65	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
19.11.2009	66	4,64922	-0,03470	0,53541	0,25141	0,05568	-0,00178	—	—	—	—	—	—		
	65	4,64922	-0,03470	0,83716	0,35209	0,10799	0,02472	—	—	—	—	—	—		
20.11.2009	67	4,64922	-0,03470	0,50715	0,22505	0,05953	0,00970	—	—	—	—	—	—		
	65	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
26.11.2009	66	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
	67	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
27.11.2009	65	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
	67	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
03.12.2009	65	2,68877	-0,08694	0,94441	0,59989	0,01199	0,00832	—	—	—	—	—	—		
	66	2,68877	-0,08694	0,86833	0,66415	0,01557	0,00129	—	—	—	—	—	—		
04.12.2009	67	2,68877	-0,08694	0,70026	0,43401	0,01322	-0,00273	—	—	—	—	—	—		
	65	3,09305	-0,08720	1,21911	1,75153	0,04449	0,02141	—	—	—	—	—	—		
27.05.2010	66	3,09305	-0,08720	1,19964	0,57507	0,04975	0,01575	—	—	—	—	—	—		
	67	3,09305	-0,08720	0,53899	0,22224	0,03115	0,01743	—	—	—	—	—	—		
28.05.2010	65	2,47931	-0,05637	3,57725	2,36849	0,09534	0,01852	39,87240	29,66670	0,64748	0,22580	0,00009	-0,00030	0,01910	0,04165
	66	2,47931	-0,05637	2,07945	1,47288	0,08825	0,02346	—	—	—	—	—	—	—	—
02.06.2010	65	2,69139	-0,01626	4,38278	2,44904	0,10861	0,02427	14,12700	34,39290	-0,11050	1,16553	0,00038	-0,00090	0,04204	0,00929
	66	2,69139	-0,01626	3,77098	3,32373	0,10030	0,02271	63,57140	72,10710	0,40448	0,59306	-0,00001	-0,00043	0,01735	0,00759
04.06.2010	67	2,69139	-0,01626	3,82829	3,54057	0,09801	0,02278	—	—	—	—	—	—	—	—
	65	2,50946	-0,02204	3,21173	2,57404	0,07358	0,04321	35,60440	34,82140	1,15190	1,10457	-0,00052	-0,00059	-0,00009	0,01226
09.06.2010	66	2,50946	-0,02204	1,62775	1,78549	0,08443	0,05909	—	—	—	—	—	—	—	—
	67	2,50946	-0,02204	2,42054	2,03343	0,08608	0,04151	—	—	—	—	—	—	—	—
09.07.2010	65	2,76306	-0,02315	5,07316	3,07847	0,08631	0,02996	56,39880	51,40110	0,90243	0,73385	0,00150	-0,00030	0,04764	0,02302
	66	2,76306	-0,02315	5,27887	2,20627	0,04975	0,01794	82,70830	66,18130	1,27052	0,81681	0,00005	-0,00033	0,01620	0,00977
σ( $\bar{X}$ )	—	2,69139	-0,03470	2,25000	1,90946	0,06810	0,02206	37,92725	39,25595	0,77496	0,79721	0,00002	-0,00051	0,01677	0,01237
	—	0,67586	0,02796	1,74728	1,18806	0,03035	0,01446	23,56900	18,69984	0,44995	0,31528	0,00108	0,00054	0,01980	0,01131



