

Aus der Sektion Funktionelle Sehforschung der Universitäts-Augenklinik
der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg i. Br.

**Wahrnehmungswechsel mehrdeutiger Bilder
in Abhängigkeit vom Präsentationsmodus:
Untersuchung visuell evozierter Potentiale**

INAUGURAL – DISSERTATION

zur

Erlangung des Medizinischen Doktorgrades

der Medizinischen Fakultät

der Albert-Ludwigs-Universität

Freiburg i. Br.

Vorgelegt 2007

von Heiko Wolfgang Bigalke

geboren in Mettmann

Dekan: Prof. Dr. Ch. Peters

1. Gutachter: Prof. Dr. M. Bach

2. Gutachter: PD Dr. K.-G. Fischer

Jahr der Promotion: 2008

Inhaltsverzeichnis	3
1 Einleitung	4
2 Grundlagen	7
2.1 Sehbahn und Sehsystem.....	7
2.2 EEG.....	8
2.3 VEP.....	10
3 Stand der Forschung	12
3.1 Einführung.....	12
3.2 Bottum-up-Ansatz.....	12
3.3 Top-down-Ansatz.....	15
3.4 Hybridmodell Toppino & Long.....	17
3.5 Elektrophysiologische Studien.....	17
4 Fragestellung	21
5 Methodik	25
5.1 Versuchspersonen.....	25
5.2 Stimulus.....	25
5.3 Aufgabe der Versuchsperson.....	27
5.4 Test- und Kontrollbedingung.....	28
5.5 Pausenlängen.....	30
5.6 Monokulare Präsentation.....	30
5.7 Zusammenfassung des Versuchsdesigns.....	31
5.8 Stimuluserzeugung und -präsentation.....	31
5.9 EEG-Ableitung.....	31
5.10 Datenaufnahme.....	32
5.11 Datenanalyse.....	32
5.12 Artefakte.....	34
6 Ergebnisse	35
6.1 Psychophysik.....	35
6.2 Elektrophysiologie.....	37
7 Diskussion	42
7.1 Psychophysik.....	42
7.2 Elektrophysiologie.....	42
8 Ausblick	54
9 Zusammenfassung	55
Literatur	56
Publikationen	61
Appendix	62

1 EINLEITUNG

Erfahrungsgemäß empfinden wir die Welt in unserer Wahrnehmung als eindeutig. Unsere Wahrnehmung zeigt eine konstruktive Natur, d. h. sie ist auf die Interpretation von Informationen der Sinnesrezeptoren angewiesen. Bei der visuellen Wahrnehmung zeigt sich dies beispielsweise an der Tatsache, dass die dreidimensionale Welt auf den Netzhäuten zweidimensional abgebildet wird; das Gehirn bzw. das Sehsystem ermöglicht allerdings einen dreidimensionalen Seheindruck. Diese erstaunliche Leistung des Sehsystems erfahren wir in unserer alltäglichen Wahrnehmung, sie stellt eine optimale Anpassung an unsere Umwelt dar. Die Grenzen des Sehsystems zeigen sich eindrucksvoll am Beispiel mehrdeutiger Bilder, die als Grenzfall der „normalen“ Wahrnehmung aufgefasst werden können. Diese Bilder wie z. B. „junge/alte Frau“, „Gesichter/Vase“ (Abb. 1 & 2; Rubin, 1921; Boring, 1930) erlauben verschiedene Interpretationen: das menschliche Gehirn verarbeitet einen visuellen Reiz nicht eindeutig, sondern führt dem Betrachter bei längerem Betrachten ein weiteres mögliches Perzept zu Bewusstsein, was dazu führt, dass das Bild für den Betrachter zwischen zwei Alternativen hin- und herklappt. Es finden spontane Wechsel der Wahrnehmung statt, obwohl der visuelle Reiz unverändert bleibt. Diese Form bistabiler Wahrnehmung verdeutlicht exemplarisch die Abhängigkeit der Wahrnehmung von Interpretationen.

Man geht davon aus, dass das Gehirn beim Sehen normalerweise, d. h. in der alltäglichen visuellen Wahrnehmung, ständig mehrdeutige Informationen aus den Netzhäuten erhält und diese Mehrdeutigkeit routinemäßig auflösen muss, damit ein stabiles Perzept entsteht (Long & Toppino, 2004). Die eingehenden Informationen unterscheiden sich in ihrem Grad der Mehrdeutigkeit, welcher im Falle mehrdeutiger Bilder dramatisch zunimmt. Bistabile Wahrnehmung wird als einzigartiges Phänomen aufgefasst, welches sich in der schlichten Feststellung zeigt, dass die Informationen auf retinaler Ebene nicht ausreichen, um in der nachfolgenden zerebralen Verarbeitung ein einziges, stabiles Perzept zu erzeugen und dem Bewusstsein zuzuführen. Durch die Untersuchung des Phänomens bistabiler Wahrnehmung erhofft man sich, die neuronalen Prozesse und ihre Natur zu identifizieren, die es dem menschlichen Betrachter ermöglichen, mehrdeutige visuelle Stimuli zu verarbeiten. Durch den dramatisch hohen Grad der Mehrdeutigkeit bei mehrdeutigen Bildern, scheinen diese ein besonders viel versprechendes Hilfsmittel zu sein, einen einzigartigen Einblick in die neuronalen Mechanismen der Wahrnehmung zu gewähren.

Aus der Literatur ist eine eindrucksvolle Modulierbarkeit des Kippverhaltens mehrdeutiger Bilder durch intermittierende Stimuluspräsentation bekannt (z. B. Orbach et al., 1963a). Dies wurde mehrfach in psychophysischen Studien belegt, jedoch bestehen dazu bisher keine elektrophysiologischen Studien. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, neuronale Prozesse anhand visuell evozierter Potentiale als elektrophysiologische Korrelate zu identifizieren, die der Modulierbarkeit des Kippverhaltens bei intermittierender Stimuluspräsentation zugrunde liegen. Dazu wurde das Phänomen bistabiler Wahrnehmung anhand mehrdeutige Bilder am Beispiel des Necker-Würfels (Abb. 3) untersucht. Sie soll einen Beitrag zum besseren Verständnis der Wahrnehmungswechsel mehrdeutiger Bilder leisten.



Abb. 1: „junge/alte Frau“ (Börling, 1930). Eines der bekanntesten mehrdeutigen Bilder gehört zu der Gruppe mehrdeutiger Bilder mit semantischem Inhalt. In der Wahrnehmungsvariante der jungen Frau wird die markante Nase der alten Frau als Kinn interpretiert, sowie der Mund der alten Frau als Halskette der Jüngeren.

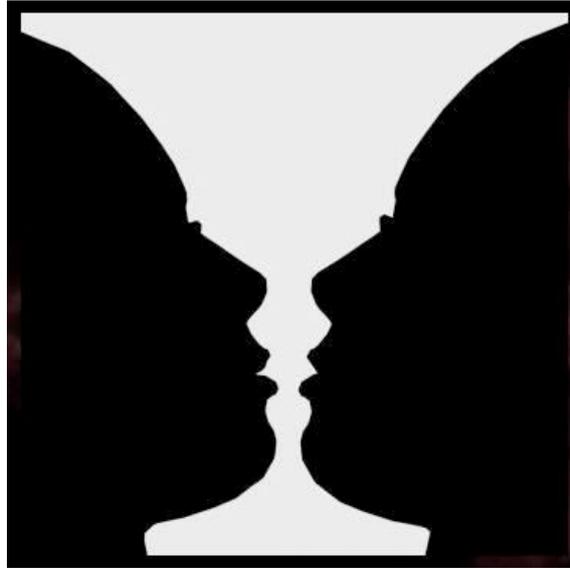


Abb. 2: „Gesichter/Vase“ (nach Rubin, 1921) aus der Gruppe mehrdeutiger Bilder mit Figur-Hintergrundeffekt.

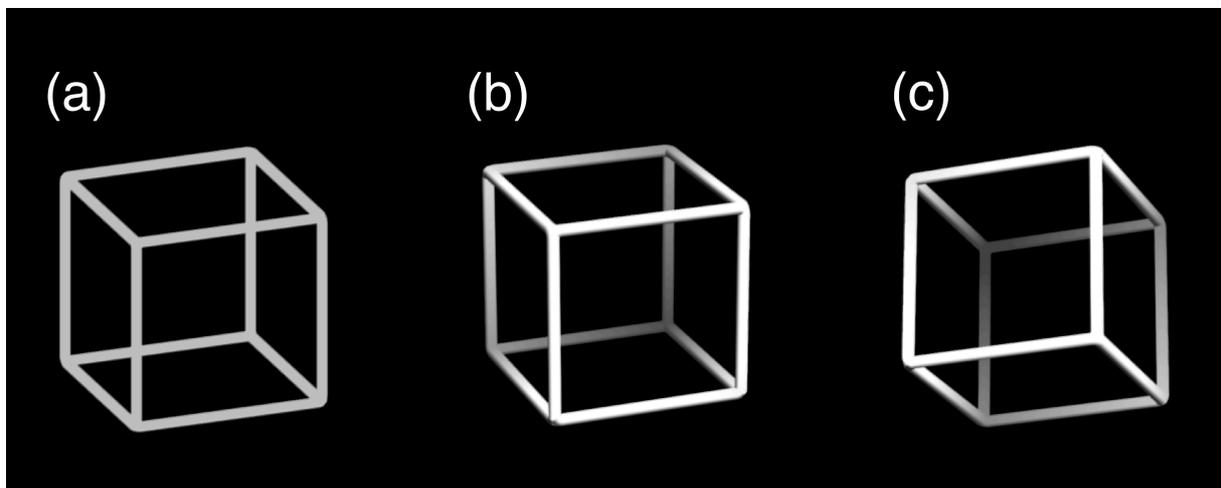


Abb. 3: Necker-Würfel (nach Necker 1832). Der Schweizer Geologe Necker entdeckte im 19. Jahrhundert die Mehrdeutigkeit einer Gitter-Würfel-Zeichnung (Böring, 1930). Diese wurde nachfolgend als Necker-Würfel bezeichnet und zeigt ihre Mehrdeutigkeit durch die wechselnde perspektivische Orientierung. Der Necker-Würfel diente in der vorliegenden Arbeit als Stimulus. In den Abbildungsabschnitten (b) und (c) sind eindeutige Varianten des Necker-Würfels zu sehen.

2 GRUNDLAGEN

2.1 Sehbahn und Sehsystem

Die neuronalen Strukturen, die die visuelle Information von der Netzhaut bis zur Großhirnrinde übertragen, werden als Sehbahn bezeichnet. An ihr sind verschiedene Neuronentypen beteiligt, die teilweise in der Netzhaut liegen.

Die Photorezeptoren (6,5 Millionen Zapfchen und 120 Millionen Stäbchen) übertragen die durch Lichtreize ausgelösten elektrischen Impulse auf die Bipolarzellen, welche in synaptischer Verbindung mit den Ganglienzellen der Retina stehen.

Die Axone der großen Ganglienzellen ziehen als Sehnerv (Nervus opticus) bzw. nach der Sehbahnkreuzung als Tractus opticus zu einer weiteren Schaltstelle: dem paarigen Corpus geniculatum laterale (CGL) im Thalamus. Dort werden die Aktionspotentiale auf die Geniculatumzellen umgeschaltet, die wiederum als Radiatio optica in die Area V1 des Neokortex projizieren. Die Area V1 (Area 17, Area striata) liegt okzipetal um die Fissura calcarina herum und wird als primäre Sehrinde bezeichnet.

Da der Nervus opticus im Chiasma opticum etwa zur Hälfte zur Gegenseite kreuzt, d. h. Anteile mit Ursprung aus den nasalen Netzhautabschnitten und somit aus den temporalen Gesichtsfeldanteilen auf die kontralaterale Hemisphäre projizieren, erhält jede Hemisphäre Informationen aus beiden Augen: die rechte Gesichtsfeldhälfte wird im CGL und in V1 linkshemisphärisch sowie die linke Gesichtsfeldhälfte rechtshemisphärisch repräsentiert.

Bei der Verarbeitung der visuellen Information geht man von einem hierarchischen Modell auf verschiedenen neuronalen Ebenen aus. Die Sehinformation erreicht den Kortex als erstes in der primären Sehrinde (V1), durchläuft dann die sekundäre Sehrinde und nachfolgende Areale (V2, V3 etc.), innerhalb derer sie parallel nach unterschiedlichen Kategorien wie z. B. Form, Farbe, Kontrast, Ort, Entfernung und Bewegung von Objekten durch jeweils spezialisierte Neuronengruppen analysiert wird. Es stellt sich die Frage, wie diese Teilinformationen integriert werden und schließlich als Seheindruck zu Bewusstsein gelangen (Binding-Problem).

Mindestens ein Drittel des gesamten Kortex dient der Verarbeitung visueller Signale (Hansen, 1997).

