



# Der Scheinwerferkegel der Aufmerksamkeit: Verschiebung, Größenänderung und Teilung rezeptiver Felder bei der Verarbeitung visueller Bewegung

Stefan Treue und Julio C. Martinez-Trujillo

## Zusammenfassung

Im visuellen System repräsentieren rezeptive Felder die räumliche Selektivität von Neuronen für die Reize, welche sie potenziell kodieren. Die Invarianz der rezeptiven Felder gewährleistet eine sichere Dekodierung ihrer Signale durch eine verlässliche Zuordnung jedes Neurons zu einem bestimmten Bereich des visuellen Feldes (labeled line code), die wahrscheinlich durch eine fest verschaltete Eingangskonfiguration erzeugt wird. Andererseits können veränderliche rezeptive Felder dem visuellen System die Flexibilität geben, zusätzliche Verarbeitungsressourcen für bestimmte Bereiche des visuellen Inputs bereitzustellen. Die Zuweisung räumlicher Aufmerksamkeit, oft auch als Scheinwerfer der Aufmerksamkeit bezeichnet, ist das Verhaltensäquivalent der Flexibilität visueller rezeptiver Felder. Sie moduliert die räumliche Empfindlichkeit für visuelle Information dynamisch als eine Funktion des augenblicklichen Aufmerksamkeitsfokus des Betrachters. Am Beispiel des neuronalen Systems für die Verarbeitung visueller Bewegung stellen wir aktuelle Befunde vor, die die Dynamik und die Interaktion von räumlicher Aufmerksamkeit mit den rezeptiven Feldern im visuellen Kortex von Primaten belegen. Dieses System verkörpert eine sorgfältige Balance zwischen den Vorteilen von Invarianz und den Vorteilen einer flexiblen Informationsverarbeitungsarchitektur, die an die augenblicklichen Bedürfnisse angepasst werden kann.

## Abstract

The spotlight of attention: shifting, resizing and splitting receptive fields when processing visual motion.

In the visual system receptive fields represent the spatial selectivity of neurons for a given set of visual inputs. Their invariance is thought to be caused by a hardwired input configuration, which ensures a stable 'labeled line' code for the encoding of the spatial position of visual stimuli. On the other hand, changeable receptive fields can provide the visual system with flexibility for allocating processing resources in space. The allocation of spatial attention, often referred to as the spotlight of attention, is a behavioral equivalent of visual receptive fields. It dynamically modulates the spatial sensitivity to visual information as a function of the current attentional focus of the organism. Here we focus on the brain system for encoding visual motion information and review recent findings documenting interactions between spatial attention and receptive fields in the visual cortex of primates. These interactions create a careful balance between the benefits of invariance with those derived from the attentional modulation of information processing according to the current behavioral goals.

Keywords: attention; vision; rhesus monkeys; cortex; receptive field

## Neurone im visuellen Kortex sind fest verdrahtete Filter für räumliche und nicht-räumliche Reizeigenschaften

Auf allen Ebenen des visuellen Systems von Primaten, von der Retina bis zu höheren Informationsverarbeitungsebenen im extrastriären Kortex, verändern Neurone ihre Aktivität, d.h.

die Frequenz ihrer Aktionspotenziale, wenn visuelle Reize innerhalb einer spezifischen, begrenzten Region im visuellen Raum erscheinen. Dieses *rezeptive Feld* (RF) ist eine essenzielle physiologische Eigenschaft, die als räumlicher Filter die Kodierung visueller Reize bestimmt. Seit den bahnbrechenden Arbeiten von Hubel und Wiesel in den

1960er Jahren wurden die elektrophysiologischen Methoden für die Untersuchungen an nicht-menschlichen Primaten kontinuierlich verfeinert, um die Lage und Form der RFs von Neuronen im gesamten visuellen Kortex zu bestimmen. Solche Untersuchungen haben eine grundsätzliche Organisation des visuellen Systems von Primaten aufgedeckt, in der das Abbild der Umwelt, das auf die Retina projiziert wird, von Neuronen in einer Vielzahl von striären und extrastriären Kortexarealen kodiert wird. Jedes dieser Areale enthält retinotop organisierte Karten, die durch die systematische Abdeckung des visuellen Feldes durch die rezeptiven Felder benachbarter Neurone zustande kommt. Dies ist eine Eigenschaft, die allen Neuronen im visuellen Kortex gemein ist, auch wenn die RFs mit steigender Exzentrizität und entlang der Verarbeitungshierarchie vom striären zum extrastriären Kortex größer werden, bis sie schließlich große Teile oder gar das gesamte visuelle Feld umfassen.

Das räumliche Empfindlichkeitsprofil („tuning“), das durch das RF eines visuellen Neurons verkörpert wird, wird mit einer systematischen Selektivität für eine oder mehrere nicht-räumliche Reizeigenschaften kombiniert. So kodieren Neurone in Area V4 des temporalen Verarbeitungsweges des visuellen Kortex die Orientierung oder die Farbe eines Reizes in ihrem RF, während Neurone im mittleren temporalen Areal im *Sulcus temporalis superior* (Area MT, Teil des dorsalen Verarbeitungsweges) selektiv auf die Richtung und Geschwindigkeit visueller Bewegungen, sowie auf die stereoskopische Disparität des Reizes reagieren.

Gemeinhin wurde früher die Hypothese vertreten, dass die RFs, wie auch die nicht-räumliche Selektivität von Neuronen bis hin zum frühen extrastriären Kortex fest verschaltete Eigenschaften darstellen, die die Lage und andere grundlegende Reizeigenschaften unabhängig von sogenannten „top-down“-Faktoren wie z.B. der Verhaltensrelevanz des Reizes kodieren.