**Tab. B.4:** Verhältnissdaten mit Angaben der einzelnen Antworttypen in Prozent separat für die DP und EP.

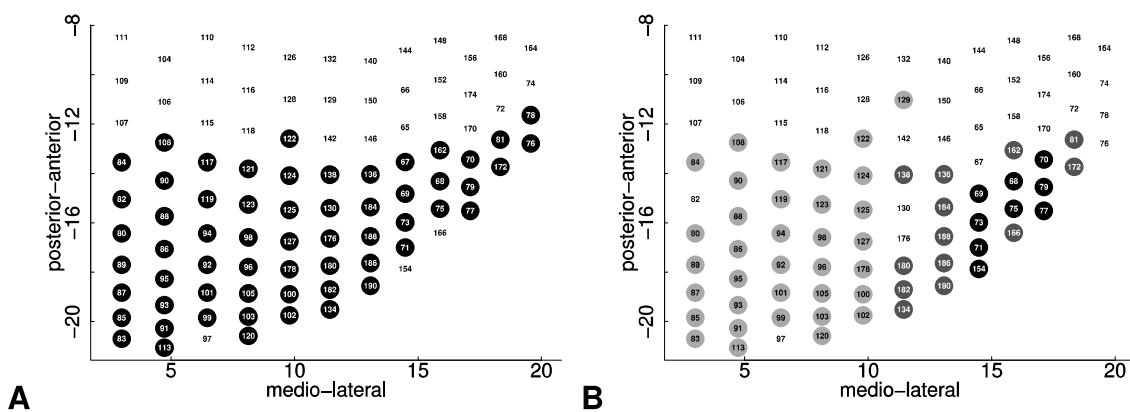
Datum	Duale Präsentation (DP)						Einzelpräsentation (EP)												
	Total	Hits [%]		Earlies [%]		Lates [%]		Augenfehler [%]		Total	Hits [%]		Earlies [%]		Lates [%]		Augenfehler [%]		
		att	in	att	in	att	in	att	in	att	in	att	in	att	in	att	in	att	in
23.06.2009	77,457	75,556	79,518	7,514	11,111	3,614	15,029	13,333	16,867	41,356	41,558	41,135	41,356	41,558	41,135	41,356	41,558	41,135	41,356
25.06.2009	76,645	82,353	71,856	7,895	6,618	8,982	15,461	11,029	19,162	27,273	25,683	28,326	27,273	25,683	28,326	27,273	25,683	28,326	27,273
18.11.2009	70,349	72,414	68,235	11,628	11,494	11,765	18,023	16,092	20,000	35,581	32,558	38,406	35,581	32,558	38,406	35,581	32,558	38,406	35,581
19.11.2009	75,309	80,000	70,732	6,173	7,500	4,878	24,519	12,500	24,390	36,220	28,571	42,254	36,220	28,571	42,254	36,220	28,571	42,254	36,220
20.11.2009	68,548	75,439	62,687	7,258	7,018	7,463	24,194	17,544	29,851	37,688	39,362	36,190	37,688	39,362	36,190	37,688	39,362	36,190	37,688
26.11.2009	73,729	81,818	66,667	3,390	1,818	4,762	22,881	16,364	28,571	39,487	34,524	43,243	39,487	34,524	43,243	39,487	34,524	43,243	39,487
27.11.2009	60,000	69,444	52,273	12,500	5,556	18,182	27,500	25,000	29,545	37,500	40,984	34,328	37,500	40,984	34,328	37,500	40,984	34,328	37,500
03.12.2009	73,828	78,512	69,630	7,813	9,091	6,667	18,359	12,397	23,704	44,708	45,496	43,983	44,708	45,496	43,983	44,708	45,496	43,983	44,708
04.12.2009	71,223	78,462	64,865	9,353	6,154	12,162	19,424	15,385	22,973	43,033	40,909	44,776	43,033	40,909	44,776	43,033	40,909	44,776	43,033
27.05.2010	79,649	83,704	76,000	9,123	8,148	10,000	11,228	8,148	14,000	25,587	22,857	27,885	25,587	22,857	27,885	25,587	22,857	27,885	25,587
28.05.2010	76,437	82,105	69,620	12,644	12,632	12,658	10,920	5,263	17,722	40,000	35,374	44,755	40,000	35,374	44,755	40,000	35,374	44,755	40,000
02.06.2010	80,000	87,097	73,973	8,148	7,258	8,904	11,852	5,645	17,123	24,791	23,457	25,888	24,791	23,457	25,888	24,791	23,457	25,888	24,791
04.06.2010	73,430	77,477	68,750	12,560	12,613	12,500	14,010	9,910	18,750	26,596	26,974	26,154	26,596	26,974	26,154	26,596	26,974	26,154	26,596
09.06.2010	75,610	76,667	74,324	12,195	16,667	6,757	12,195	6,667	18,919	38,113	30,233	45,588	38,113	30,233	45,588	38,113	30,233	45,588	38,113
09.07.2010	76,119	83,696	69,725	14,428	13,043	15,596	9,453	3,261	14,679	20,238	23,333	17,424	20,238	23,333	17,424	20,238	23,333	17,424	20,238