Eine der erstaunlichen Leistungen des Sehsystems besteht z. B. in dem Vermögen, die Sehinformationen der dreidimensionalen visuellen Welt, die auf der Netzhaut zweidimensional abgebildet wird, wieder in einen räumlichen Seheindruck umzurechnen. Dazu berücksichtigt das Sehsystem sogenannte „Sekundärinformationen“ wie z. B. Disparität (s. Kapitel Methodik Abs. 5.6), Konvergenz, Akkomodation, Bewegungs- und Abbildungsfaktoren (Perspektive, Verdeckung von Hintergrundstrukturen durch Objekte im Vordergrund, Schatten). Vermindert man die Sekundärinformationen beispielsweise durch ein geeignetes Versuchsdesign mit dem Necker-Würfel, hat das Sehsystem Schwierigkeiten bei der Errechnung der Dreidimensionalität bzw. der Interpretation. Es wird ein dreidimensionales Perzept wechselnder räumlicher Orientierung dem Bewusstsein zugeführt. Bemerkenswert ist, dass das Sehsystem sofort ein bestimmtes Perzept ermöglicht, jedoch nicht an einer einmalig vermittelten Interpretation „festhält“. Es kommt zu einem spontanen Wechsel der Wahrnehmung. Dieses Phänomen ist Grundlage der vorliegenden Arbeit.

2.2 EEG

Unter dem Elektroenzephalogramm (EEG) versteht man die Ableitung elektrischer Potentialschwankungen im Mikrovoltbereich, hervorgerufen durch neuronale Aktivität.

Damit sich von der Kopfoberfläche noch messbare Potentialdifferenzen mittels Elektroden ableiten lassen, bedarf es des Summeneffektes durch synchrone Massenaktivität ganzer Neuronenpopulationen, da der elektrische Effekt einzelner Neurone zu gering ist.

Als Generator der für das EEG entscheidenden elektrischen Aktivität werden postsynaptische Potentiale angenommen, die exzitatorisch oder inhibitorisch gerichtet sein können (EPSP, IPSP) und 10–100 ms andauern (Zschocke, 2002). Die postsynaptischen Potentiale führen durch intra- und extrazelluläre Ladungsverschiebungen zu einem ganzen Feld allmählich abnehmender Potentialdifferenzen, die als kortikales Feld bezeichnet werden und die Grundlage des EEGs darstellen.

Die einzelnen Neurone können mit ihren Dendriten als elektrische Dipole betrachtet werden, wobei deren räumliche Struktur und damit die Ausrichtung der Neurone im Kortex für die EEG-Ableitung entscheidend ist. Optimal für die EEG-Ableitung sind ganze Verbände von parallel und senkrecht zur Schädeldecke orientierten Nervenzellen und damit gleichartig gerichteten Dipolen. Dies trifft vor allem auf die großen Pyramidenzellen zu mit ihren oberflächennahen apikalen Dendriten. Rund ein Drittel aller Neurone des Kortex sind derartig ausgerichtet (Zschocke, 2002).

Jedoch darf man nicht außer Acht lassen, dass das menschliche Gehirn so stark und komplex gefurcht ist, dass nur etwa ein Drittel der Hirnoberfläche schädelnah liegt und somit dem EEG „unmittelbar“ zugänglich ist (Zschocke, 2002).

Als weiterer komplizierender Faktor kommt der Abstand der EEG-Elektrode zu den Neuronen als Potentialgenerator sowie die unterschiedliche Leitfähigkeiten der dazwischen liegenden Gewebe (Pia mater, Liquor, Dura mater, Schädel, Haut) hinzu. Daher bietet das EEG nur eine moderate räumliche Auflösung, jedoch eine sehr gute zeitliche Auflösung im Millisekundenbereich (Bach, 1998). Der entscheidende Vorteil des EEGs als Untersuchungsmethode, die funktionelle Aspekte betrachtet, besteht in der hohen zeitlichen Auflösung im Vergleich zu bildgebenden Verfahren (z. B. fMRI).

Beim EEG werden Potentialdifferenzen gemessen; bei der bipolaren Ableitung zwischen zwei Elektroden über bestimmten Hirnregionen oder zwischen einer Elektrode und einer Referenzelektrode, die an einer möglichst hirnelektrisch inaktiven Position angebracht sein sollte, beispielsweise dem Ohrläppchen.

Das Spontan-EEG ist unspezifisch und zeigt eine immense inter- und intraindividuelle Variabilität (α -, β -, δ -, θ -Wellen). Für eine wache Person mit geschlossenen Augen sind α -Wellen in einem Frequenzbereich von 8–14 Hz typisch.

2.3 VEP

Evozierte Potentiale erhält man durch ereignis-synchrones Mitteln (Dawson, 1954) der EEG-Daten. Der Stimulus – dies kann ein visueller, akustischer, motorischer oder somato-sensorischer Reiz sein – wird wiederholt angeboten (Einzeldurchlauf/sweep), während meistens der Präsentationsbeginn (Stimulus-Onset) als zeitliche Referenz für die Mittelung dient. Gehirnaktivitäten, die nicht in Zusammenhang mit dem Stimulus stehen, erzeugen eine starke Hintergrundaktivität, die auch als Rauschen bezeichnet wird. Dadurch werden die gesuchten stimulusspezifischen EEG-Komponenten überlagert. Da diese Hintergrundaktivität jedoch nicht durch den Stimulus bedingt ist, resultieren Auslenkungen zufällig in positive oder negative Richtung, die sich beim ereignis-synchronen Mitteln „herausmitteln“. So lassen sich mit zunehmender Anzahl der Wiederholungen immer deutlicher stimulusspezifische Signale aus dem EEG extrahieren (Abb. 4).

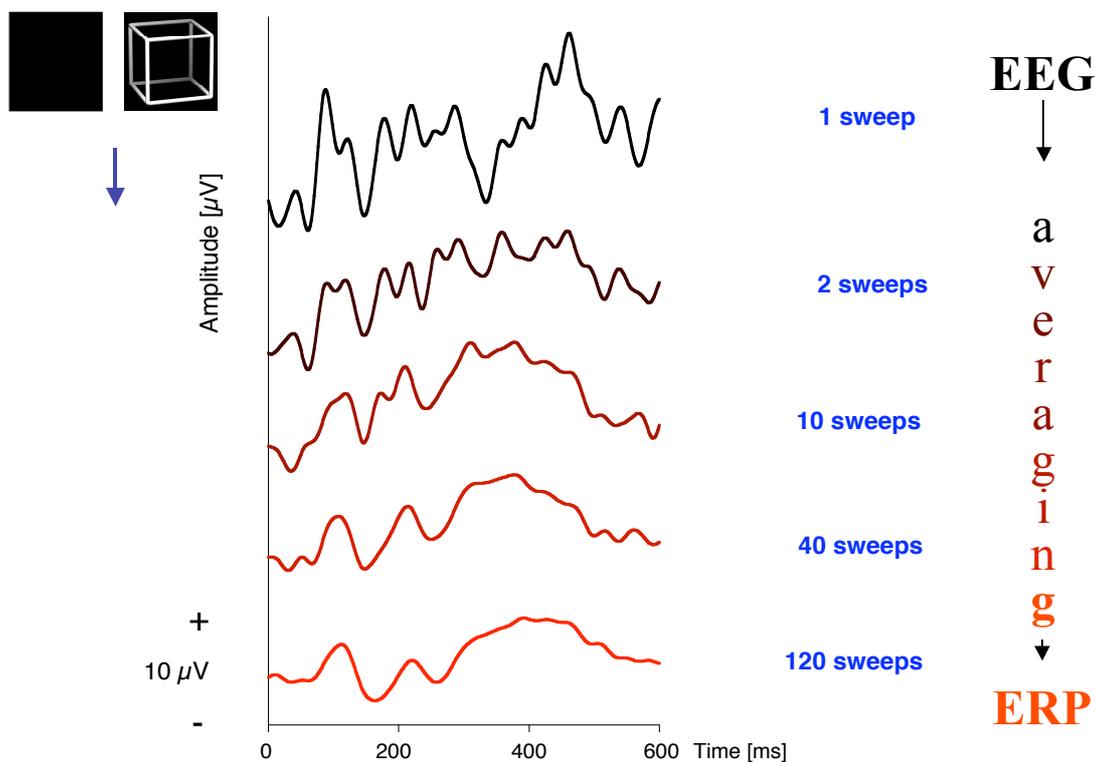


Abb. 4: Isolierung des VEPs aus dem EEG. Beim ereignis-synchronen Mitteln wird der Stimulus wiederholt angeboten. Als Zeitreferenz für die Mittelung der EEG-Daten dient der Präsentationsbeginn (Stimulus-Onset). Dargestellt sind EEG-Potentiale, aus denen sich mit zunehmender Anzahl der gemittelten Einzeldurchläufe das VEP mit stimulusspezifischen Korrelaten immer deutlicher erkennen lässt, während das Hintergrundrauschen abnimmt.

Man erhält visuell evozierte Potentiale (VEPs) mit Auslenkungen in positive oder negative Richtung gegenüber einem definierten Nullniveau. In dieser Arbeit wurden visuell evozierte Potentiale untersucht, die durch etwa 200-fache Wiederholung der Einzeldurchläufe (sweeps) zustande kamen.

Für die Interpretation eines VEPs sind Latenz und Amplitude bedeutsam:

Unter Latenz versteht man den zeitlichen Abstand zwischen einem Reizereignis, meist Präsentationsbeginn, und der maximalen Auslenkung des entsprechenden VEP-Korrelats. Dabei lassen sich frühe und späte Potentiale unterscheiden, wobei die frühen Komponenten („exogene Komponenten“, bis ca. 120 ms) auf physikalische Änderungen des Stimulus' und dessen primäre Verarbeitung auf niedrigeren neuronalen Ebenen zurückgeführt werden. Die späten Komponenten („endogene“ oder auch „kognitive Komponenten“, nach 120 ms) werden hingegen Verarbeitungsprozessen in nachgeschalteten Hirnregionen wie z. B. Aufmerksamkeit zugeschrieben. Es ist jedoch zu beachten, dass sich frühe und späte VEP-Komponenten nicht gegeneinander abgrenzen lassen, sondern dass vielmehr ein fließender Übergang besteht. Beispielsweise stellt ein Peak mit zunehmend kürzerer Latenz unter 120 ms mit zunehmender Wahrscheinlichkeit ein Korrelat zur physikalischen Stimulusänderung dar.

Die Amplitude bezeichnet die maximale Auslenkung eines VEP-Korrelats, gemessen in Mikrovolt, in positive oder negative Richtung. In der vorliegenden Arbeit sollen Positivitäten auf der Ordinate nach oben und Negativitäten nach unten dargestellt werden.

3 STAND DER FORSCHUNG

3.1 Einführung

Das Phänomen bistabiler Wahrnehmung fasziniert(e) Wissenschaftler seit ca. 170 Jahren (Long & Toppino, 2004) bis heute so sehr, dass inzwischen ein weites Spektrum zahlreicher Studien existiert. Bisher standen v. a. zwei große Richtungen an Erklärungsansätzen im Vordergrund, die die Studien und Wissenschaftler in zwei widersprüchliche, sich größtenteils gegenseitig ausschließende Lager separierten:

Zum einen das zuerst entwickelte sogenannte Bottom-up-Modell, das Prozesse in den frühen neuronalen Verarbeitungsstufen (low-level process) für einen Wahrnehmungswechsel verantwortlich macht. Es handelt sich hierbei um einen Ansatz, der die entscheidende Rolle mehr oder minder automatischen und damit passiven Prozessen zuspricht, die vom sensorischen Input im engeren Sinne und den Stimuluseigenschaften abhängig seien (z. B. Köhler, 1940; Orbach et al., 1963a).

Zum anderen und widersprüchlich zum ersten Modell steht der sogenannte Top-down-Ansatz, der aktivere Prozesse auf höheren kortikalen Ebenen (high-level process) nahe des Bewusstseins für einen Wahrnehmungswechsel verantwortlich macht. Ausschlaggebenden Einfluss hätten Faktoren wie Wille, Übung, Erwartungshaltung und Aufmerksamkeitseffekte des Beobachters (z. B. Horlitz & O’Leary, 1993).

Erst mit der neueren Forschung und wahrscheinlich mit der Einsicht, dass es für beide Ansätze zahlreiche glaubhafte Belege gibt, wurden Konzepte entwickelt, die sich bemühen beide traditionellen Ansätze in Einklang miteinander zu bringen (Hybridmodell).