## Veränderung der relativen Empfindlichkeit für multiple Reize innerhalb des rezeptiven Feldes

Moran und Desimone (1985) stellten diese Sichtweise zumindest für Areale des ventralen kortikalen Verarbeitungsweges in Frage, als sie eine interessante Beobachtung machten. Sie positionierten zwei orientierte Balken, einen in Vorzugsorientierung und einen in weniger bevorzugten Orientierung, innerhalb des RF eines V4-Neurons von Rhesusaffen, die für eine Aufmerksamkeitsaufgabe trainiert waren. Wenn die Tiere ihre Aufmerksamkeit auf den

vom Neuron bevorzugten Balken richteten, erhöhte das Neuron seine Aktivität, wenn die Aufmerksamkeit auf den weniger bevorzugten Balken gerichtet war, verringerte es seine Antwort (Moran und Desimone 1985). Diese Daten lassen sich als verringerter Einfluss des nicht-beachteten Reizes auf die neuronale Antwort deuten. Moran und Desimone stellten die Hypothese auf, dass der Mechanismus, der dieser nicht-sensorischen Antwortmodulation zugrunde liegt, eine Veränderung des Profils des RF des Neurons sei. Die Neurone antworteten, als hätte sich das RF zum beachteten Reiz hin verlagert und sei um ihn herum geschrumpft, wodurch der nicht-beachtete Reiz effektiv von dem räumlichen Filter, also dem RF, ausgeschlossen wurde (Abbildung 1A).

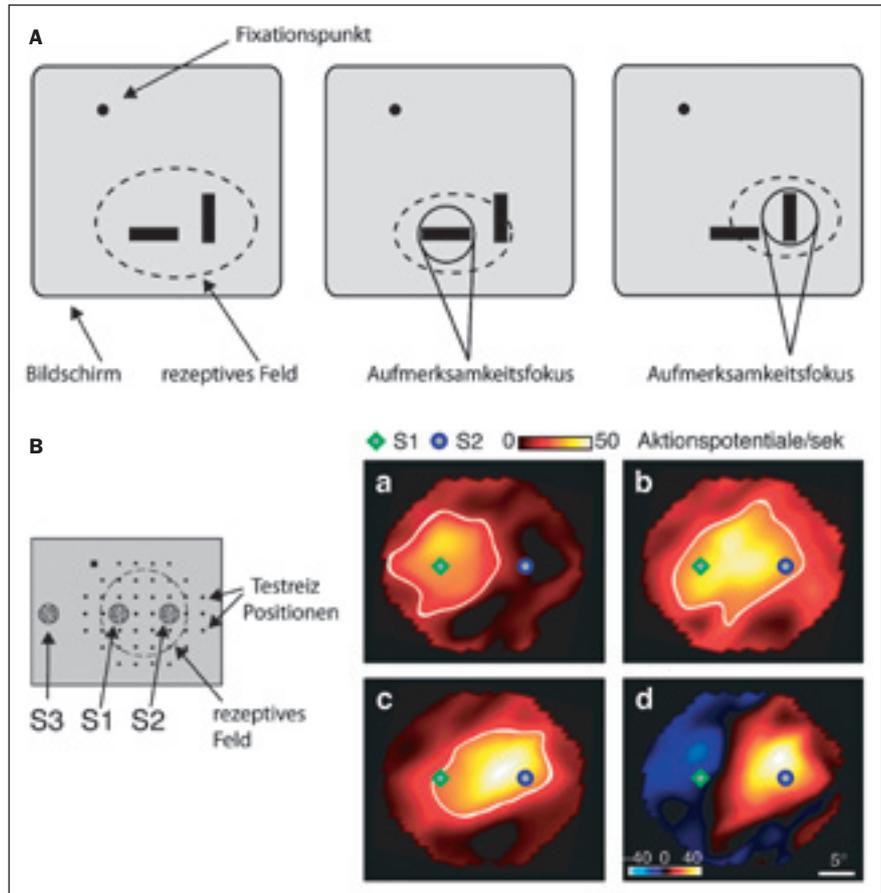
Andere Studien zeigten ähnliche Modulationen durch Aufmerksamkeit in Arealen des dorsalen Verarbeitungsweges. So präsentierten Treue und Maunsell zwei sich in entgegengesetzter Richtung bewegende Punkte innerhalb der RF von richtungsselektiven Neuronen in Area MT. Lenkte der Affe seine Aufmerksamkeit auf einen der Punkte, so antwortete das MT-Neuron, als sei der Einfluss des zweiten, nicht beachteten Punktes reduziert worden (Treue und Maunsell 1996). Entsprechende Beobachtungen ergaben sich bei der Verwendung von Zufallspunktemustern (random dot pattern RDP) (Treue und Martinez-Trujillo 1999).

Diese Ergebnisse zeigen, zusammen mit vielen, neueren Befunden aus anderen Arealen des visuellen Kortex, dass Neurone im visuellen Kortex keine invarianten Filter sind, die ausschließlich die sensorischen Eigenschaften der Reize in ihrem RF kodieren, sondern, dass ihre Aktivität durch Aufmerksamkeit moduliert wird.

### Merkmalsbasierte Aufmerksamkeit als zusätzlicher Einfluss

Die bisher beschriebenen Untersuchungen nutzten Verhaltensaufgaben, in denen die räumliche Aufmerksamkeit zwischen Reizen innerhalb des RF verschoben wird. Die Ergebnisse können mit einer Verzerrung des RF durch Aufmerksamkeit erklärt werden. Nach diesen ersten Untersuchungen über räumliche Aufmerksamkeit wurde allerdings eine andere Art von Modulation durch Aufmerksamkeit beobachtet, die eine andere Interpretation zulässt.

In mehreren Studien am dorsalen visuellen Verarbeitungsweg konnten Treue und Martinez-Trujillo zeigen, dass sich die neuronalen Antworten von Neuronen in Area MT systematisch veränderten, wenn der Affe seine Aufmerksamkeit auf Reize lenkte, die sich außerhalb des rezeptiven Feldes in ver-



**Abb. 1:** Änderungen im Profil rezeptiver Felder, wenn Aufmerksamkeit auf einen von mehreren Reizen gerichtet wird.

**A):** Skizze des experimentellen Paradigmas und der angenommenen Veränderungen im rezeptiven Feld (RF) in der Studie von Moran und Desimone (1985). Das gestrichelte Oval repräsentiert das rezeptive Feld eines V4-Neurons und die Balken repräsentieren die Reize (einer in der präferierten Orientierung und der andere in einer weniger bevorzugten Orientierung). Im linken Teil ist das RF in seiner Lage und Größe dargestellt, wenn die Aufmerksamkeit nicht hineingerichtet ist. Der mittlere und rechte Teil zeigt die Situation und die angenommene Lage und Größe des rezeptiven Feldes, wenn das Versuchstier angewiesen war, entweder auf den horizontalen (Mitte) oder den vertikalen Balken (rechts) zu achten.