$\bar{X}$	75,309	78,512	69,630	9,123	8,148	8,982	15,461	12,397	19,162	37,500	32,558	38,406	37,500	32,558	38,406	37,500	32,558	38,406	37,500
$\sigma(\bar{X})$	4,990	4,683	6,364	3,037	3,770	4,161	5,327	5,731	5,188	7,594	7,598	8,884	7,594	7,598	8,884	7,594	7,598	8,884	7,594
Datum	Einzelpräsentation (EP)																		
	Total	Hits [%]		Earlies [%]		Lates [%]		Augenfehler [%]		Total	Hits [%]		Earlies [%]		Lates [%]		Augenfehler [%]		
		fig	in	fig	in	fig	in	fig	in		fig	in	fig	in	fig	in	fig	in	
23.06.2009	78,788	73,684	85,714	18,182	26,316	7,143	3,030	0,000	7,143	52,857	48,649	57,576	52,857	48,649	57,576	52,857	48,649	57,576	52,857
25.06.2009	80,645	85,714	76,471	9,677	14,286	5,882	9,677	0,000	17,647	36,735	22,222	45,161	36,735	22,222	45,161	36,735	22,222	45,161	36,735
18.11.2009	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19.11.2009	87,179	90,000	84,211	12,821	10,000	15,789	0,000	0,000	0,000	43,478	20,000	56,818	43,478	20,000	56,818	43,478	20,000	56,818	43,478
20.11.2009	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26.11.2009	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
27.11.2009	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
03.12.2009	63,158	75,000	54,545	31,579	25,000	36,364	5,263	0,000	9,091	51,282	27,273	60,714	51,282	27,273	60,714	51,282	27,273	60,714	51,282
04.12.2009	80,000	100,000	60,000	20,000	0,000	40,000	0,000	0,000	0,000	58,333	37,500	68,750	58,333	37,500	68,750	58,333	37,500	68,750	58,333
27.05.2010	78,378	66,667	93,750	10,811	19,048	0,000	10,811	14,286	6,250	24,490	25,000	23,810	24,490	25,000	23,810	24,490	25,000	23,810	24,490
28.05.2010	76,000	75,000	76,923	4,000	8,333	0,000	20,000	16,667	23,077	32,432	42,857	18,750	32,432	42,857	18,750	32,432	42,857	18,750	32,432
02.06.2010	75,000	76,471	73,684	11,111	5,882	15,789	13,889	17,647	10,526	23,404	22,727	24,000	23,404	22,727	24,000	23,404	22,727	24,000	23,404
04.06.2010	80,645	92,308	72,222	6,452	0,000	11,111	12,903	7,692	16,667	26,190	40,909	10,000	26,190	40,909	10,000	26,190	40,909	10,000	26,190
09.06.2010	80,952	88,889	75,000	4,762	0,000	8,333	14,286	11,111	16,667	27,586	40,000	14,286	27,586	40,000	14,286	27,586	40,000	14,286	27,586
09.07.2010	86,957	83,333	90,909	13,043	16,667	9,091	0,000	0,000	0,000	41,026	53,846	15,385	41,026	53,846	15,385	41,026	53,846	15,385	41,026
$\bar{X}$	80,000	83,333	76,471	11,111	10,000	9,091	9,677	0,000	9,091	36,735	37,500	24,000	36,735	37,500	24,000	36,735	37,500	24,000	36,735
$\sigma(\bar{X})$	6,455	9,939	11,967	7,951	9,663	13,229	6,905	7,503	8,006	12,352	11,690	21,975	12,352	11,690	21,975	12,352	11,690	21,975	12,352