3.2 Bottom-up-Ansatz

Köhler beschrieb in den Vierziger Jahren erstmalig den Bottom-up-Ansatz in Form des Gestaltmodells (Köhler, 1940; Köhler & Wallach, 1944): er beobachtete, dass bei fortlaufender, längerer und kontinuierlicher Betrachtung eines mehrdeutigen Bildes die

Phasen stabiler Wahrnehmung immer kürzer werden bzw. die Anzahl der beobachteten Wahrnehmungswechsel über die Zeit fortlaufend zunimmt, um sich schließlich auf eine „maximale Wechselrate“ zuzubewegen. Das Muster des Wahrnehmungswechsels lässt sich durch eine Kurve über die Zeit darstellen, die sich annähernd asymptotisch einem Maximalwert nähert. Laut Köhler käme das initiale Perzept (Perzept A) für den Betrachter zustande, indem eine bestimmte korrespondierende Neuronenpopulation aktiv sei. Innerhalb dieser dem Perzept A zugrunde liegenden Neuronengruppe entstünden bei längerem Betrachten langsame Veränderungen, die zu einer allmählichen Erhöhung der elektrischen Widerstände innerhalb dieser Neuronengruppe führten (flowing electrical field). Der Prozess langsamer Veränderungen wie die Widerstandserhöhung wurde in diesem Zusammenhang als Sättigung (satiation) bezeichnet. Sättigung sei innerhalb einer bestimmten Neuronenpopulation ein neuronaler Prozess, der die Tendenz habe, einer in gleicher Form fortbestehenden Aktivierung innerhalb dieser Neuronenpopulation entgegenzuwirken (Köhler, 1940). Die Sättigung in der korrespondierenden Neuronengruppe zu Perzept A nähme allmählich zu bis zu einem bestimmten Punkt, dem Erreichen der Sättigungsschwelle, der mit einem Wahrnehmungswechsel (Perzept B) verbunden sei. Ab diesem Punkt sei eine alternative Neuronengruppe aktiv bzw. dominant, die dem Perzept B zugrunde liegt. Im Verlauf nähme nun wiederum die Sättigung in der alternativen Neuronenpopulation, korrespondierend zu Perzept B, in gleicher Weise zu wie zuvor in der initial dominanten Neuronengruppe, bis auch dort die Sättigungsschwelle erreicht sei. Damit sei erneut ein Wahrnehmungswechsel verbunden, indem nun wieder die ursprüngliche Neuronenpopulation aktiv und dominant wird, die dem Perzept A zugrunde liegt. Jeweils in den Phasen, in denen die alternativen Neuronengruppen dominant seien, käme es zur Erholung (recovery) in der nichtdominanten Neuronenpopulation. Somit käme es zur zyklischen Aktivierung, Sättigung und Erholung in alternativen Neuronengruppen. Da die Erholung innerhalb einer bestimmten Neuronenpopulation bis zum Wiedererlangen der Dominanz dieser Neuronenpopulation jedoch nicht vollständig sei, seien wiederum die Sättigungsschwellen nachfolgend immer schneller erreicht. Daher erkläre sich die über die Betrachtungslänge hin immer weiter zunehmende Kipprate bis auf ein bestimmtes Niveau.

Nachfolgend wurde das sehr ähnliche Konzept der neuronalen Adaptation bzw. das „Selective-neuronal-channel-Modell“ (z. B. Blakemore & Campbell, 1969) entwickelt, das die abnehmende Erregbarkeit und sich ändernden „Antworteigenschaften“ von Neuronen bei kontinuierlicher Stimulation berücksichtigt.

Folgende Annahmen sind beiden Konzepten gemeinsam:

- (1) relativ automatisch und somit passiv ablaufende Prozesse
- (2) die entscheidende Abhängigkeit von Stimuluseigenschaften (stimulus driven)
- (3) lokalisierte Prozesse von Aktivierung, Adaptation bzw. Sättigung und Erholung
- (4) weitgehende Unabhängigkeit von höheren, kognitiven Faktoren des Betrachters.

Der Bottom-up-Ansatz erhält breite Unterstützung durch zahlreiche Studien, die sich mit fünf Hauptargumenten in verschiedene Klassen einteilen lassen:

- (1) Das Muster der Wahrnehmungswechsel über die Zeit ergibt eine Kurve, die sich annähernd asymptotisch einem Maximalwert nähert (s. o.; Köhler, 1940).
- (2) Änderungen der Lokalisation des Stimulus' im Gesichtsfeld bzw. auf den Netzhäuten (Spitz & Lipman, 1962) sowie Änderung der Stimulusgröße (Toppino & Long, 1987) führen zu einem Zurücksetzen der Kipprate auf die ursprüngliche „Baseline“, d. h. auf das Niveau zu Beginn der Betrachtung. Daraus wurde geschlossen, dass relativ lokalisierte Prozesse eine entscheidende Rolle einnehmen.
- (3) Die Präsentation einer eindeutigen Variante eines mehrdeutigen Bildes (Adaptationsphase) bevor dem Betrachter ein mehrdeutiges Bild dargeboten wird (Testphase) führt dazu, dass der Betrachter initial in der Testphase dazu neigt, den Stimulus in dem alternativen Perzept wahrzunehmen, als der Stimulus in der vorhergehenden Adaptationsphase präsentiert wurde (reverse-bias effect; z. B. Hochberg, 1950; Carlson, 1953). Dies ließe sich plausibel mit dem Konzept der neuronalen Adaptation und Sättigung (s. o.) erklären.
- (4) Zeigt man einer Versuchsperson mehrere mehrdeutige Bilder gleichzeitig, so können diese nach einer gewissen Betrachtungslänge jeweils einzeln, relativ unabhängig voneinander mit jeweils unterschiedlichen Kippraten in der Wahrnehmung des

Betrachters hin- und herkippen. Dies spräche für relativ streng lokal begrenzte Prozesse (z. B. Long & Toppino, 1981; Long et al., 1983).

- (5) Variation der Stimuluseigenschaften wie z. B. Leuchtdichte beeinflussen die Kipprate (Lynn, 1961). Es wurde geschlussfolgert, dass frühe kortikale Strukturen, die Stimuluseigenschaften analysieren, für Wahrnehmungswechsel besonders relevant seien.

3.3 Top-down-Ansatz

Der Top-down-Ansatz erfährt ebenfalls solide Unterstützung durch dutzende Studien, die v. a. fünf Hauptargumente hervorheben:

- (1) Es zeigt sich, dass das Kippverhalten bis zu einem gewissen Grad willentlicher Kontrolle unterworfen ist: so haben z. B. Anweisungen an den Betrachter, ein bestimmtes Perzept möglichst lange „festzuhalten“ (z. B. Liebert & Burk, 1985) oder möglichst häufig einen Wahrnehmungswechsel „herbeizuführen“ (z. B. Pelton & Solley, 1968; Strüber & Stadler, 1999), signifikanten Einfluss auf die Kipprate.
- (2) Das Wissen des Betrachters über die Mehrdeutigkeit des Stimulus' und das jeweils bekannte Alternativperzept erhöht die Kipprate. Naive, d. h. hinsichtlich der Mehrdeutigkeit des Stimulus' und des Alternativperzepts unwissende Betrachter, berichten keine oder deutlich seltenere Wahrnehmungswechsel (Girgus et al., 1977; Rock & Mitchener, 1992; Rock et al., 1994).
- (3) Das Vorwissen des Betrachters (s. o.) steht in engem Zusammenhang mit Übungseffekten. „Geübte Betrachter“ können häufiger Wahrnehmungswechsel „herbeiführen“ (z. B. Ammons & Ulrich, 1959). Die als Argument für den Bottom-up-Ansatz angeführte Kurve zum Wahrnehmungswechsellmuster, die sich asymptotisch einem Maximalwert zu nähern scheint (s. o., Köhler, 1940), wurde in diesem Zusammenhang als Standardlernkurve interpretiert und reflektiere somit einen aktiven kognitiven Prozess (Ammons & Ulrich, 1959).

- (4) Die Erwartungshaltung (set effect) des Betrachters beeinflusst das Kippverhalten deutlich. Wird beispielsweise einer Versuchsperson vor der Präsentation eines mehrdeutigen Bildes mit semantischem Inhalt wie z. B. „Gesicht/Ratte“ (Bugelski & Alampay, 1961) kurz ein eindeutiges Bild mit Menschen bzw. Tieren gezeigt, neigt der Betrachter dazu, den mehrdeutigen Stimulus in Richtung des semantischen Inhalts der zuvor gezeigten Abbildung zu interpretieren (Bugelski & Alampay, 1961). Als Erklärung wird Wahrnehmung in diesem Zusammenhang als ein aktiver Prozess verstanden, bei dem die überwiegend automatische Verarbeitung retinaler Informationen durch Top-down-Effekte wie z. B. Vorerfahrung und semantischer Zusammenhang gefiltert und moduliert wird (Long & Toppino, 2004).

Bei der Präsentation einer eindeutigen Stimulusvariante bevor der Versuchsperson ein mehrdeutiger Stimulus gezeigt wird, spielt die Betrachtungslänge der eindeutigen Stimulusvariante eine entscheidende Rolle: ist die Betrachtungsdauer „kurz“ wird die Erwartungshaltung der Versuchsperson erhöht (priming, set effect), d. h. sie interpretiert den mehrdeutigen Stimulus eher in Richtung der zuvor gezeigten Stimulusvariante. Ist die Betrachtungsdauer „länger“ scheinen eher Prozesse im Sinne neuronaler Adaptation eine entscheidende Rolle einzunehmen (s. o., Köhler, 1940; Orbach et al., 1963a; Long et al., 1992), so dass der Betrachter den mehrdeutigen Stimulus eher in der „gekippten Version“ im Vergleich zur initial gezeigten Stimulusvariante wahrnimmt.

- (5) Schließlich spielen Aufmerksamkeit fordernde Aufgaben wie z. B. Rückwärtszählen eine entscheidende Rolle, wenn diese gleichzeitig zur Betrachtung eines mehrdeutigen Stimulus' zu erfüllen sind. Da durch derartige Aufgaben die Kipptrate reduziert wird, wurde der Wahrnehmungswechsel als ein Prozess verstanden, der „Urteilsvermögen“ („perceptual judgement“) erfordert, das jedoch mit der Aufmerksamkeit fordernden Aufgabe vermindert wird (Reisberg & O'Shaughnessy, 1984; Hochberg & Peterson, 1987). In diesem Zusammenhang wird Wahrnehmung eindeutig als „Ressourcenbegrenzter, problemlösender Prozess“ aufgefasst (Long & Toppino, 2004).

3.4 Hybridmodell Toppino & Long

Toppino und Long (2004) postulieren ein Hybridmodell, das die vielseitigen Belege bisheriger Studien für den Bottom-up- als auch für den Top-down-Ansatz integrieren soll. Demnach gäbe es bei der neuronalen Verarbeitung mehrdeutiger Bilder zwei „intermediäre Ebenen“ („processing und representational level“), in denen einflussnehmende Informationen sowohl aus dem frühen visuellen Kortex als auch aus den höheren kognitiven Ebenen eingehen würden. Die Integration der Prozesse auf der intermediären (representational) Ebene sei für das bewusst wahrgenommene Perzept entscheidend.

Toppino und Long betonen die hohe Wahrscheinlichkeit der Existenz verschiedener einem Wahrnehmungswechsel zugrunde liegender Prozesse auf unterschiedlichen neuronalen Ebenen. Sie differenzieren zwischen zwei verschiedenen Aspekten des Phänomens bistabiler Wahrnehmung: zum einen „Mehrdeutigkeit“ („ambiguity“), womit gemeint ist, dass mehrdeutige Bilder nicht nur ein einziges, stabiles Perzept hervorrufen, sondern (mindestens) eine zweite Interpretation und damit ein zweites bewusst wahrgenommenes Perzept zulassen. Zum andern „Reversibilität“ („reversibility“), worunter Toppino und Long das immer wieder stattfindende Hin- und Herklappen zwischen zwei Alternativperzepten verstehen. Sie machen deutlich, dass je nachdem welcher Aspekt betrachtet und durch ein entsprechendes Versuchsdesign vorzugsweise untersucht wird, sich die Ergebnisse jeweils entsprechend einer favorisierten Richtung interpretieren lassen. Die vielfältigen Ergebnisse in bisherigen Studien seien aufgrund der großen Inhomogenität in den Versuchsbedingungen (Stimulustyp, Stimuluseigenschaften, Beobachtungsbedingungen etc.) nicht verwunderlich. Die Resultate seien jedoch nicht notwendiger Weise als widersprüchlich zu betrachten, wenn berücksichtigt würde, dass wahrscheinlich ein bestimmter Aspekt bevorzugt untersucht wurde. Viele Ergebnisse können durch den Entwurf eines Hybridmodells miteinander in Einklang gebracht werden.

3.5 Elektrophysiologische Studien

Der entscheidende Vorteil elektrophysiologischer Untersuchungsmethoden mittels des EEGs besteht in der hohen Zeitauflösung im Millisekundenbereich (Bach, 1998). Man könnte annehmen, dass elektrophysiologische Studien die Diskussion zum Konflikt zwischen Bottom-up- und Top-down-Ansatz entscheidend voranbringen könnten. Denn bei einer

methodisch realisierbaren hohen Zeitauflösung könnte man davon ausgehen, dass frühe VEP-Korrelate zum Wahrnehmungswechsel für den Bottom-up-Ansatz und spätere Signaturen für den Top-down-Ansatz sprechen könnten (s. Kapitel Grundlagen Abs. 2.3).

Das zu untersuchende Phänomen des spontanen Wahrnehmungswechsels stellt ein endogenes Ereignis dar, dessen genauer Zeitpunkt nur durch die Antwort der Versuchsperson geschätzt werden kann, und somit das Problem einer geeigneten Zeitreferenz für die Mittelung der EEG-Daten zu VEPs aufwirft (s. Kapitel Grundlagen Abs. 2.3). Bisher werden zwei Lösungsansätze für das Problem einer geeigneten Zeitreferenz angewendet:

- (1) „Rückwärtsmitteln“: als zeitliche Referenz wird die Antwort der Versuchsperson (Tastendruck) gewählt. Studien, bei denen Rückwärtsmitteln angewendet wurde, decken eine P300-ähnliche VEP-Komponente als Korrelat zum Wahrnehmungswechsel auf (Basar-Eroglu et al., 1993; Isoğlu-Alkaç et al., 1998). P300-Komponenten können als Korrelate für kognitive Prozesse aufgefasst werden (Linden, 2005; Picton, 1992).