**B):** Links: Skizze des experimentellen Paradigmas in der Studie von Womelsdorf et al. (2006). Der gestrichelte Kreis repräsentiert das RF eines MT-Neurons, die kleinen gemusterten Kreise drei bewegte RDPs (S1-S3), die in jedem Versuchsdurchlauf gezeigt wurden, und das Gitter der Punkte die Positionen, an denen während eines Versuchsdurchlaufs eine Serie eines kleinen, kurzen Einzelreizes (Testreize) auftauchen kann.

Rechts: Profile des rezeptiven Feldes eines Beispielneurons, wenn die Aufmerksamkeit innerhalb des RF auf S1 (a) oder S2 (c) oder außerhalb des RF auf S3 (b) gerichtet ist. Die Farben geben die Aktivitätszunahme an jedem Punkt an, wenn zusätzlich zu S1 und S2 auch Testreize an dieser Stelle präsentiert werden. (d) Differenzkarte: Die Aktivitätsverteilung bei Aufmerksamkeit auf S1 wurde von der Aktivitätsverteilung bei Aufmerksamkeit auf S2 subtrahiert. Die Karte zeigt, dass eine Verlagerung der Aufmerksamkeit von S1 auf S2 die Empfindlichkeit um S2 erhöht und um S1 verringert.

schiedene Richtungen bewegten, obwohl der Fokus der räumlichen Aufmerksamkeit weit außerhalb des untersuchten RF war und sich bei den verschiedenen Verhaltensaufgaben nicht veränderte. Dieses Phänomen wurde merkmalsbasierte Aufmerksamkeit (feature-based attention) genannt und führte zu der

Formulierung eines Modells, das auf der Ähnlichkeit von Aufmerksamkeit und den Merkmalspräferenzen der jeweiligen Zelle beruht („feature-similarity gain model“). Dieses Modell sagt die Modulation visueller Neurone durch Aufmerksamkeit aufgrund der Ähnlichkeit des beachteten Reizes mit den



bevorzugten Reizparametern eines Neurons, d.h. seiner Empfindlichkeit für die Lage und andere, nicht-räumliche Eigenschaften des Reizes, voraus. Wenn der vom Tier beachtete Reiz den bevorzugten Reizparametern des untersuchten Neurons sehr nahe kommt, erhöht das Neuron seine Entladungsrate, wenn der beachtete Reiz den neuronalen Präferenzen wenig entspricht, erniedrigt das Neuron seine Entladungsrate (Martinez-Trujillo und Treue 2004) (Abbildung 2). Diese merkmalsbasierte Aufmerksamkeit bietet eine alternative oder zusätzliche Erklärung für die veränderten Aktivitäten, wenn die räumliche Aufmerksamkeit zwischen zwei Reizen innerhalb eines RF gewechselt wird, da dies immer auch einen Wechsel zwischen einem bevorzugtem und nicht-bevorzugtem Reiz beinhaltet. Die beobachtete Modulation der Antwort durch Aufmerksamkeit könnte diese Veränderung der Merkmalsähnlichkeit widerspiegeln, ohne

dass sich das RF-Profil notwendigerweise verändert.

Das „feature-similarity gain“ Modell sagt voraus, dass man die jeweiligen Beiträge räumlicher und nicht-räumlicher Aufmerksamkeit zu der Modulation, die in Experimenten mit Präsentation zweier Reize im RF beobachtet wird, trennen kann, wenn man die Experimente so gestaltet, dass die Aufmerksamkeit zwischen verschiedenen Reizmerkmalen innerhalb des RF gewechselt wird, ohne den Ort der Aufmerksamkeit zu verändern. Solche Experimente wurden erst in jüngerer Zeit durchgeführt.

Patzwahl und Treue (2009) benutzten überlagerte Zufallspunktmuster (RDPs), die sich innerhalb des RF von MT-Neuronen in entgegengesetzte Richtung bewegten. Die Affen wurden angewiesen, das eine Muster zu beachten und das andere zu ignorieren. In diesem Versuchsaufbau kann eine Schrumpfung

der RF die Modulation der Antworten durch Aufmerksamkeit nicht erklären, da die beiden RDPs vollständig überlagert waren und sich zudem in der gleichen Tiefenebene, nämlich auf dem Computerschirm befanden. Es stellte sich heraus, dass die Modulation durch Aufmerksamkeit nur halb so groß war als in Experimenten, in denen die RDPs räumlich getrennt innerhalb der RF der gleichen Neurone präsentiert wurden. Diese Ergebnisse deuten auf einen kombinierten Effekt der räumlichen Aufmerksamkeit (eventuell entsprechend einer Schrumpfung des RF) und der merkmalsbasierten Aufmerksamkeit, wie sie von Treue und Martinez-Trujillo (1999) beobachtet wurde, hin.