## B.2 V1-MULTIELEKTRODENARRAY

Im Folgenden werden einige Eigenschaften der V1-Elektroden graphisch so dargestellt, dass über die Farbkodierung die Verteilung über das MEA sichtbar wird. Die Darstellung der Elektrodenkanäle orientiert sich an der Abbildung 2.9 auf Seite 29.

In der Abbildung B.1A sind die Kanäle schwarz gekennzeichnet, die mit einer Elektrode im Kortex ableiteten. Weiß sind die Schutzelektroden eingezeichnet, die das Silikon nicht durchstoßen sollten.

In der Abbildung B.1B sind in hellgrau die Kanäle gekennzeichnet, deren Signale für die Re-Referenzierung gemittelt wurden. Im Vergleich mit Abbildung B.3 auf der gegenüberliegenden Seite erkennt man, dass diese Elektroden die Neuronenpopulationen der sehr exzentrischen RFs abgeleitet haben. Schwarze Kanäle zeigten gute neuronale Antworten, dunkelgraue wurden auch re-referenziert, wurden aber mangels entsprechender neuronaler Antwortstärken nicht weiter ausgewertet.

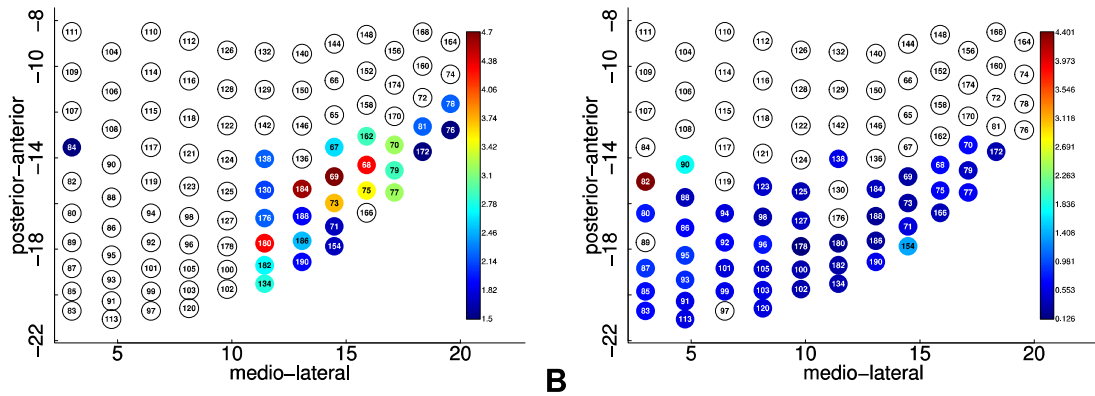


**Abb. B.1:** **A** V1-Array Bestückungsplan. Schutzelektroden, die nicht das Silikon durchdringen sollten, sind in weiß gekennzeichnet. Elektroden zum intrakortikalen Ableiten in schwarz.

**B** Elektroden des V1-Arrays, deren Signale aufgezeichnet wurden, sind in drei Farben gekennzeichnet: in schwarz jene, die die besten Signale lieferten und auf die sich die Auswertung konzentrierte, in dunkelgrau die, die ebenfalls re-referenziert wurden und in hellgrau jene, die zur Re-Referenzierung gemittelt wurden. Kanal 129 wurde für den letzten Datensatz nicht mehr aufgenommen, da die Signalqualität nachgelassen hatte.

Die Abbildung B.2A zeigt die farbkodierte Eindringtiefe der V1-Elektroden in Millimeter. Da diese Daten nicht von allen Elektroden vorlagen, sind einige Kanäle trotz intrakortikaler Elektroden weiß belassen.

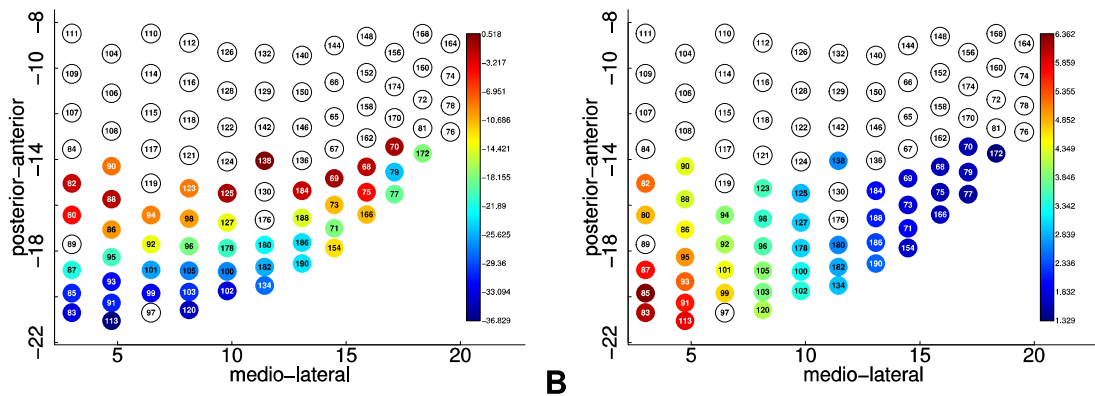
In Abbildung B.2B wird die gemittelte RF-Fläche nach dem automatischen Mapping gezeigt. Bis auf wenige Ausreißer (Kanäle 82, 90 und 154), von denen auch einige defekt waren, liegen die Flächen zwischen etwa 0,2–0,6 Quadrat-Grad Sehwinkel. Es ist keine klare Tendenz zu größeren RFs mit steigender Exzentrizität (weiter links liegende Elektroden; siehe auch Abbildung B.3B) erkennbar. Die RF-Daten der Abbildungen B.2B, B.3A und B wurden von Anneke Meyer für ihre Diplomarbeit »*Mapping of Receptive Fields from Local Field Potentials in Macaque Visual Cortex*« beim Versuchstier F erhoben.



**Abb. B.2:** **A** Darstellung der Eindringtiefe der Elektroden in den Kortex in Millimeter.  
**B** Wird die RF-Fläche (in Quadrat-Grad Sehwinkel einer approximierten Ellipse) farbkodiert dargestellt, so ist kein systematischer Zusammenhang mit der Exzentrizität erkennbar.

Der Winkel der RF-Lage in Bezug auf den vertikalen Meridian ist in der Abbildung B.3A dargestellt. Man erkennt die retinotopische Organisation in V1 dadurch, dass der Winkel von posterior nach anterior kontinuierlich zunimmt, bzw. sich dem vertikalen Meridian nähert.