Bei der Methode des Rückwärtsmittels kann der Stimulus kontinuierlich präsentiert werden, sie birgt jedoch den entscheidenden Nachteil, dass die Zeitreferenz von den sehr variablen Reaktionszeiten der Versuchsperson abhängt. Die geschätzte intraindividuelle Variationsbreite der Reaktionszeiten beträgt etwa 200 ms. Der Tastendruck liefert damit über viele Durchgänge hinweg keinen einheitlichen Zeitpunkt, sondern ein ganzes Zeitfenster (Kornmeier & Bach, 2004; Verleger et al., 2005).

- (2) „Vorwärtsmitteln“: der Stimulus wird diskontinuierlich angeboten (Onset-Offset-Modus), d. h. die Stimuluspräsentation wird immer wieder von kurzen Pausen (Off-Zeit, schwarzer Bildschirm) unterbrochen, wodurch eine Präsentationsfolge entsteht. Dabei wird der Wahrnehmungswechsel mit dem Beginn der Stimuluspräsentation (Stimulus-Onset) synchronisiert (Orbach et al., 1963b; Orbach et al., 1966). Bei geeigneter Wahl von On- und Off-Zeiten wird das zu untersuchende endogene Ereignis des Wahrnehmungswechsels mit einem äußeren Ereignis (Stimulus-Onset) synchronisiert, dessen Zeitpunkt genau bekannt ist und daher als Zeitreferenz für die

Mittelung der EEG-Daten verwendet werden kann. Der Onset-Offset-Modus bietet den entscheidenden Vorteil einer besseren Zeitreferenz für die VEP-Mittelung, wodurch der große Vorteil der hohen zeitlichen Auflösung des EEGs (Bach 1998) genutzt werden kann. In diesem Zusammenhang kann sinnvoll von „frühen und späten Potentialen“ (s. Kapitel Grundlagen Abs. 2.3) gesprochen werden.

O'Donnell et. al. (1988) fanden bei Anwendung des Onset-Offset-Modus' mit einer Off-Zeit von 3300 ms ein spätes positives VEP-Korrelat, ähnlich einer P300-Komponente. Da die P300-Komponente mit kognitiven Prozessen in Zusammenhang gebracht wird (Verleger et al., 2005), wurden die Ergebnisse als Unterstützung für den Top-down-Ansatz interpretiert.

Kornmeier und Bach (2005) entwickelten kürzlich ein elektrophysiologisches Versuchparadigma, das eine Kette von VEPs als Korrelat zum Wahrnehmungswechsel mehrdeutiger Bilder am Beispiel eines Necker-Stimulus' hervorbrachte. Sie verglichen bei diskontinuierlicher Stimuluspräsentation (Onset-Offset-Modus) die EEG-Signale zum subjektiven endogenen Wahrnehmungswechsel mit den Daten zum exogenen Wahrnehmungswechsel durch die physikalische Änderung eindeutiger Varianten des Stimulus'. Es zeigte sich eine Kette von VEP-Signaturen, beginnend mit einer frühen Positivität bei 130 ms sowie eine Negativität bei 260 ms bei endogenem Wahrnehmungswechsel eines mehrdeutigen Stimulus'. Beide Komponenten wurden als spezifisch für den Wahrnehmungswechsel angesehen und daher als „Reversal Positivity“ bzw. „Reversal Negativity“ benannt. Die Reversal Positivity blieb ausschließlich dem endogenen Wahrnehmungswechsel vorbehalten, während sich die nachfolgenden VEP-Signaturen sowohl bei endogenem als auch bei exogenem Wahrnehmungswechsel fanden. Es zeigte sich jedoch im Falle des endogenen (im Vergleich zum exogenen) Wahrnehmungswechsel eine Latenzverzögerung von 40–100 ms. Kornmeier und Bach (2005) interpretierten die frühe okzipitale Reversal Positivity als Korrelat zur initialen Instabilität des Wahrnehmungssystems bei mehrdeutigen Bildern. Die darauf folgende okzipitale/parietale Reversal Negativity reflektiere die Gestaltrekonstruktion des alternativen Perzepts. Die Latenzverschiebung der Signaturen beim endogenen (im Vergleich zum exogenen) Wahrnehmungswechsel sei zu erklären durch die Disambiguierungsphase (Kornmeier & Bach, 2005), die bei der Verarbeitung eines mehrdeutigen Stimulus' notwendig sei.

Die Disambiguierungsphase bedürfe ungefähr einer Dauer von 40 ms und sei bis 260 ms nach Stimulus-Onset abgeschlossen (Kornmeier & Bach, 2005).

Die kurze Latenz der Reversal Positivity und ihre Verteilung auf die okzipitalen Elektrodenpositionen deuteten sie als Hinweis auf frühe Prozesse auf niedrigeren neuronalen Ebenen (low-level process), die dem Wahrnehmungswechsel zugrunde liegen, formulierten jedoch gleichzeitig einen integrativen Erklärungsansatz: die Prozesse in den frühen neuronalen Verarbeitungsstufen würden rekurrente, modulatorische Informationen aus höheren kognitiven Ebenen erhalten. Kornmeier und Bach schlugen damit einen Erklärungsansatz vor, der die zuerst als widersprüchlich aufgefassten Ergebnisse früherer elektrophysiologischer Studien besser miteinander kompatibel macht.

4 FRAGESTELLUNG

Die diskontinuierliche Stimuluspräsentation in neuerer Zeit rückte wieder einen Aspekt zum Muster des Wahrnehmungswechsels in den Vordergrund, der schon in den Sechziger Jahren (Orbach et al., 1963a; Kornmeier et al., 2002; Leopold et al., 2002; Maier et al., 2003; Grossmann & Dobbins, 2006) aufgefallen war:

Die Kipprate (Wahrnehmungswechsel pro Zeiteinheit) lässt sich bei diskontinuierlichem Präsentationsmodus (kontinuierlich vs. diskontinuierlich/intermittierend) durch Variation insbesondere der Off-Zeiten stark beeinflussen (Abb. 5).

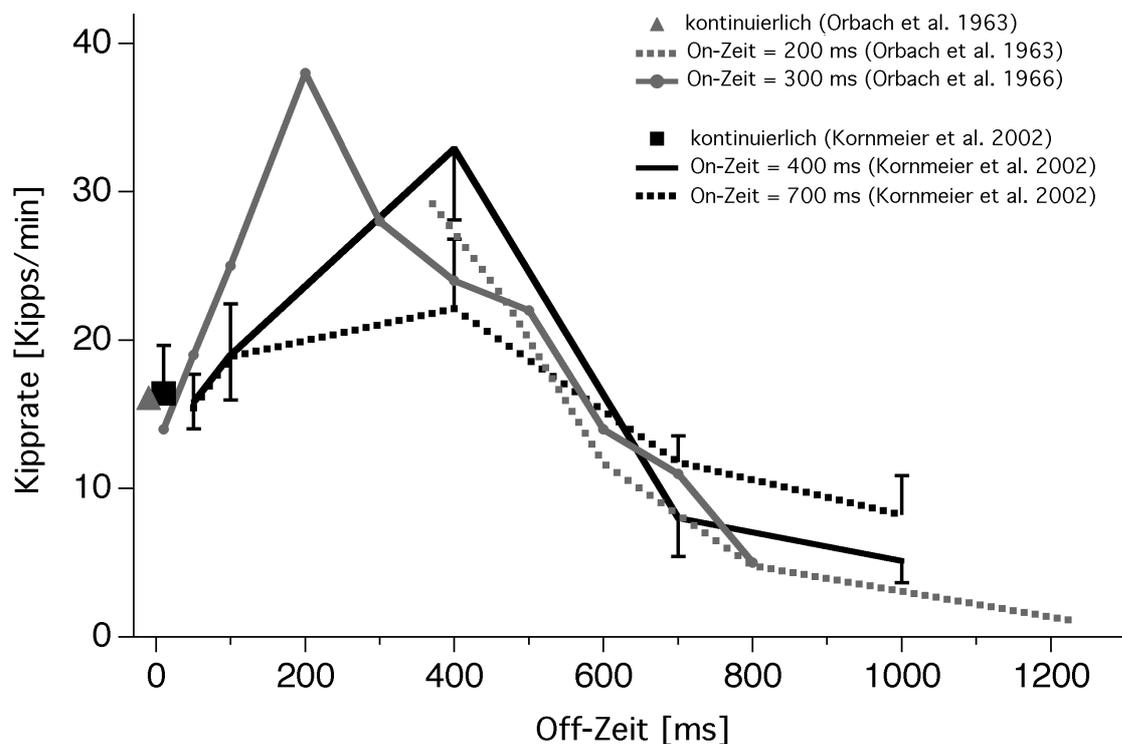


Abb. 5: Muster der Kippraten. Die Kippraten (Wahrnehmungswechsel pro Zeiteinheit) mehrdeutiger Bilder zeigen eine starke Abhängigkeit vom Präsentationsmodus. Bei intermittierender Präsentation lässt sich die Kipprate durch die Variation der Off-Zeiten (Länge der Pausen zwischen der Stimuluspräsentation) deutlich modulieren. Die Präsentationslänge des Stimulus' (On-Zeit) beeinflusst die Kipprate nur geringfügig.

Bei näherem Betrachten der Abb. 5 zum Muster der Kippraten in Abhängigkeit vom Präsentationsmodus kann Folgendes beobachtet werden:

- (1) Bei kontinuierlicher Präsentation liegt die Kipprate etwa bei 16 Kipps/min (Orbach, et al., 1963a).
- (2) Bei diskontinuierlicher Präsentation lässt sich eine starke Abhängigkeit der Kipprate von den Off-Zeiten (Länge der Pausen (schwarzer Bildschirm) zwischen der Stimuluspräsentation) feststellen:
 - Bei Off-Zeiten bis 400 ms Dauer steigt die Kipprate im Vergleich zur kontinuierlichen Präsentation auf mehr als das Doppelte und damit deutlich an.
 - Bei Off-Zeiten über 400 ms Dauer hinaus fällt die Kipprate wieder deutlich ab. Neuere Studien (Leopold et al., 2002; Maier et al., 2003) belegen ein Abfallen der Kipprate bis nahezu null bei längeren Off-Zeiten.
- (3) Es liegt kein abrupter Sprung vor, sondern ein stetiger Übergang des unterschiedlichen Wahrnehmungsverhaltens zwischen kontinuierlicher und intermittierender Präsentation (keine Stufe im Kurvenverlauf). Bei kurzen Off-Zeiten sind die Kippraten für kontinuierliche und diskontinuierliche Präsentation nahezu gleich. Dies spricht für das Zugrundeliegen derselben oder sehr ähnlicher neuronaler Mechanismen bei kontinuierlicher und intermittierender Darbietungsform mit Off-Zeiten bis 400 ms Dauer.
- (4) Bei Off-Zeiten über 400 ms Dauer hinaus liegt ebenfalls kein abrupter Sprung bezüglich der Kipprate vor. Da die Kipprate jedoch wieder abnimmt, lässt sich vermuten, dass bei Off-Zeiten mit einer Dauer über 400 ms hinaus andere neuronale Prozesse Einfluss nehmen als bei Off-Zeiten bis 400 ms Dauer.
- (5) Bei diskontinuierlicher Präsentation ist die Kipprate relativ unabhängig von den On-Zeiten (Länge der Stimuluspräsentation; die einzelnen Kurven verlaufen relativ parallel).

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass die einem Wahrnehmungswechsel zugrunde liegenden neuronalen Mechanismen bei intermittierender Präsentation stark von den Off-Zeiten beeinflusst werden. Diese Modulierbarkeit wurde in psychophysischen Studien mehrfach belegt (Orbach et al., 1963a; Orbach et al., 1966; Leopold et al., 2002; Maier et al., 2003; Grossmann & Dobbins, 2006). Bislang gibt es jedoch keine Studie, die ein elektrophysiologisches Korrelat zu dieser Modulierbarkeit der Kippraten gezeigt hat.

Kornmeier & Bach (2005) gelang es bei diskontinuierlicher Stimuluspräsentation mit einer Off-Zeit von 400 ms, eine Serie von VEP-Signalen (Reversal Positivity und Reversal Negativity) zu identifizieren, die als wahrnehmungswechselspezifisch angesehen wurden (s. Kapitel Stand der Forschung Abs. 3.5).

In der vorliegenden Arbeit soll das Verhalten der Reversal Positivity und Reversal Negativity untersucht werden, indem ihre VEP-Signale bei verschiedenen langen Off-Zeiten miteinander verglichen werden. Potentielle Differenzen der VEPs bei unterschiedlichen Off-Zeiten können Hinweise liefern, welche neuronalen Mechanismen der eindrucksvollen Modulierbarkeit der Kippraten bei intermittierender Präsentation zugrunde liegen. Inwieweit lassen sich die neuronalen Prozesse genauer charakterisieren und welche funktionelle Bedeutung kommt den einzelnen VEP-Signaturen in der Kette der VEPs zu?

Da die vergleichende Untersuchung sämtlicher Off-Zeiten im Rahmen einer Studie die annehmbare Experimentlänge überschreiten würde, werden in der vorliegenden Arbeit Off-Zeiten bis zu einer Dauer von 400 ms berücksichtigt. Dieser Bereich der Off-Zeiten wurde gewählt, weil die psychophysische Modulierbarkeit innerhalb dieses Bereiches besonders groß ist (starke Steigungen der Kurven in Abb. 5) und daher die Ergebnisse für besonders viel versprechend gehalten werden. Es sollen neuronale Mechanismen genauer charakterisiert werden, die dazu führen, dass sich die Kipprate innerhalb dieses Bereiches im Vergleich zur kontinuierlichen Präsentation auf mehr als das Doppelte erhöht. Dazu wurden vier verschiedene Off-Zeiten verwendet (14, 43, 130, 390 ms).