### Direkte Messung der Veränderung von RF-Profilen durch Aufmerksamkeit

Um zu bestimmen, ob die Modulation durch räumliche Aufmerksamkeit tatsächlich auf einer Verschiebung und Schrumpfung der RFs beruht, wie es ursprünglich von Moran und Desimone postuliert wurde, muss man die rezeptiven Felder bestimmen, während die räumliche Aufmerksamkeit auf einen von zwei Orten innerhalb eines RF gelenkt wird. Genau dieses Experiment haben Womelsdorf und seine Kollegen durchgeführt (Womelsdorf et al. 2006). Sie registrierten die Antworten einzelner MT-Neurone von Rhesusaffen, während die Tiere eines von zwei RDPs beachteten, die sich in die gleiche Richtung bewegten und die sich beide innerhalb des RF des abgeleiteten Neurons befanden. Die Aufgabe der Tiere war es, die Aufmerksamkeit auf ein RDP zu lenken und so lange aufrecht zu erhalten, bis sich die Bewegungsrichtung dieses RDPs änderte. In dieser Wartephase konnte mithilfe von kurzen, kleinen und bewegten Reizen innerhalb und außerhalb des RF für jede der beiden räumlichen Aufmerksamkeitsbedingungen das RF getrennt kartiert werden. Wenn das Tier seine räumliche Aufmerksamkeit auf eines der Muster lenkte, verschob sich das Zentrum des RF in Richtung auf das beachtete Muster. Außerdem war eine geringfügige Schrumpfung des RF um diesen Reiz zu beobachten (Abbildung 1B). Diese systematische Modulation des räumlichen RF-Profiles betrifft auch das antagonistische Umfeld, das RFs von MT-Neuronen oft umgibt (Anton-Erxleben et al. 2009). Diese Befunde unterstützen die Hypothese von Moran und Desimone, dass räumliche Aufmerksamkeit innerhalb eines RF das Profil des RF derart verändert, dass die Empfindlichkeit des beachteten Teils des RF auf Kosten des nicht-beachteten Teils zunimmt.

Die oben beschriebene, ursprüngliche Sichtweise von Neuronen im visuellen Kortex als fest verschaltete, invariante Filter für die Lage

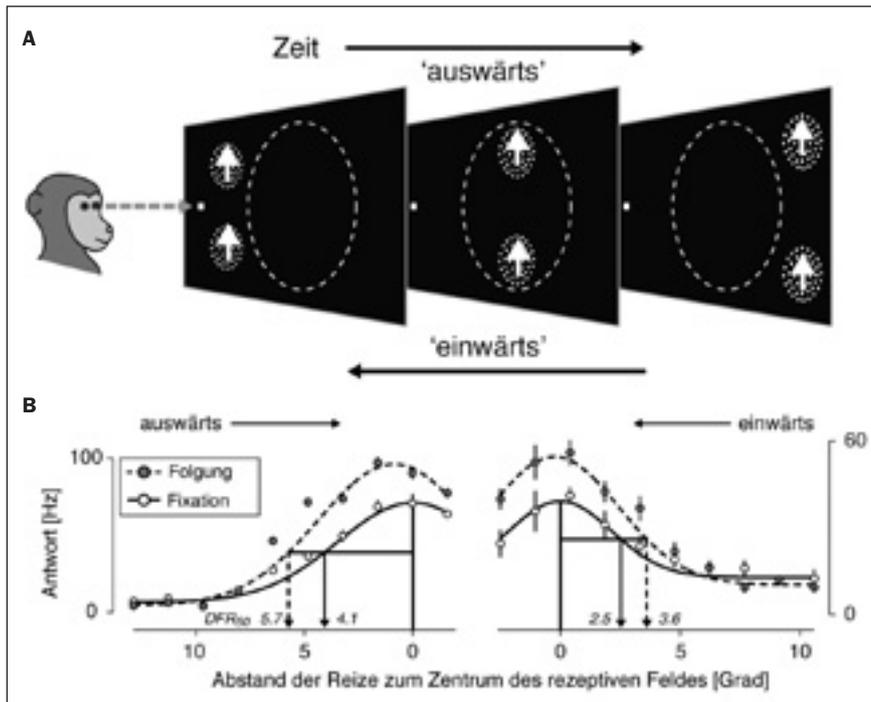


Abb. 2: Expansion rezeptiver Felder durch Aufmerksamkeit.

A): Skizze des experimentellen Paradigmas in der Studie von Niebergall et al. (2011a). Zwei bewegte Zufallspunktmuster (RDPs) bewegten sich parallel über den Schirm (einwärts oder auswärts relativ zum Fixationspunkt) und durchliefen dabei die Peripherie des rezeptiven Feldes (RF) des analysierten Neurons (weißer, gestrichelter Kreis). Bei der „Fixation“ Aufgabe ignorierten die Tiere die RDPs und mussten eine Helligkeitsabnahme des Fixationspunktes detektieren. Bei der „Folglich“ Aufgabe detektierten die Tiere eine Verlangsamung der Punktebewegung in einem der RDPs. B): Resultate eines Beispielneurons. Links: Daten von „auswärts“ Versuchsdurchläufen. Rechts: Daten von „einwärts“ Versuchsdurchläufen. Die Datenpunkte zeigen die durchschnittliche Zellaktivität, die von RDPs (deren Punkte sich in der Vorzugsrichtung der Zelle bewegen) ausgelöst wird, wenn das Tier auf die RDPs achtet („Folglich“, graue Datenpunkte) und wenn das Tier auf den Fixationspunkt achtet („Fixation“, weiße Datenpunkte). Die Kurven repräsentieren Gauß'sche Anpassungskurven (gestrichelt: „Folglich“, durchgezogen: „Fixation“). DFR50 (nach unten gerichtete Pfeile) geben die Distanz von Zentrum der Gaußkurve zur halb-maximalen Antwort während der beiden Aufgaben an.