Die retinotopische Organisation der Exzentrizität ist in der Abbildung B.3B zu erkennen. Je lateraler abgeleitet wird, desto fovealer liegen die gefundenen RFs (siehe auch BREWER ET AL. [2002] und MOTTER [2009]).



**Abb. B.3:** **A** Darstellung der RF-Lage in Winkel relativ zum vertikalen Meridian. Die RFs liegen im Bereich von  $-36,830$  bis  $0,518^\circ$  (Winkel steigen gegen den Uhrzeigersinn).  
**B** Farbkodierte Darstellung der Exzentrizität. Die RFs liegen im Bereich von  $1,329$  bis  $6,362^\circ$  Sehwinkel.



## C VERÖFFENTLICHUNGEN

Im Rahmen dieser Dissertation entstanden folgende Veröffentlichungen auf der Grundlage der erhobenen Daten.

### C.1 IM RAHMEN DER PROMOTION

#### C.1.1 ARTIKEL

GROTHE, I., NEITZEL, S. D., MANDON, S., KREITER, A. K. (2012): *Switching neuronal inputs by differential modulations of gamma-band phase-coherence*. Journal of Neuroscience, Vol. 32(46), pp. 16172–16180.

#### C.1.2 KONFERENZBEITRÄGE

GROTHE, I., ROTERMUND, D., NEITZEL, S. D., MANDON, S., ERNST, U. A., KREITER, A. K., PAWELZIK, K. R. (2013): *Simulated switching of synaptic input by selective synchronization explains transfer characteristics of attention dependent routing for broad-band flicker signals to monkey area V4*. ECVF 2013 Bremen.

GROTHE, I., ROTERMUND, D., NEITZEL, S. D., MANDON, S., ERNST, U. A., KREITER, A. K., PAWELZIK, K. R. (2013): *Selective synchronization explains transfer characteristics of attention-dependent routing for broad-band flicker signals to monkey area V4*. 36<sup>th</sup> European Conference on Visual Perception (ECVP 2013).

GROTHE, I., NEITZEL, S. D., ROTERMUND, D., MANDON, S., ERNST, U. A., PAWELZIK, K. R., KREITER, A. K. (2013): *Using large scale recordings in in primate ventral visual pathway to investigate signal routing by interareal gamma-band synchronization* Proceedings of the 10<sup>th</sup> Meeting of the German Neuroscience Society / 34<sup>th</sup> Goettingen Neurobiology Conference.

GROTHE, I., NEITZEL, S. D., MANDON, S., KREITER, A. K. (2013): *Amplitude and frequency characteristics of attentional modulation of gamma-band synchronization within and between monkey areas V1 and V4*. 36<sup>th</sup> European Conference on Visual Perception (ECVP 2013).

GROTHE, I., ROTERMUND, D., NEITZEL, S. D., MANDON, S., ERNST, U. A., KREITER, A. K., PAWELZIK, K. R. (2013) *The neuronal input channel switched by attention reflects Routing by Coherence*. Cosyne Meeting 2013.

GROTHE, I., NEITZEL, S. D., ROTERMUND, D., MANDON, S., LINKE, M., ERNST, U. A., PAWELZIK, K. R., KREITER, A. K. (2012): *Interareal gamma-band synchronization in primate ventral visual pathway underlies stimulus signal routing during selective attention*. Annual Meeting SfN 2012.

GROTHE, I., NEITZEL, S. D., ROTERMUND, D., MANDON, S., LINKE, M., PAWELZIK, K. R., KREITER, A. K. (2012): *Gamma-band synchrony may underlie stimulus signal routing during selective attention in primate ventral visual pathway*. FENS Meeting 2012.

GROTHE, I., NEITZEL, S. D., ROTERMUND, D., MANDON, S., LINKE, M., ERNST, U. A., PAWELZIK, K. R., KREITER, A. K. (2012): *Gamma-band synchrony may cause stimulus signal routing in primate ventral visual pathway underlies signal routing*. Conference Abstract FENS 2012 Barcelona.

ERNST, U. A., MANDON, S., SCHINKEL-BIELEFELD, N., NEITZEL, S. D., KREITER, A. K., PAWELZIK, K. R. (2012): *Optimality of Human Contour Integration: Psychophysics, Modelling and Theory*. Computational and Systems Neuroscience Meeting 2012.

ERNST, U. A., MANDON, S., SCHINKEL-BIELEFELD, N., NEITZEL, S. D., KREITER, A. K., PAWELZIK, K. R. (2012): *Optimality of Human Contour Integration: Psychophysics, Modelling and Theory*. 34<sup>th</sup> European Conference on Visual Perception 2012.