Neben dem elektrophysiologischen Teil der vorliegenden Arbeit mit dem Verhalten der VEP-Signaturen soll als zweiter Aspekt die Psychophysik mit Reaktionszeiten und Kippverhalten bzw. -raten betrachtet werden. Es soll beobachtet werden, ob sich die aus der Literatur bekannte psychophysische Modulierbarkeit durch die Verwendung verschiedener Off-Zeiten in den Kippraten widerspiegelt, und inwiefern damit frühere Ergebnisse zu Kippraten

bestätigen werden können. Erhöht sich die Kipprate auch in diesem Experiment wie zu erwarten wäre von „kürzeren“ zu „längeren“ Off-Zeiten hin zunehmend?

5 METHODIK

5.1 Versuchspersonen

An dem Experiment nahmen 12 Versuchspersonen (6 weibliche, 6 männliche) mit einem normalen oder korrigierten Visus von mindestens 1 (Freiburger Visustest, Bach, 1996) im Alter von 20–26 Jahren (Durchschnittsalter: 23,5 Jahre) teil. Alle Versuchspersonen waren hinsichtlich der Fragestellung des Experimentes naiv. Vor Beginn der Untersuchung wurden die Versuchspersonen ausführlich über Art und Dauer (ca. 90 Minuten zuzüglich der Zeit zum Anbringen der Elektroden) der Messung aufgeklärt und darauf hingewiesen, dass der Versuch jederzeit unterbrochen oder auch abgebrochen werden kann. Dies wurde allerdings von keinem in Anspruch genommen. Jede Versuchsperson unterzog sich zwei Messungen an verschiedenen Tagen und gab zuvor ihr schriftliches Einverständnis zur freiwilligen Teilnahme. Die Experimente standen im Einklang mit den internationalen ethischen Standards der Deklaration von Helsinki (World Medical Association, 2000) und wurden zuvor von der lokalen Ethikkommission des Uniklinikums Freiburg überprüft.

5.2 Stimulus

Der präsentierte Stimulus bestand aus einer Kombination von neun Necker-Würfeln zu einem Necker-Gitter (Abb. 6). Studien von Babich & Standing (Babich & Standing) zeigen den synchronen Wahrnehmungswechsel aneinander liegender Necker-Würfel mit gleicher Leuchtdichte. Kornmeier und Bach (Kornmeier et al., 2002) belegen in einem Vergleichsexperiment zwischen Necker-Würfel und Necker-Gitter als Stimulus, dass bei intermittierender Präsentation weder die Stimuluskomplexität noch die -größe einen signifikanten Einfluss auf die Kipprate und VEPs haben.

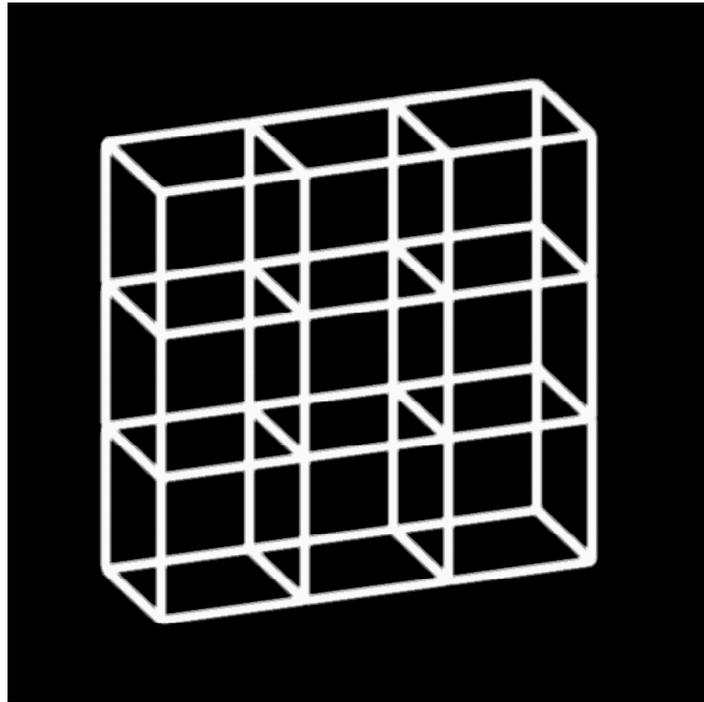


Abb. 6: Necker-Gitter. Eine Kombination neun aneinander liegender Necker-Würfel ergibt das Necker-Gitter, welches in dem vorliegenden Experiment als Stimulus diente.

Das Necker-Gitter wurde mit einer Größe von $7,5^\circ \times 7,5^\circ$ Schinkel weiß auf schwarz präsentiert. Der Abstand des Auges der Versuchsperson zum Bildschirm betrug 114 cm, so dass 1° Schinkel 2 cm auf dem Bildschirm entsprechen, die Kantenlänge des Necker-Gitters misst also 15 cm. Die Leuchtdichte des Stimulus' betrug 20 cd/m^2 , die des Hintergrundes $0,1 \text{ cd/m}^2$.

Die Präsentationslänge des Stimulus' (On-Zeit) betrug im Schnitt 800 ms, wobei sie um einen zufälligen Wert von maximal ± 100 ms variierte. Diese Schwankung diente zur Vorbeugung eines festen Rhythmus' sowie zur Verringerung der Erwartungshaltung.

Es sollte gewährleistet werden, dass ein Wahrnehmungswechsel nur zum Präsentationsbeginn stattfindet, nicht aber während der laufenden Präsentation. Um Letzteres zu vermeiden wurde eine kurze Präsentationsdauer von 800 ms (\pm maximal 100 ms) festgelegt und die Versuchspersonen erhielten die explizierte Anweisung nur Wahrnehmungswechsel (bzw. -stabilität, s. u.) anzugeben, die sich auf den Beginn der Präsentation nach der Pause innerhalb einer Beobachtungssequenz (s. u.) beziehen.

5.3 Aufgabe der Versuchsperson

Durch den verwendeten Onset-Offset-Modus (intermittierende Stimulusdarbietung; s. Kapitel Stand der Forschung Abs. 3.5) entstand eine Präsentationsfolge, wobei sich der Wahrnehmungswechsel auf den zuletzt vor der Pause dargebotenen Stimulus im Vergleich zum aktuell nach der Pause angebotenen Stimulus bezieht. Damit bestand die Aufgabe des Probanden darin, die räumliche Orientierung des Necker-Gitters in der subjektiven Wahrnehmung von vor der Pause zu nach der Pause zu vergleichen (1 Beobachtungssequenz). Die Mitteilung der Versuchsperson erfolgte durch Tastendruck mit unterschiedlichen Händen, indem die Richtung des wahrgenommenen Orientierungswechsels angezeigt wurde. Sobald der Proband einen Wahrnehmungswechsel (bzw. -stabilität, s. u.) festgestellt hatte, sollte der Tastendruck erfolgen, also noch während der Präsentation. Der Tastendruck führte zu einer Unterbrechung (schwarzer Bildschirm) der Stimulusfolge von 1000 ms. Danach begann die Stimulusfolge erneut mit einer neuen Beobachtungssequenz (Abb. 7).

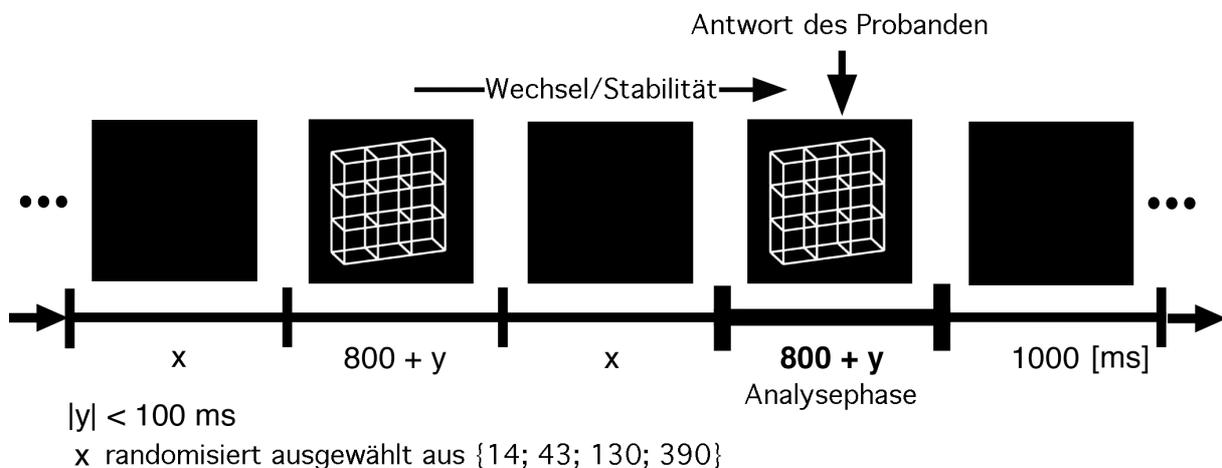


Abb. 7: Beobachtungssequenz. Der Stimulus wurde für $800 \pm$ maximal 100 ms intermittierend angeboten. Die Präsentation wurde durch eine der Off-Zeiten (14, 43, 130, 390 ms) unterbrochen, die in ihrer Reihenfolge randomisiert dargeboten wurden. Eine Beobachtungssequenz bestand aus einer Stimuluspräsentation, einer Off-Zeit und der nachfolgenden Stimuluspräsentation als Analysephase, in der die Antwort der Versuchsperson (Tastendruck) erfolgen sollte. Nach jedem Tastendruck folgte eine Unterbrechung von 1000 ms. Danach begann eine neue Beobachtungssequenz.

Es sollte gewährleistet werden, dass die Wahrnehmungen jeweils nur innerhalb einer Beobachtungssequenz miteinander verglichen wurden. Dazu wurde die Unterbrechung von 1000 ms bei erfolgtem Tastendruck nach der Präsentation eingeführt, damit nachfolgend eine

neue Beobachtungssequenz beginnen konnte und deutlich als neue Beobachtungssequenz erkennbar war.

Die Probanden hatten eine passive Wahrnehmungshaltung und wurden angewiesen, ein kleines Kreuz in der Mitte des Bildschirms zu fixieren, um Augenbewegungen zu vermeiden. Desweiteren sollte die Versuchsperson ihre Wahrnehmung per Tastendruck nur anzeigen, wenn sie sich darüber sicher war.

5.4 Test- und Kontrollbedingung

In dem vorliegenden Experiment ist die Ableitung neuronaler Aktivität mittels des EEGs durch verschiedenartige Prozesse relevant: zum einen besteht neuronale Aktivität im Sinne sogenannter Low-level-Prozesse, die durch den Stimulus-Onset (Änderung der Leuchtdichte, Farbe, Kontrast etc.) zustande kommen. Diese Signale sind nicht von primärem Interesse in der vorliegenden Arbeit. Zum anderen besteht neuronale Aktivität, die durch Prozesse bedingt sind, die einem Wahrnehmungswechsel zugrunde liegen. Genau in diesen Prozessen bzw. ihren VEP-Korrelaten besteht das Interesse des durchgeführten Experimentes. Daher sollen Signale, die durch Low-level-Prozesse bedingt sind, eliminiert werden. Es soll von der Annahme ausgegangen werden, dass sich beide Arten neuronaler Aktivität additiv überlagern, d. h. sie sind unabhängig voneinander; es besteht keine Interaktion. Wie kann man VEP-Signale eliminieren, denen Low-level-Prozesse zugrunde liegen, um nur noch VEP-Signaturen zu erhalten, die ausschließlich durch den Wahrnehmungswechsel bedingt sind? Um dies zu erreichen, wird eine geeignete Kontrollbedingung benötigt, die in allen Versuchsbedingungen mit der Testbedingung exakt übereinstimmt, außer in dem fragerlevanten Aspekt. Daher wurde eine Test- und Kontrollbedingung eingeführt, woraus sich für die Probanden zwei unterschiedliche Aufgaben ergaben:

(1) Anzeigen eines Wahrnehmungswechsels durch Tastendruck (Testbedingung, s. o.)

(2) Anzeigen von Wahrnehmungsstabilität durch Tastendruck (Kontrollbedingung):

In der Kontrollbedingung bestand die Aufgabe des Probanden darin, Wahrnehmungsstabilität durch Tastendruck kenntlich zu machen. Es sollte also gedrückt

werden, sobald die Versuchsperson festgestellt hatte, dass innerhalb einer Beobachtungssequenz das Necker-Gitter in ihrer Wahrnehmung zweimal in Folge in gleicher Richtung orientiert war.

Es wurde somit gewährleistet, dass sich Test- und Kontrollbedingung ausschließlich in dem Wahrnehmungsaspekt (Wechsel bzw. Stabilität) in Bezug auf den Tastendruck unterschieden. Alle anderen Parameter wurden exakt gleich gehalten, insbesondere

- der Stimulus
- der Tastendruck als motorische Antwort, da ansonsten ungleich berücksichtigte Potentiale durch motorische Aktivität das Messergebnis verfälschen könnten und
- eine Aufmerksamkeit fordernde Aufgabe mit Antwortrelevanz, denn selbst frühe VEP-Komponenten können durch die Antwortrelevanz des Stimulus' beeinflusst werden (Kenemans et al., 1993).