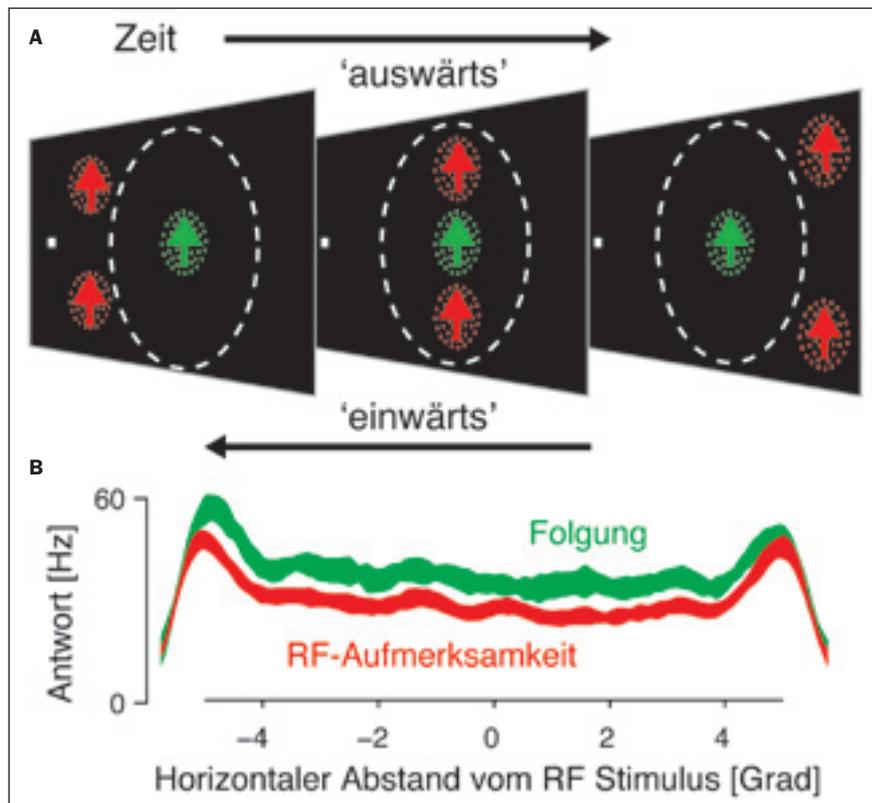
und andere Eigenschaften, wie z. B. die Bewegungsrichtung von visuellen Reizen muss also aufgegeben werden. Statt dessen zeigen die Daten ein System, in dem die Neurone retinale Eingänge von einer begrenzten Region des visuellen Feldes erhalten und in dem die Empfindlichkeit verschiedener Teile dieses Eingangs nicht statisch ist, sondern sich dynamisch in Abhängigkeit vom Ziel des Scheinwerfers der Aufmerksamkeit verändern kann.

### Expansion der rezeptiven Felder während aufmerksamem Verfolgen

Die bisher beschriebenen Untersuchungen haben sich auf die Rolle räumlicher Aufmerksamkeit für eine selektive Repräsentation von verhaltensrelevanten Reizen konzentriert. Diese Funktion der Aufmerksamkeit wird durch eine Verformung der RF erreicht, wodurch der Einfluss irrelevanter Reize auf die neuronale Antwort verringert wird. Eine weitere Funktion von Aufmerksamkeit ist es, Verarbeitungsressourcen dynamisch dem relevanten visuellen Eingang zuzuweisen. Diese flexible Zuweisung ist im visuellen Raum auf beachtete Regionen beschränkt und durch die Grenzen des RF begrenzt. Ob und in wie weit diese räumliche Einschränkung durch Aufmerksamkeit aufgehoben werden kann, wurde erst kürzlich auf Einzelzellniveau untersucht. Niebergall und seine Kollegen (2011a, b) trainierten Makaken, zwei RDPs zu verfolgen, die sich über den Computerschirm bewegten. Die Bewegungspfade der verfolgten Reize wurden so angepasst, dass sie nahe an RFs individueller MT-Neurone vorbeiführten oder sie in ihrem Randbereich kreuzten. Ein Vergleich der Effekte von vorbeiziehenden Reizen, die beachtet (verfolgt) oder nicht beachtet (nicht verfolgt) wurden, zeigte, dass sich die RFs in Richtung des beachteten Reizes ausdehnten. Diese Ausdehnung kam durch eine selektive Empfindlichkeitserhöhung des RF entlang der Grenzen zustande, die dem beachteten Reiz zugewandt waren. Die Folge einer solchen systematischen Verzerrung von RFs ist, dass die räumliche Trajektorie, die von dem beachteten Reiz zurückgelegt wird, von mehr Neuronen repräsentiert wird als die Trajektorie eines nicht-verfolgten Reizes. Das heißt, dass beim aufmerksamem Verfolgen eines Reizes diesem dynamisch mehr Verarbeitungsressourcen zur Verfügung gestellt werden.

### Rezeptive Felder bei der Aufteilung des Scheinwerfers der Aufmerksamkeit

Ergebnisse von psychophysischen Experimenten und funktionellen bildgebenden Verfahren zeigen, dass die Zuweisung räumlicher Aufmerksamkeit sogar noch flexibler



**Abb. 3: Teilung rezeptiver Felder durch Aufmerksamkeit.**

**A):** Skizze des experimentellen Paradigmas in der Studie von Niebergall et al. (2011b). Das Experiment war identisch zu dem in Abbildung 2 beschriebenen, außer, dass ein drittes RDP (dessen Punkte sich in der Vorzugsrichtung der Zelle bewegten) im Zentrum des RF gezeigt wurde und das Tier entweder eine Verlangsamung der beiden über den Bildschirm laufenden RDPs („Folgun“) oder des RDP im RF („RF-Aufmerksamkeit“) detektieren musste. **B):** Modulation der Zellantwort in den beiden Bedingungen. Durchschnittliche Antwortstärke ( $\pm$  SEM) einer Beispielzelle für die Stimuluskonfiguration, in der sich die Punkte des RDP-Paars in die Vorzugsrichtung der Zelle bewegen.

und dynamischer ist, als oben beschrieben. Offensichtlich sind menschliche Beobachter in der Lage, mehrere, sich unabhängig bewegende Objekte gleichzeitig zu verfolgen, ohne ihren Blick zu bewegen, d.h. sie können den Scheinwerfer der Aufmerksamkeit auf mehr als ein Ziel ausrichten. Diese Fähigkeit ist wahrscheinlich eine große Herausforderung für die Systeme, die die räumliche Aufmerksamkeit intern ausrichten. Sie ist aber sicher auch eine wichtige Anpassung an unsere komplexe Umgebung, die oft mehr als einen relevanten Reiz enthält.