- GROTHE, I., NEITZEL, S. D., MANDON, S. AND KREITER, A. K. (2011): *Synchrony between monkey areas V1 and V4 depends on stimulus relevance*. Computational Neuroscience & Neurotechnology Bernstein Conference & Neurex Annual Meeting 2011.
- ROTERMUND, D., LINKE, M., ERNST, U. A., GROTHE, I., NEITZEL, S. D., MANDON, S., PAWELZIK, K. R., KREITER, A. K. (2011): *Routing of information flow by selective visual attention in LFPs of monkey area V4*. Computational Neuroscience & Neurotechnology Bernstein Conference & Neurex Annual Meeting 2011 (BC11).
- GROTHE, I., NEITZEL, S. D., MANDON, S., KREITER, A. K. (2011): *Effective connectivity between neuronal populations in primate ventral visual pathway selectively depends on behavioral relevance*. 41<sup>th</sup> SfN Annual Meeting in Washington, D.C..
- GROTHE, I., NEITZEL, S. D., MANDON, S., KREITER, A. K. (2011): *Effective connectivity between neuronal populations selectively depends on behavioral relevance*. Annual Meeting SfN 2011.
- GROTHE, I., NEITZEL, S. D., MANDON, S., KREITER, A. K. (2011): *Attention-dependent dynamic changes in coherence between monkey area V1 and V4*. Proceedings of the 9<sup>th</sup> Meeting of the German Neuroscience Society / 33<sup>rd</sup> Goettingen Neurobiology Conference 2011.
- GROTHE, I., NEITZEL, S. D., MANDON, S., KREITER, A. K. (2011): *Attention induces dynamic changes in synchrony between monkey areas V1 and V4*. Cosyne Meeting, Computational and System Neuroscience 2011.
- ROTERMUND, D., GROTHE, I., ERNST, U. A., PAWELZIK, K. R., NEITZEL, S. D., MANDON, S., KREITER, A. K. (2011): *Gating of visual processing by selective attention as observed in LFP data of monkey area V4*. 41<sup>th</sup> SfN Annual Meeting in Washington, D.C..
- ROTERMUND, D., ERNST, U. A., PAWELZIK, K. R., NEITZEL, S. D., MANDON, S., KREITER, A. K. (2011): *Gating of visual processing by selective attention as observed in LFP data of monkey area V4*. Proceedings of the 9<sup>th</sup> Meeting of the German Neuroscience Society / 33<sup>th</sup> Göttingen Neurobiology Conference.
- ERNST, U. A., ROTERMUND, D., TAYLOR, K., MANDON, S., SMYUKHA, Y., NEITZEL, S. D., KREITER, A. K., PAWELZIK, K. R. (2010): *Discriminability of direction of attention with and without stimuli based on V4 epidural recordings: A perspective for high-performance brain-computer interfaces*. Neuroscience Meeting Planner 2010.
- NEITZEL, S. D., ROTERMUND, D., MANDON, S., ERNST, U. A., KREITER, A. K., PAWELZIK, K. R. (2010): *Highly selective processing of temporal information from attended stimuli in macaque's visual area V4*. FENS 2010.
- NEITZEL, S. D., ROTERMUND, D., MANDON, S., ERNST, U. A., KREITER, A. K., PAWELZIK, K. R. (2010): *Highly selective processing of temporal information from attended stimuli in macaque's visual area V4*. Bernstein Conference on Computational Neuroscience 2010.
- ROTERMUND, D., NEITZEL, S. D., ERNST, U. A., MANDON, S., TAYLOR, K., SMYUKHA, Y., PAWELZIK, K. R., KREITER, A. K. (2009): *Field potentials from macaque area V4 predict attention in single trials with ~100%*. Bernstein Conference on Computational Neuroscience 2009.
- NEITZEL, S. D., MANDON, S., KREITER, A. K. (2009): *Attention modulates the phase coherence between macaque visual areas V1 and V4*. Bernstein Conference on Computational Neuroscience 2009.
- ROTERMUND, D., NEITZEL, S. D., ERNST, U. A., MANDON, S., TAYLOR, K., PAWELZIK, K. R., KREITER, A. K. (2009): *Phase differences in local field potentials from macaque monkey area V4 predict attentional state in single trials with 99.6% accuracy*. The 18<sup>th</sup> Annual Computational Neuroscience Meeting CNS.
- ROTERMUND, D., NEITZEL, S. D., TAYLOR, K., ERNST, U. A., MANDON, S., PAWELZIK, K. R., KREITER, A. K. (2009): *Phase differences in local field potentials from macaque monkey area V4 predict attentional state in single trials with 99.6% accuracy*. 2<sup>nd</sup> Annual Meeting of Primate Neurobiology, Göttingen, March 23–25, 2009.