Ziel ist es, eine besonders gute Vergleichbarkeit der Test- und Kontrollbedingung zu erreichen. Unter der Annahme der Additivität und fehlenden Interaktion von Low-level-Prozessen (Stimulus-Onset) und Prozessen, die durch den Wahrnehmungswechsel bedingt sind, können die Datensätze zur Kontrollbedingung von den Datensätzen der Testbedingung voneinander subtrahiert werden. Man erhält eine Differenzkurve, aus der nur noch für den Wahrnehmungswechsel spezifische Signale zu entnehmen sind.

Differenzkurve = „Testbedingung“ („Wahrnehmungswechsel“) minus „Kontrollbedingung“ („Wahrnehmungsstabilität“)

Jede Versuchsbedingung (Test und Kontrolle) wurde jeweils getrennt in mehreren Einzelblöcken untersucht. Die Versuchsblöcke, die etwa 5–7 Minuten andauerten, wurden so angeordnet, dass sich lineare Trends wie z. B. Ermüdungserscheinungen kompensieren („ABBA-Schema“).

5.5 Pausenlängen

Die Pausenlängen (Off-Zeiten, schwarzer Bildschirm zwischen der Stimuluspräsentation) sollten bis 400 ms betragen, weil innerhalb dieses Bereiches die eindrucksvolle Zunahme der Kippraten bei intermittierender im Vergleich zur kontinuierlichen Präsentation liegt (s. Kapitel Fragestellung). Es wurden vier verschiedene Off-Zeiten verwendet, deren Längen logarithmisch gestaffelt waren. Die verschiedenen Off-Zeiten sollen mit δ_1 – δ_4 benannt werden. Die kürzeste Pause betrug $\delta_1 = 14$ ms. Weitere Pausenlängen waren $\delta_2 = 43$ ms, $\delta_3 = 130$ ms, $\delta_4 = 390$ ms (Tab. 1). Die verschiedenen Pausen wurden innerhalb eines Messblocks in ihrer Reihenfolge randomisiert dargeboten, wobei jede Pausenlänge gleichhäufig vorkam.

Off-Zeit	δ_1	δ_2	δ_3	δ_4
δ in ms	14	43	130	390

Tab.1: Die Längen der vier verwendeten Pausen (Off-Zeiten) δ_1 – δ_4 in ms.

5.6 Monokulare Präsentation

Eine zweidimensionale Abbildung wie beispielsweise der Necker-Würfel kann zu einem räumlichen Seheindruck führen (s. Kapitel Grundlagen Abs. 2.1).

Bei „echten“ räumlichen Objekten errechnet das Sehsystem u. a. aus den abweichenden Projektionsstellen ein- und desselben Objektpunktes auf den Netzhäuten beider Augen (Disparation) die Tiefe und damit die Dreidimensionalität des Objektes bzw. des Seheindrucks. Um den denkbaren Störeinfluss und neuronalen Konflikt durch die fehlende Disparation einer zweidimensionalen Abbildung, die zu einem räumlichen Seheindruck führt, zu umgehen, wurde das Experiment monokular durchgeführt.

5.7 Zusammenfassung des Versuchsdesigns

Im Folgenden soll das Versuchsdesign noch mal kurz rekapituliert werden:

- (1) Necker-Gitter als Stimulus
- (2) Diskontinuierliche Stimuluspräsentation mit dem Stimulus-Onset als Zeitreferenz für die Mittelung der EEG-Daten
- (3) Testbedingung (Tastendruck bei Wahrnehmungswechsel)
- (4) Kontrollbedingung (Tastendruck bei Wahrnehmungsstabilität)
- (5) Dauer der Stimuluspräsentation $800 \pm$ maximal 100 ms
- (6) Vier verschiedene randomisiert angebotene Pausenlängen (14, 43, 130, 390 ms)
- (7) Monokulare Präsentation

5.8 Stimuluserzeugung und -präsentation

Der Stimulus wurde mit einem Reizrechner (Power Macintosh G4) mittels eines entwickelten Stimulusprogramms erzeugt, basierend auf die Programmierumgebung CodeWarrior (Fa. Metrowerks) und Graphikprogrammierungsumgebung OpenGL (Woo et al., 1998). Der Reizrechner steuerte die Stimuluspräsentation: für den Probanden auf einen monochromen Monitor (Philips GD 402) mit einer Bildschirmfrequenz von 70 Hz sowie zur Kontrolle für den Versuchsleiter auf einen zweiten Monitor.

5.9 EEG-Ableitung

Die Ableitung der EEG-Signale von der Kopfhaut erfolgte mit Gold- und Silbernapfelektroden. Die Elektroden wurden an den entsprechenden Positionen mittels einer Leitklebepaste appliziert, nachdem zuvor die jeweiligen Stellen auf der Kopfhaut mit einer Reinigungspaste gesäubert worden waren. Die Übergangswiderstände wurden für alle Elektroden einzeln kontrolliert und lagen immer unter $10 \text{ k}\Omega$ sowie in der gleichen Größenordnung. Es wurden 13 EEG-Ableitpositionen (O1, O2, Oz, P3, P4, Pz, T3, T4, Cz, Fz, Fp3, Fp4, Fpz) verwendet. Diese wurden entsprechend dem internationalen Standard für EEG-Ableitungen nach dem 10-20-System (American Encephalographic Society, 1994)

positioniert, wonach die individuelle Kopfgröße berücksichtigt wird, da die Elektrodenabstände nicht absolut, sondern relativ zu vier Bezugspunkten des Kopfes (Nasion, Inion, rechter und linker präaurikulärer Punkt) bestimmt werden. An rechtem und linkem Ohrläppchen wurde jeweils eine Elektrode angebracht, deren gemittelte Werte als Referenz dienten (linked ear reference). Die Masse bestand aus einem Metallclip am Unterarm.

5.10 Datenaufnahme

Psychophysik

Die Speicherung der psychophysischen Daten erfolgte durch das Reizprogramm (Zählung der Tastendrucke für Wahrnehmungswechsel bzw. -stabilität jeweils für die Pausen δ_1 – δ_4 sowie die Reaktionszeiten).

Elektrophysiologie

Die Datensicherung für den elektrophysiologischen Aspekt des Versuchs (EEG- und EOG-Daten) erfüllte ein zweiter Computer, der Messrechner (Power Macintosh). Diese Daten wurden zuvor mit einem AC-Verstärker (Fa. Toennies) verstärkt und in einem Bandpass von 0,3–70 Hz analog gefiltert. Dadurch sollten niederfrequente Potentialschwankungen sowie hochfrequente Störeinflüsse, beispielsweise durch Muskelbewegungen eliminiert werden. Die Datenabtastrate betrug 500 Hz.

5.11 Datenanalyse

Kippraten

Aus der Literatur ist die Kipprate zumeist als Wahrnehmungswechsel pro Zeiteinheit bekannt (z. B. Orbach et al., 1963a). In der vorliegenden Arbeit sollte jeweils eine spezifische Kipprate zu jeder Off-Zeit bestimmt werden, um das Kippverhalten bei den unterschiedlichen Off-Zeiten vergleichen zu können. Da die Pausen in ihrer Reihenfolge randomisiert angeboten

wurden, erschien die Erfassung der Kippraten als Wahrnehmungswechsel pro Zeiteinheit für nicht sinnvoll. Stattdessen wurde gezählt wie oft ein Wahrnehmungswechsel bei einer bestimmten Off-Zeit vorkam; diese Anzahl der Wahrnehmungswechsel wurde in Bezug gesetzt zur Anzahl wie oft diese Off-Zeit insgesamt angeboten wurde. Damit ergab sich die Kipprate als Anzahl der Wahrnehmungswechsel bei einer bestimmten Off-Zeit pro Anzahl dieser angebotenen spezifischen Off-Zeit (Anzahl der Wahrnehmungswechsel pro Anzahl der Stimuluswiederholungen bei einer bestimmten Off-Zeit). Die Nullhypothese der Unabhängigkeit der Kippraten von den Off-Zeiten wurde mit einem Randomisationstest getestet (Edgington, 1995).

Reaktionszeiten

Als Reaktionszeit wurde die Zeitspanne zwischen dem Beginn der Stimuluspräsentation (Stimulus-Onset) und dem Zeitpunkt des Tastendrucks der Versuchsperson aufgezeichnet (s. Abb.7). Die Nullhypothese der Unabhängigkeit der Reaktionszeiten von den Off-Zeiten wurde mit einem Randomisationstest getestet (Edgington, 1995).

EEG/VEP

Die EEG-Daten wurden nach Abschluss des Experimentes für jede Versuchsperson einzeln mit dem Mathematiksoftwareprogramm Igor Pro (Fa. Wavemetrics) jeweils getrennt für jede Bedingung (Test und Kontrolle) und jede Off-Zeit ($\delta 1$ – $\delta 4$) zu VEPs gemittelt. Der Stimulus-Onset diente als Zeitreferenz für deren Mittelung (s. Kapitel Grundlagen Abs. 2.3 und Kapitel Stand der Forschung Abs. 3.5). Die Bestimmung der Amplituden erfolgte pro Kanal und Einzeldurchlauf gegen das Nullniveau, das folgendermaßen berechnet wurde: (1) für jeden einzelnen Durchlauf wurde der mittlere Amplitudenwert zwischen -70 ms und $+30$ ms nach Stimulus-Onset berechnet. (2) Dieser Wert wurde von jedem Datenpunkt des Einzeldurchlaufs abgezogen.

Für jede einzelne Versuchsperson wurde für jede Elektrodenposition und jede Off-Zeit jeweils eine Differenzkurve gebildet („Testbedingung“ minus „Kontrollbedingung“ bzw. „Wahrnehmungswechsel“ minus „Wahrnehmungsstabilität“), so dass 52 Differenzkurven entstanden (13 Elektrodenpositionen \times 4 Off-Zeit). Nachfolgend sollen die Differenzkurven

als dVEPs bezeichnet werden. Die Differenzkurven aller Versuchspersonen wurden anschließend gemittelt (Grand Mean) und ein geeignetes Zeitfenster im Grand Mean der Differenzkurven für die jeweils zu untersuchende Komponente für die MANOVA auf Einzelpeakniveau festgelegt. Da nicht alle Komponenten, für jeden Probanden gleich gut zu identifizieren waren, wurde wie folgt verfahren: die Latenzen der signifikanten Komponenten aus der Studie von Kornmeier & Bach (2005) dienten als Mittelpunkt für ein Zeitfenster von ± 100 ms für Komponenten mit einer Latenz von ≤ 200 ms, für spätere Komponenten von ± 200 ms. Die jeweils höchste Auslenkung innerhalb dieser Zeitfenster bestimmte für jeden Probanden den individuellen Peak (Einzelpeakniveau).

Für die beiden letzten positiven Komponenten (frontopolare und parietale Positivität) überlappen sich die beiden Zeitfenster. Daher wurde ein gemeinsames Zeitfenster ausgewählt und die unterschiedlichen Latenzen zwischen frontopolarer und parietaler Elektrodenposition getestet.

Die Nullhypothese der Unabhängigkeit der VEP-Korrelate von den Off-Zeiten wurde in der Varianzanalyse (MANOVA mit Messwiederholung) getestet. Diese wurde mit den Faktoren *Pausenlänge* und *Kanal* (*gemittelte okzipitale, gemittelte parietale, gemittelte temporale, zentrale, frontale, gemittelte frontopolare Position*) sowie den Variablen *Amplitude* und *Latenz* durchgeführt. Signifikante Ergebnisse wurden im post hoc t-Test weiter analysiert. Die Korrektur der Freiheitsgrade erfolgte nach Geisser & Greenhouse (1958).

5.12 Artefakte

Artefakte durch Lidschläge und Augenbewegungen wurden durch ein vertikales und horizontales EOG kontrolliert, deren Amplituden für jeden Probanden in den Differenzkurven einzeln überprüft wurden. Artefaktbehaftete Einzeldurchläufe oder Potentiale über $100 \mu\text{V}$, die durch Lidschläge zustande kommen können, wurden von der Datenauswertung ausgeschlossen.

Störeinflüsse durch Netzspannung (50 Hz) wurden durch eine digitale Tiefpass-Filterung von Frequenzen über 30 Hz ausgeräumt.

6 ERGEBNISSE

6.1 Psychophysik

Kippraten

In Abb. 8 (oben) sind für jede spezifische Off-Zeit δ_i (i indiziert eine spezifische Off-Zeit) die Ergebnisse der Kippraten (Anzahl der Wahrnehmungswechsel bei einer spezifischen Off-Zeit pro Anzahl der Wiederholungen dieser spezifischen Off-Zeit) dargestellt. Die Kippraten erhöhen sich mit zunehmend längeren Off-Zeiten stetig. Zwischen der Kipprate für die Off-Zeit $\delta_1 = 14$ ms und der der Off-Zeit $\delta_4 = 390$ ms liegt ein Faktor von > 2 . Diese Ergebnisse bestätigen die Ergebnisse früherer Studien (Orbach et al., 1963a; Orbach et al., 1966; Kornmeier et al., 2002).