Eine Studie von Niebergall und Kollegen (2011a, b) liefert einen Anhaltspunkt für das mögliche neuronale Korrelat der Fähigkeit, den Fokus der räumlichen Aufmerksamkeit während der Verfolgung mehrerer Objekte aufzuteilen. Die Beobachtung, dass mehrere bewegte Objekte gleichzeitig verfolgt werden können, ist *per se* kein ausreichender Beweis für eine Aufteilung der räumlichen Aufmerksamkeit. Die Verfolgung meh-

rerer Objekte könnte einfach durch eine Erweiterung des Fokus der räumlichen Aufmerksamkeit erreicht werden, sodass er mehr als einen Reiz umfasst. Deshalb trainierten Niebergall und Kollegen Rhesusaffen darauf, zwei RDPs zu verfolgen, die sich auf parallelen Pfaden über den Bildschirm bewegten (Abbildung 3). Dieses Paradigma ermöglicht die Untersuchung der Antworten von MT-Neuronen, deren RF zwischen den beiden Pfaden liegen. Damit können die beiden entgegengesetzten Hypothesen – erweiterter Scheinwerfer der Aufmerksamkeit oder räumlich geteilter Fokus der Aufmerksamkeit – getestet werden. Dafür wurde ein dritter Reiz innerhalb des RF präsentiert und die Modulation der Zellantwort durch die Bewegung der RDPs untersucht.

Die Veränderungen der RF-Profile der MT-Neurone waren bemerkenswert. Wenn die beiden verfolgten Muster das RF passierten, verringerte sich die Antwort auf den zentralen Reiz im RF. Die Suppression war



am größten, wenn die drei Reize einander am nächsten waren (Abbildung 3B). Wenn also die räumliche Aufmerksamkeit auf die beiden vorbeiziehenden Muster gerichtet wird, entsteht zwischen ihnen eine inhibierende Region der Unaufmerksamkeit, die die Antworten auf den zentralen Reiz unterdrückt. Diese Befunde stimmen gut mit den Ergebnissen von fMRT-Studien überein, bei denen räumlich getrennte Aktivitätsspitzen in der retinotop Karte im visuellen Kortex auftreten, wenn die räumliche Aufmerksamkeit auf zwei entfernte stationäre Reize aufgeteilt wird.

**Ein Mechanismus für die Veränderung von RF-Profilen durch Aufmerksamkeit**

Die oben beschriebenen Studien dokumentieren eine Vielzahl von Veränderungen der Struktur der RFs extrastriärer Neurone, die durch Aufmerksamkeit hervorgerufen werden. Dazu gehören Veränderungen in der Größe und Position der RFs, sowie eine Teilung von RF-Profilen. Diese Veränderungen sind gut an die jeweiligen Aufmerksamkeitsbedingungen angepasst, die zugrunde liegenden Mechanismen sind jedoch unklar. Eine Lösung bieten möglicherweise bereits existierende Modelle der RFs extrastriärer, kortikaler

Neurone. Eines der bekanntesten Modelle der RFs in Area MT wurde von Simoncelli und Heeger vorgeschlagen. In diesem Modell erhält ein MT-Neuron exzitatorischen Eingang von Area V1 (lineare Integration) und inhibitorischen Eingang von benachbarten MT-Neuronen (Normalisierung). Der inhibitorische Eingang ist die Summe der gesamten Aktivierung in benachbarten Neuronen, die außerdem durch die Eingänge in den Normalisierungspool bestimmt wird. Dieses Modell erklärt die sigmoide Form der Kontrastantwortkurve von MT-Neuronen und scheint auf alle visuellen Neurone anwendbar zu sein. Wie kann man dieses Modell mit den Veränderungen der RF-Profile durch Aufmerksamkeit in Verbindung bringen?

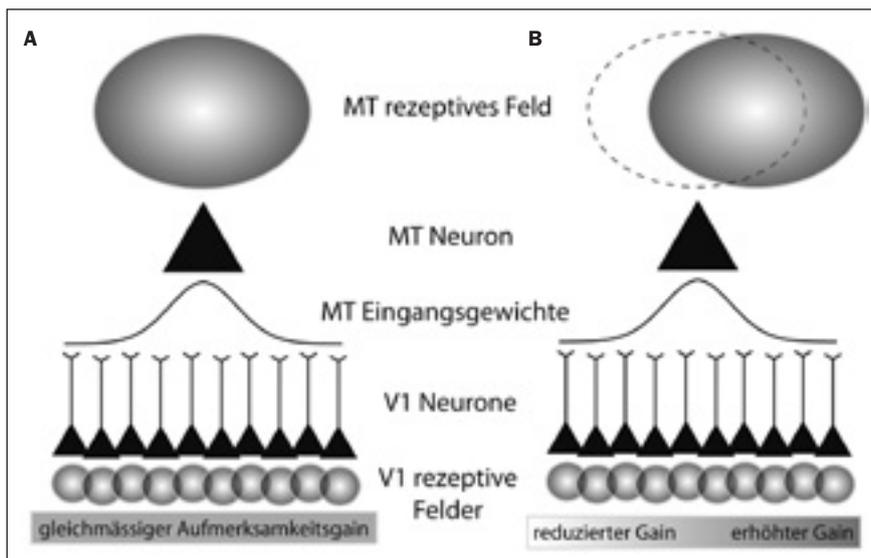
Wichtige Hinweise kommen von Studien, in denen die Mechanismen der Antwortmodulation durch Aufmerksamkeit mit zwei Reizen innerhalb des RF von extrastriären Neuronen untersucht wurden. Ghose und Maunsell registrierten die Antworten von V4-Neuronen auf das Reizpaar innerhalb des RF, sowie die Antworten auf die beiden Reize alleine. Anschließend versuchten sie, die Antworten auf das Reizpaar aus den Antworten auf die Einzelreize mithilfe eines Eingangs-Normalisationsmodells (input normalization

model) zu rekonstruieren. Durch Modulation der einzelnen Eingänge zu V4-Neuronen konnten sie die aufmerksamsbedingte Modulation der Antworten auf Reizpaare erklären und mit scheinbar widersprüchlichen Beobachtungen aus früheren Einzelzelluntersuchungen zur Aufmerksamkeit in Einklang bringen.