- ROTERMUND, D., NEITZEL, S. D., TAYLOR, K., ERNST, U. A., MANDON, S., PAWELZIK, K. R., KREITER, A. K. (2009): *Phase differences in local field potentials from macaque monkey area V4 predict attentional state in single trials with 99.6% accuracy*. Proceedings of the 8<sup>th</sup> Meeting of the German Neuroscience Society / 32<sup>th</sup> Göttingen Neurobiology Conference 2009.
- PAWELZIK, K. R., TAYLOR, K., ROTHERMUND, D., NEITZEL, S. D., MANDON, S., ERNST, U. A., KREITER, A. K. (2008): *Phase differences in local field potentials from macaque monkey area V4 predict attentional state in single trials with 99.6% accuracy*. Annual Meeting SfN 2008.
- SMIYUKHA, Y., MANDON, S., GALASHAN, F. O., NEITZEL, S. D., KREITER, A. K. (2007): *Dynamic changes of synchrony between neuronal populations in visual cortex are predicted by shifts of attention*. 7<sup>th</sup> Meeting of the German Neuroscience Society / 31<sup>th</sup> Göttingen Neurobiology Conference, Neuroforum 2007.
- SMIYUKHA, Y., MANDON, S., GALASHAN, F. O., NEITZEL, S. D., KREITER, A. K. (2006): *Attention-dependent switching of interareal synchronization between V4 neurons and different subpopulations of their V1 afferents*. Annual Meeting SfN 2006.

## C.2 AUSSERHALB DES DISSERTATIONSTHEMAS

### C.2.1 ARTIKEL

- UDO ERNST, MANDON, S., SCHINKEL-BIELEFELD, N., NEITZEL, S. D., KREITER, A. K., PAWELZIK, K. R. (2012): *Optimality of human contour integration*. PLoS Computational Biology, Vol. 8, Seiten 1 – 17.

### C.2.2 KONFERENZBEITRÄGE

- UDO ERNST, MANDON, S., SCHINKEL-BIELEFELD, N., NEITZEL, S. D., KREITER, A. K., PAWELZIK, K. R. (2011): *Optimality of Human Contour Integration: Psychophysics, Modelling and Theory*. 34<sup>th</sup> European Conference on Visual Perception.
- SCHINKEL-BIELEFELD, N., ERNST, U. A., PAWELZIK, K. R., NEITZEL, S. D., MANDON, S., KREITER, A. K., ROSENHOLTZ, R. (2009): *Can reduced contour detection performance in the periphery be explained by larger integration fields?* The 18<sup>th</sup> Annual Computational Neuroscience Meeting CNS.
- SCHINKEL-BIELEFELD, N., ERNST, U. A., PAWELZIK, K. R., NEITZEL, S. D., MANDON, S., KREITER, A. K., ROSENHOLTZ, R. (2008): *Connection structures underlying human contour integration*. SfN 38<sup>th</sup> Annual Meeting, USA, SfN 2008.
- SCHINKEL-BIELEFELD, N., ERNST, U. A., PAWELZIK, K. R., NEITZEL, S. D., MANDON, S., KREITER, A. K., ROSENHOLTZ, R. (2008): *Human contour integration is optimized for natural images*. Bernstein-Workshop HWK Delmenhorst 2008.
- ERNST, U. A., SCHINKEL-BIELEFELD, N., PAWELZIK, K. R., NEITZEL, S. D., MANDON, S., KREITER, A. K., ROSENHOLTZ, R. (2008): *Human contour integration is optimized for natural images*. SfN 38<sup>th</sup> Annual Meeting, USA, SfN 2008.
- SCHINKEL-BIELEFELD, N., ERNST, U. A., MANDON, S., NEITZEL, S. D., KREITER, A. K., PAWELZIK, K. R. (2007): *Structure of the neuronal interactions underlying human contour integration*. The 16<sup>th</sup> Annual Computational Neuroscience Meeting CNS 2007.
- NEITZEL, S. D., MANDON, S., KREITER, A. K. (2007): *Contour integration modulates neuronal activity in monkey primary visual cortex*. In: K. P. Hoffmann und K. Kriegelstein (eds.) Proceedings of the 7<sup>th</sup> Meeting of the German Neuroscience Society / 31<sup>th</sup> Göttingen Neurobiology Conference, Neuroforum 2007.
- ERNST, U. A., NEITZEL, S. D., SCHINKEL, N., MANDON, S., KREITER, A. K., PAWELZIK, K. R. (2006): *Modeling systematic errors of human contour detection reveals new mechanisms of contour integration*. SfN 2006.