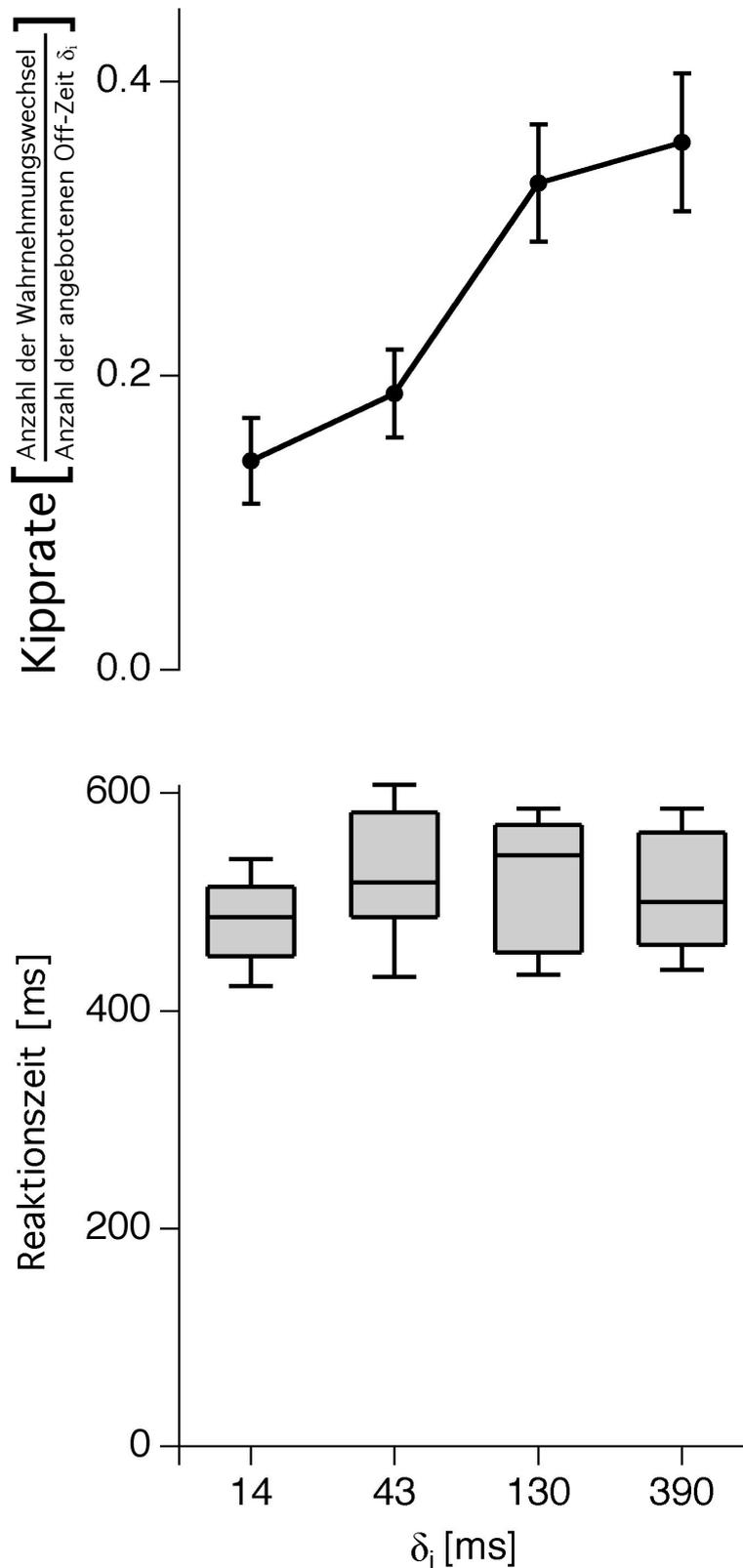


Abb. 8: Ergebnisse zur Psychophysik. Mittlere Kippraten (oben) und mittlere Reaktionszeiten (unten), jeweils dargestellt für jede spezifische Off-Zeit δ_i (i indiziert eine spezifische Off-Zeit) mit einer logarithmischen Skalierung der Abszisse. Die Kippraten steigen mit zunehmender Länge der Off-Zeiten signifikant an, während die mittleren Reaktionszeiten (horizontale Linien; 50. Perzentile (Kästen); 90. Perzentile (Balken)) unbeeinflusst bleiben.

Das Signifikanzniveau des paarweisen Vergleiches der Kippraten (t-Tests, für multiples Testen nach Holm (1979) korrigiert) ist in Tabelle 2 dargestellt.

δ_i	14	43	130	390
14				
43	*			
130	**	*		
390	**	**		
p-Werte der Kippraten im paarweisen Vergleich. (*p < 0.05; **p < 0.01)				

Tab. 2: p-Werte der Kippraten zu den spezifischen Off-Zeiten δ_i im paarweisen Vergleich.

Reaktionszeiten

Die Reaktionszeiten sind in Abb. 8 (unten) dargestellt. Sie betragen größenordnungsmäßig etwa 450–550 ms. Es gibt keinen signifikanten Unterschied zwischen den Reaktionszeiten bei den vier verschiedenen Off-Zeiten.

6.2 Elektrophysiologie

Abb. 9 zeigt die VEPs (vor Differenzbildung) jeweils für Wahrnehmungswechsel und -stabilität an ausgewählten Elektrodenpositionen (Oz, Pz, Fpz). Es sind große Unterschiede im Verlauf der VEPs sowohl für die verschiedenen Off-Zeiten als auch für die unterschiedlichen Elektrodenpositionen zu verzeichnen. Nach initialem gemeinsamen Verlauf der okzipitalen VEPs für sämtliche Off-Zeiten weichen etwa ab 100 ms die VEPs zum Wahrnehmungswechsel und zur Wahrnehmungsstabilität voneinander ab. An den okzipitalen und parietalen Elektrodenpositionen zeigen sich für sämtliche Off-Zeiten höhere Amplituden in den VEPs zur Wahrnehmungsstabilität im Vergleich zum Wahrnehmungswechsel im Zeitintervall von ca. 200–400 ms. Aus den Abweichungen dieser Kurven

(„Wahrnehmungsstabilität“ minus „Wahrnehmungswechsel“) wurden die Differenzkurven (dVEPs) berechnet, anhand derer die weiteren Ergebnisse dargestellt werden sollen.

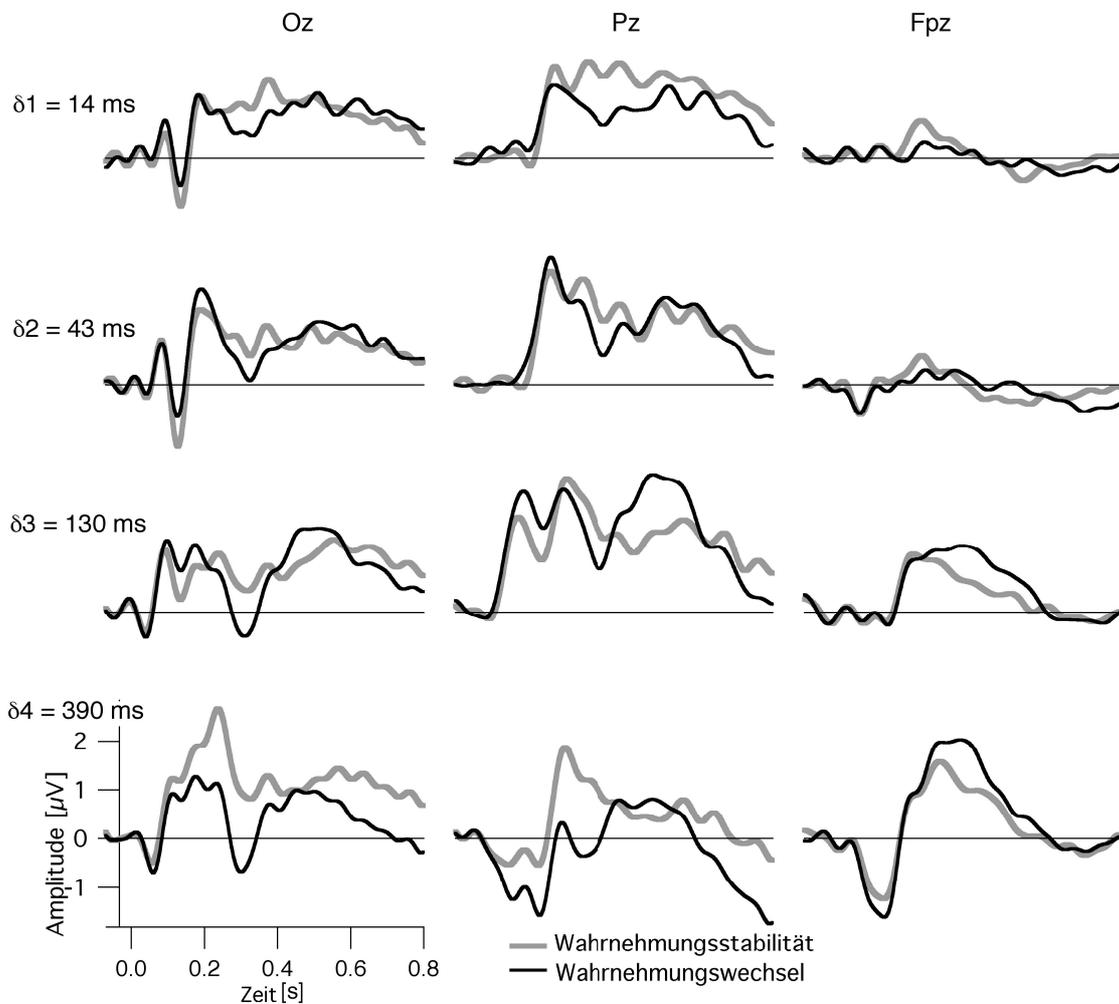


Abb. 9: VEP-Kurven (vor Subtraktion). Dargestellt sind die VEPs zum Wahrnehmungswechsel (schwarz) und zur Wahrnehmungsstabilität (grau) zweier aufeinander folgender Necker-Gitter. Die Spalten enthalten die VEPs ausgewählter Elektrodenpositionen (Oz, Pz, Fpz). Die Reihen geben die jeweilige Off-Zeit δ_i an. Die weitere Analyse erfolgt anhand der berechneten Differenzkurven dVEPs („Wahrnehmungswechsel“ minus „Wahrnehmungsstabilität“) der hier exemplarisch dargestellten VEPs.

Abb. 10 zeigt die Differenzkurven dVEPs („Testbedingung“ minus „Kontrollbedingung“ bzw. „Wahrnehmungswechsel“ minus „Wahrnehmungsstabilität“) im Grand Mean von 12 Versuchspersonen für jede Off-Zeit (farbcodiert) an den jeweiligen Elektrodenpositionen im

angedeuteten Kopfschema. Die Differenzkurven dVEPs im Grand Mean für horizontales und vertikales EOG sind ebenfalls dargestellt.

Beim ersten Blick erscheinen die Differenzkurven zu den verschiedenen Off-Zeiten unübersichtlich und einer starken Variabilität zu unterliegen. Beim näheren Betrachten findet sich eine erste signifikante Auslenkung bei ca. 130 ms für die Off-Zeiten $\delta 1$ – $\delta 3$ in positive Richtung an den parietalen und besonders an den okzipetalen Elektrodenpositionen ($p < 0,001$ für den Faktor *Kanal* bezüglich der Variablen *Amplitude*). Für $\delta 4$ scheint diese Komponente angedeutet und in den negativen Bereich verschoben zu sein ($p = 0,054$ für die Interaktion *Off-Zeit* \times *Kanal* bezüglich der Variablen *Amplitude*).

Nachfolgend findet sich bei etwa 300 ms eine breite Auslenkung in negative Richtung, am deutlichsten an den okzipetalen, parietalen und zentralen Elektrodenpositionen ($p < 0,01$ für den Faktor *Kanal* bezüglich der Variablen *Amplitude*). Diese Komponente erscheint an den okzipetalen Positionen etwas früher als an den parietalen ($p < 0,001$ für den Faktor *Kanal* bezüglich der Variablen *Latenz*). Die Latenz dieser Komponente verkürzt sich mit zunehmend längeren Off-Zeit wie an der linken und rechten okzipetalen Elektrodenposition (O1 und O2) besonders gut zu erkennen ist ($p < 0,01$ für den Faktor *Off-Zeit* bezüglich der Variablen *Latenz*). Weiterhin lässt sich eine zunehmende Amplitude selbiger Komponente bei zunehmend längeren Off-Zeiten feststellen ($p < 0,001$ für die Interaktion *Off-Zeit* \times *Kanal* bezüglich der Variablen *Amplitude*).

Mit höheren Latenzen (ca. 350–550 ms) folgen Auslenkungen in positive Richtung für die Off-Zeiten $\delta 3$ und $\delta 4$ ($p < 0,01$ für den Faktor *Off-Zeit* bezüglich der Variablen *Amplitude*) mit einer parietalen bis frontopolaren Verteilung ($p < 0,05$ für die Interaktion *Kanal* \times *Off-Zeit* bezüglich der Variablen *Amplitude*). Die Latenz der frontopolaren (340 ms) im Vergleich zur parietalen (470 ms) positiven Auslenkung scheint kürzer zu sein. Diese Latenzverschiebung ist jedoch nicht signifikant.