Ungefähr zeitgleich wurde von Reynolds und Heeger (2009) ein Modell der Aufmerksamkeit vorgeschlagen. In diesem Modell wird die aufmerksamsbedingte Modulation der neuronalen Antworten durch eine Modulation der Eingänge zu diesen Neuronen erreicht. Diese Modulation beeinflusst die Intensität des Normalisierungsmechanismus, der zu einer Sättigung der Antwort führt. Dieses Eingangs-Normalisierungsmodell erklärt auch die Auswirkung von Aufmerksamkeit auf die Kontrastantwortfunktion extrastriärer, visueller Neurone (Martinez-Trujillo und Treue 2002). Als Alternative zu diesen Modellen schlugen Lee und Maunsell vor, dass Aufmerksamkeit über eine Kontrolle des Normalisierungsschrittes wirkt, also über die Feuerrate der Neurone im Normalisierungspool. Wenn sich diese Modelle auch im Detail unterscheiden, so sind sie einander doch sehr ähnlich und liefern gute Erklärungen für die meisten bekannten modulatorischen Effekte von Aufmerksamkeit.

Khayat und Kollegen zeigten, dass die Stärke der Eingangssignale zu visuellen Neuronen im extrastriären Kortex durch Aufmerksamkeit verändert wird. Sie registrierten die Antworten von MT-Neuronen auf zwei Reize innerhalb des RFs, während Kontrast und Richtung eines der Reize verändert wurde. Wenn sie die Affen anwies, ihre Aufmerksamkeit abwechselnd auf verschiedene Reize zu richten, beobachteten sie eine Modulation der neuronalen Entladungsrate, die durch eine Modulation der Eingangssignale der MT-Neurone erklärt werden konnte, nicht aber durch einen Gain-Kontrollmechanismus auf Ebene der MT-Neurone. In einer weiteren Studie zeigten dieselben Autoren eine Modulation der lokalen Feldpotenziale (LFPs) in Area MT, die ebenfalls durch eine Modulation der Eingangssignale zu MT erklärt werden können. Sie schlugen vor, dass eine Modulation der Antworten der V1-Neurone, die nach MT projizieren und einen Großteil der hohen LFP Frequenzen beisteuern, das beobachtete Modulationsmuster erklären kann.

Der vorgeschlagene Mechanismus für die Veränderung der RF-Profile durch Aufmerksamkeit ist in Abbildung 4 dargestellt. Eine Schicht von Neuronen mit kleinen RFs, z.B. V1-Neurone, projiziert auf ein MT-Neuron. Die Verbindungsstärke eines jeden Neurons wird durch die glockenförmige Gewich-



**Abb. 4: Ein potenzieller Mechanismus für die Verschiebung rezeptiver Felder durch Aufmerksamkeit.** Die linke und rechte Skizze repräsentieren die Projektion von V1-Neuronen auf ein MT-Neuron. Die unten liegenden kleinen Kreise zeigen die RFs der V1-Projektionsneurone. Jedes kleine Dreieck repräsentiert das Soma eines V1-Projektionsneurons, die Striche die Projektion auf das MT-Neuron (großes Dreieck). Die glockenförmige Funktion zeigt die Gewichtung der einzelnen Projektionen. A): Die große Ellipse stellt das RF des MT-Neurons dar. Das graue Band unten stellt den gleichmäßigen Aufmerksamkeitsgain dar, der in Abwesenheit einer Ausrichtung räumlicher Aufmerksamkeit auf die V1-Neurone wirkt. B): Wenn räumliche Aufmerksamkeit nach rechts gerichtet wird, erhöht das den Aufmerksamkeitsgain für die rechten V1-Neurone und reduziert ihn für die linken Neurone. Das verschiebt das RF-Profil des MT-Neurons nach rechts. Die gestrichelte Ellipse zeigt das alte RF der MT-Zelle, die graue Ellipse das neue RF, wenn Aufmerksamkeit nach rechts gerichtet wurde.

tungsfunktion bestimmt. Der Beitrag der mittleren Neurone ist größer als der Beitrag der seitlichen Neurone, sodass das RF des MT-Neurons ebenfalls glockenförmig ist, aber wesentlich größer als die RF der V1-Neurone. Obwohl der Mechanismus in Abbildung 4 eindimensional dargestellt ist, gilt er entsprechend für ein zweidimensionales Modell der RFs. Die Auswirkungen von Aufmerksamkeit können nun simuliert werden, indem man unterschiedliche Neurone in der Eingangsschicht mit unterschiedlichen Gains ausstattet (unterer Balken in Abbildung 4). Verstärkt man den Beitrag der Neurone auf der rechten Seite und verringert man den Beitrag der Neurone auf der linken Seite, so ergibt sich eine Verlagerung des RF nach rechts. Unterschiedliche Transformationen werden durch verschiedene Arten der Modulation erreicht, z.B. indem man die Gewichtungsfunktion mit verschiedenartig ausgebildeten Funktionen multipliziert, die beschreiben, wie sich Aufmerksamkeit auf die Eingangsschicht auswirkt. Es ist zu beachten, dass in diesem vereinfachten Modell der Normalisierungsschritt, also die Hemmung des MT-Neurons durch seine Nachbarzellen, nicht berücksichtigt wurde. Er findet nach der Zusammenführung der Eingangssignale statt. Möglicherweise trägt eine Modulation der Aktivität im Modulationspool ebenfalls zu der Formveränderung der RFs bei, z.B. zu den nicht-linearen Veränderungen während aufmerksamem Verfolgen (Niebergall et al. 2011a, b). Eine Herausforderung für künftige Untersuchungen zur Aufmerksamkeit wird es sein, ein quantitatives Modell zu entwickeln, das die Dynamik enthält, die in Abbildung 4 vorgeschlagen wurde, und das überprüfbare Voraussagen liefert.