- ERNST, U. A., SCHINKEL, N., PAWELZIK, K. R., MANDON, S., NEITZEL, S. D., KREITER, A. K. (2006): *Contour detection from quasi-ideal contour integration*. The 15<sup>th</sup> Annual Computational Neuroscience Meeting CNS 2006.
- SCHINKEL, N., ERNST, U. A., MANDON, S., NEITZEL, S. D., KREITER, A. K., PAWELZIK, K. R. (2005): *Systematic Errors of Contour Detection in Computational Models of Contour Integration and Human Psychophysics*. Annual Meeting SfN 2005.
- MANDON, S., ERNST, U. A., NEITZEL, S. D., SCHINKEL, N., PAWELZIK, K. R., KREITER, A. K. (2005): *Neuronal mechanisms of contour integration investigated by combining psychophysical experiments with probabilistic modelling*. 6<sup>th</sup> Meeting of the German Neuroscience Society / 30<sup>th</sup> Göttingen Neurobiology Conference, Neuroforum 2005.



# DANKSAGUNG

Ich danke meinen Doktorvater Prof. Dr. Andreas Kreiter für das Überlassen des Themas und die nötige Unterstützung, wann immer ich sie brauchte, insbesondere bei den zahlreichen technischen Problemen und für die vielen fruchtbaren Gespräche und Anmerkungen zum Text. Prof. Dr. Michael Koch danke ich, dass er die Zweitprüferschaft und die damit verbundene Mehrarbeit übernommen hat. Und Dr. Sunita Mandon für die Betreuung der Arbeit und für die vielen hilfreichen Diskussionen und Anmerkungen zu dieser Doktorarbeit.

Iris Grothe danke ich für die sehr gute Zusammenarbeit in den ganzen Jahren. Wir waren ein tolles Team! Danke für die Diskussionen, das Mutmachen, das Korrekturlesen und die Abende im Pub. Dr. Fingal Orlando Galashan danke ich für seine Hilfe bei MATLAB-Problemen, insbesondere beim Umgang mit seiner Brainbox. Und nicht zu vergessen unsere Tischtennisspiele, die uns gerade in den ersten Jahren fit gehalten haben – dann wurden auch wir träge. Dr. Wolf Zinke sei Dank für seine Hilfe mit der kameragestützten Augenmessaanlage, den unschätzbaren Hinweis auf die Statistikprogrammiersprache R und seine immer wieder erfolgten Literaturhinweise und Bücherleihgaben. Hanna Saßen danke ich für die reichhaltige, multimediale Unterfütterung meiner Freizeit und Yulia Smiyukha für die Vorarbeit im Rahmen dieses Projektes.

Peter Bujotzek danke ich für viel positive Energie durch die Diskussionen über dunkle Energie (unnötig), Außerirdische (unwahrscheinlich), Zeitreisen (sehr unwahrscheinlich), Perpetuum mobiles (unmöglich), Gott (möglich) und die Welt (recht wahrscheinlich). Katja Taylor und Sandra Weber haben mir neben dem Training in vielen Dingen geholfen, ebenso Aleksandra Nadolski. Katrin Thoß und Ramazani Hakizimana danke ich für die exzellente Pflege der Affen.

Der mechanischen Werkstatt, allen voran Wolfgang Fulda und Martin Nowak, danke ich für viele konstruktive Diskussionen und das L-Stück zur Befestigung des Interim-Mikrotriebs. Mikhail Borisov hat mir mehrmals bei der Erstellung von digitalen Filtern und diversen Softwareanpassung geholfen. Nils Schlemminger danke ich für die kompetente und schnelle Überarbeitung der Programme ›*daq2hdf*‹ und ›*dhfun*‹. Anneke Meyer hat in ihrer Diplomarbeit die Erfassung der retinotopen Karten erst möglich gemacht. Dieter Gauck und Robert Hütten danke ich für die technische Unterstützung mit dem s-fileserver und anderer Computer. Detlef Wegener danke ich für die Hilfe bei der Installation der kameragestützten Augenmessaanlage und bei diversen Computerproblemen.

Sabine Melchert danke ich für die moralische und vielfältige bürokratische Unterstützung bei der Regelung so vieler Angelegenheiten, die ohne sie zur Qual geworden wären.

Mein Vater Eckehard Neitzel hat mehrmals technische und elektronische Lösungen für unsere Arbeit geliefert und viele elektrotechnische Fragen beantworten können. Ihm danke ich ebenso wie Uta Heider, die mir mit dem mehrmaligen Korrekturlesen sehr geholfen hat. Aber über allem steht der Dank an die Frau, ohne die ich diese Arbeit nie vollendet hätte: Frauke hat mich über die Jahre immer wieder motiviert und mir Mut gemacht. Auch durch das Korrekturlesen der Texte hat sie mir einen großen Dienst erwiesen.