### Zusammenfassung

Detaillierte Untersuchungen der Auswirkungen von räumlicher Aufmerksamkeit auf die Antwortigenschaften von Neuronen im visuellen Kortex von Primaten haben eine erhebliche Flexibilität der Profile von rezeptiven Feldern aufgedeckt. Entgegen der klassischen Sichtweise, dass rezeptive Felder statische, fest verdrahtete Gebilde sind, deren Aktivität ausschließlich die einlaufende sensorische Information kodieren, ist es nun offensichtlich, dass rezeptive Felder eine zentrale Komponente im System für Aufmerksamkeit sind. Indem es die Eigenschaften seiner rezeptiven Felder dynamisch verändert, ist das visuelle System in der Lage, zwei grundsätzliche Aufgaben der aufmerksamkeitsbedingten Modulation der Informationsverarbeitung zu erfüllen, nämlich die Unterdrückung unwichtiger

Information und die Zuweisung zusätzlicher Ressourcen für die Verarbeitung wichtiger, eingehender sensorischer Information. Bei der großen Bedeutung eines Gleichgewichts zwischen den Vor- und Nachteilen eines stabilen Systems (Vereinfachung der Informationsverarbeitung) und einem hochgradig adaptiven System scheint sich im Laufe der Evolution ein Kompromiss entwickelt zu haben: Die durch Aufmerksamkeit verursachten Veränderungen der RF bleiben in einem eng beschriebenen Bereich, können sich aber dennoch an die Anforderungen bestimmter Situationen anpassen, sodass insgesamt die Vorteile eines stabilen und eines dynamischen Systems kombiniert werden.

### Literatur

- Martinez-Trujillo, J. und Treue, S. (2002): Attentional modulation strength in cortical area MT depends on stimulus contrast. *Neuron* 35: 365-370.
- Martinez-Trujillo, J.C. und Treue, S. (2004): Feature-based attention increases the selectivity of population responses in primate visual cortex. *Curr Biol* 14: 744-751.
- Moran, J. Desimone, R. (1985): Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science* 229: 782-784.
- Niebergall, R., Khayat, P.S., Treue, S. und Martinez-Trujillo, J.C. (2011a): Expansion of MT neurons excitatory receptive fields during covert attentive tracking. *J Neurosci* 31: 15499-15510.
- Niebergall, R., Khayat, P.S., Treue, S. und Martinez-Trujillo, J.C. (2011b): Multifocal attention filters targets from distracters within and beyond primate MT neurons' receptive field boundaries. *Neuron* 72: 1067-1079.
- Patzwahl, D.R. und Treue, S. (2009): Combining spatial and feature-based attention within the receptive field of MT neurons. *Vision Res* 49: 1188-1193.
- Reynolds, J.H. und Heeger, D.J. (2009): The normalization model of attention. *Neuron* 61: 168-185.
- Treue, S. und Maunsell, J.H. (1996): Attentional modulation of visual motion processing in cortical areas MT and MST. *Nature* 382: 539-541.
- Treue, S. und Martinez Trujillo, J.C. (1999): Feature-based attention influences motion processing gain in macaque visual cortex. *Nature* 399: 575-579.
- Womelsdorf, T., Anton-Erxleben, K., Pieper, F. und Treue, S. (2006): Dynamic shifts of visual receptive fields in cortical area MT by spatial attention. *Nature Neuroscience* 9: 1156-1160.

### Kurzbiografien

**Stefan Treue:** Jahrgang 1964; Studium der Biologie, Universitäten Frankfurt und Heidelberg (1983-1986); Graduate student, Dept. of Zoology, Duke University, Durham, USA (1986-1987); Graduate student und Promotions bei Richard Andersen, M.I.T., Cambridge, USA (1987-1993); Postdoc bei John Maunsell

am Baylor College of Medicine, Houston, USA (1993-1995); Nachwuchsgruppenleiter Universitätsklinikum Tübingen (1995-2001); Habilitation in Tierphysiologie, Universität Tübingen (2000); Direktor des Deutschen Primatenzentrums (DPZ), Leiter der Abteilung Kognitive Neurowissenschaften am DPZ und Professor für Kognitive Neurowissenschaften und Biopsychologie an der Georg-August-Universität Göttingen (seit 2001).

**Julio Martinez-Trujillo:** Jahrgang 1967; Studium der Medizin an der Universität Havanna, Kuba (1985-1991); Spezialisierung: Klinische Neurophysiologie, Universität Havanna, Kuba (1991-1994); Doktorarbeit bei Stefan Treue, Universität Tübingen, (1996-2000); Postdoc bei Douglas Crawford und John Tsotsos, Universität York, Toronto, Kanada (2000-2004); Assistant Professor für Neurophysiologie, Dept. Physiologie, Universität McGill, Montreal, Kanada, (2004-2009); Associate Professor für Neurophysiologie, Dept. Physiologie, Universität McGill, Montreal, Kanada, (seit-2010).

### Korrespondenzadresse

**Prof. Dr. Stefan Treue**  
Deutsches Primatenzentrum –  
Leibniz Institut für Primatenforschung  
Kognitive Neurowissenschaften  
Kellnerweg 4, 37077 Göttingen  
Tel.: +49 551 3851 117  
Fax: +49 551 3851 183  
E-Mail: treue@gwdg.de

© Springer-Verlag GmbH 2012

## Erratum

In dem in Neuroforum 2/2012 erschienenen Artikel von Daniela Vallentin, Simon N. Jacob und Andreas Nieder „Neurobiologische Grundlagen der Verarbeitung von Anzahlen und Proportionen im Primatengehirn“ (S. 196-203) hat sich ein Fehler eingeschlichen. Im Absatz „Neurobiologische Grundlagen der Verarbeitung von Mengenverhältnissen“ muss der letzter Satz des 1. Paragraphen (S. 199) statt „Bei der Menge der natürlichen Zahlen handelt es sich um eine abzählbare Menge, bei Proportionen um eine überabzählbare (Cantors Theorem)“ richtig lauten: „Obwohl die Menge der reellen Zahlen (sowohl natürliche Zahlen als auch Bruchzahlen) eine abzählbare Menge darstellt (Cantors Theorem), ergeben sich fundamentale Unterschiede.“