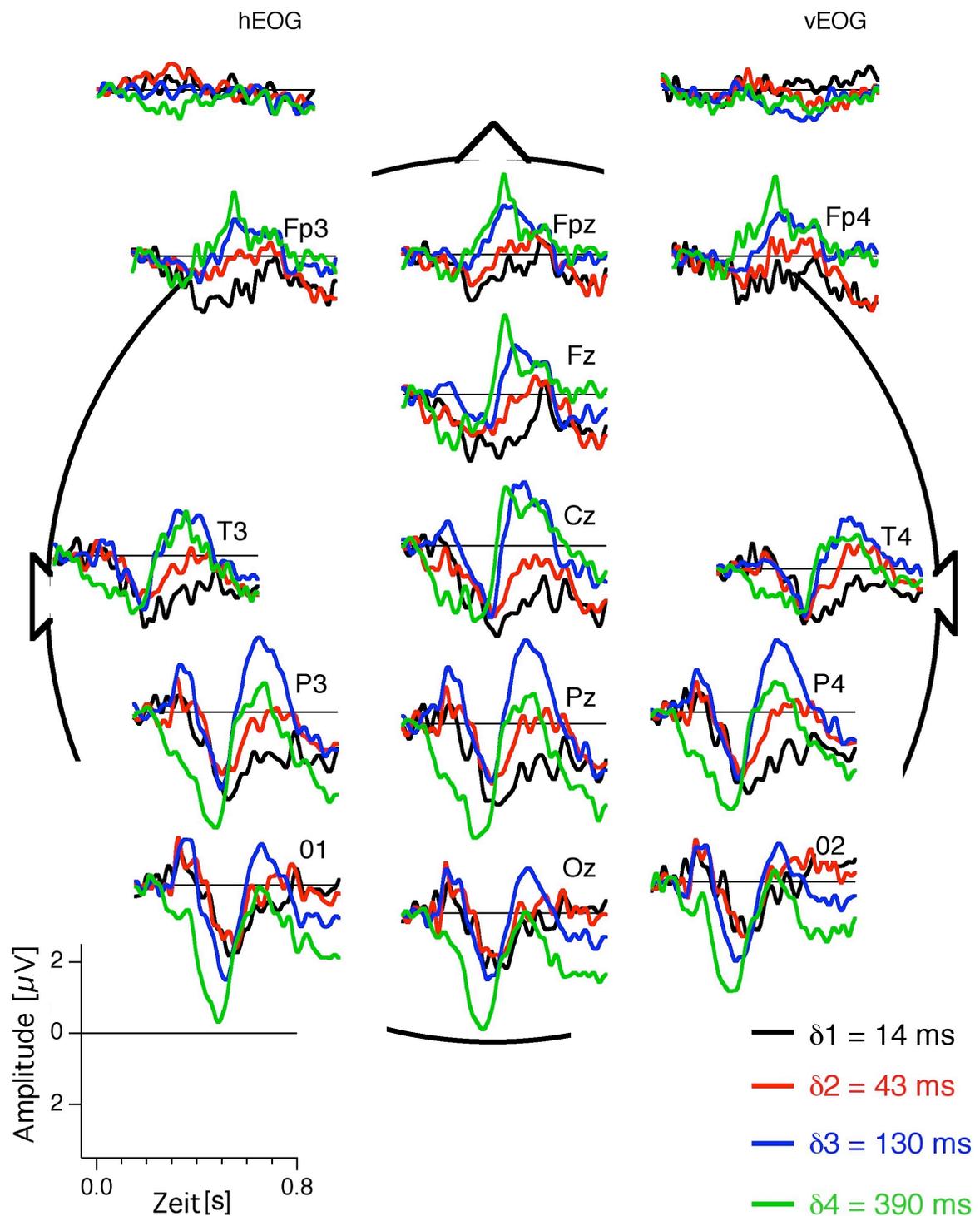


Abb. 10: Differenzkurven dVEPs. Im angedeuteten Kopfschema sind an den jeweiligen Elektrodenpositionen (American Encephalographic Society, 1994) die Differenzkurven („Wahrnehmungswechsel“ minus „Wahrnehmungsstabilität“) des Grand Means von 12 Versuchspersonen für jede Off-Zeit (farbcodiert) sowie horizontales und vertikales EOG dargestellt. Es zeigt sich eine deutliche Variabilität durch die verschiedenen Off-Zeiten δ_i .

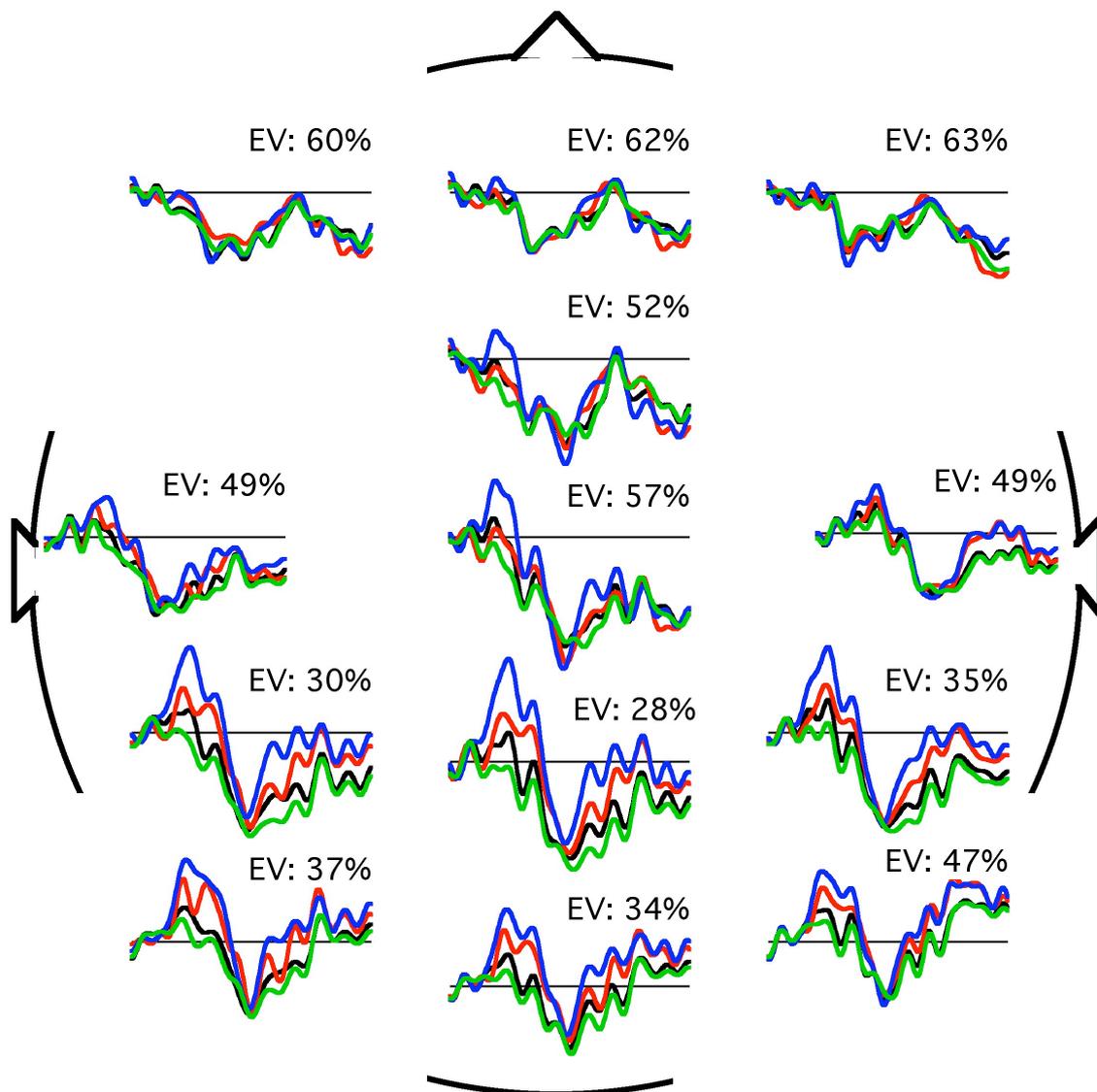


Abb. 11: „Subkurven“ $P_i^*(\delta_i, t)$ (Erläuterung folgt im Kapitel Diskussion Abs. 7.2). Dargestellt sind die Subkurven $P_i^*(\delta_i, t)$ für jede Off-Zeit (farbcodiert) im angedeuteten Kopfschema. Im Vergleich zu Abb. 10 ist der Verlauf der Kurven an den einzelnen Elektrodenpositionen deutlich einheitlicher. Der durch das mathematische Modell erklärbare Anteil der Varianz (EV) ist für jede Elektrodenposition angegeben.

7 DISKUSSION

7.1 Psychophysik

Kippraten

Die Kippraten zeigen einen deutlichen Anstieg bei zunehmend längeren Off-Zeiten bis 400 ms Dauer. Damit kann die psychophysische Modulierbarkeit bestätigt werden, die aus früheren Studien bekannt ist (s. Abb. 5; Orbach et al., 1963a; Kornmeier et al., 2002; Leopold et al., 2002; Maier et al., 2003; Grossmann & Dobbins, 2006).

Reaktionszeiten

Die Reaktionszeiten bleiben von den unterschiedlich langen Off-Zeiten unbeeinflusst.

7.2 Elektrophysiologie

Die diskontinuierliche Stimuluspräsentation mit vier randomisiert angebotenen Off-Zeiten erbrachte vier VEP-Komponenten in den Differenzkurven dVEPs („Testbedingung“ minus „Kontrollbedingung“ bzw. „Wahrnehmungswechsel“ minus „Wahrnehmungsstabilität“), die als spezifisch für den Wahrnehmungswechsel angesehen werden (s. Kapitel Methodik Abs. 5.4; Kornmeier & Bach, 2006). Es sei an dieser Stelle kritisch angemerkt, dass sich in der Differenzkurve auch Signale widerspiegeln können, die durch unbekannte Parameter verursacht sind, von denen es entweder nicht gelungen ist sie in beiden Bedingungen gleich zu halten oder die in unterschiedlicher Art und Weise auf Test- und Kontrollbedingung wirken.

Die vier VEP-Korrelate lassen sich jeweils deutlich durch die verschiedenen Off-Zeiten modulieren:

- (1) Eine frühe okzipetal betonte Positivität (130 ms) gleicher Gestalt für die Off-Zeiten $\delta 1$ – $\delta 3$, für die Off-Zeit $\delta 4$ jedoch nur angedeutet und in den negativen Bereich verschoben.
- (2) Eine breite Negativität (260 ms) mit okzipetaler und parietaler Betonung. Hier besteht eine negative Korrelation der Latenzen mit den Off-Zeiten und eine positive Korrelation der Amplituden mit den Off-Zeiten.
- (3) Eine frontopolare Positivität (340 ms).
- (4) Eine parietale Positivität (470 ms).

Führt der Stimulus-Offset bei kurzen Off-Zeiten zur Beeinflussung der VEP-Signale?

Das Verschwinden des Stimulus (Stimulus-Offset) erzeugt frühe VEP-Signale, die nach etwa 100 ms erwartet werden (Off-Antwort; Regan, 1989).

Durch die Präsentationsfolge im Onset-Offset-Modus könnten VEP-Korrelate zum Stimulus-Onset, die nach 60–100 ms erscheinen, durch die Off-Antwort bei kurzen Off-Zeiten (14 und 43 ms) beeinflusst werden.

Dazu sollen folgende Annahmen gemacht werden:

- (1) Korrelate zum Stimulus-Offset sind unabhängig von
 - der Länge der Off-Zeit und
 - der perspektivisch wahrgenommenen Orientierung des Necker-Gitters.
- (2) Korrelate zum Stimulus-Onset und -Offset überlagern sich additiv, ohne miteinander zu interagieren.

Daher ist davon auszugehen, dass die Off-Antwort bei jeder Off-Zeit und Wahrnehmung (Wahrnehmungswechsel bzw. -stabilität) in gleicher Weise vorhanden ist. Durch die Subtraktion der Kontroll- von der Testbedingung (s. Kapitel Methodik Abs. 5.4) sollen Signale eliminiert werden, die durch die Off-Antwort bedingt sind. Unterschiede in den Signaturen der Differenzkurven dVEPs sollten daher auf den unterschiedlichen Einfluss der verschiedenen Off-Zeiten auf die neuronalen Prozesse zurückzuführen sein, die einem Wahrnehmungswechsel zugrunde liegen.

Vergleich der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit mit denen von Kornmeier & Bach (2005)

Kornmeier & Bach (s. Kapitel Stand der Forschung Abs. 3.5; 2005) verwendeten mit einer Off-Zeit von 400 ms ein sehr ähnliches Versuchsparadigma, wenn man die längste Off-Zeit $\delta_4 = 390$ ms des vorgelegten Experimentes betrachtet.

In Bildabschnitt (a) der Abb. 12 sind die Ergebnisse von Kornmeier & Bach (schwarze Kurve; 2005) zu den aktuellen Ergebnissen anhand der Differenzkurven für die Off-Zeit $\delta_4 = 390$ ms (graue Kurve) vergleichend dargestellt. (Bildabschnitt (b) wird nachfolgend im selben Kapitel erläutert und soll vorerst außer Acht gelassen werden.)

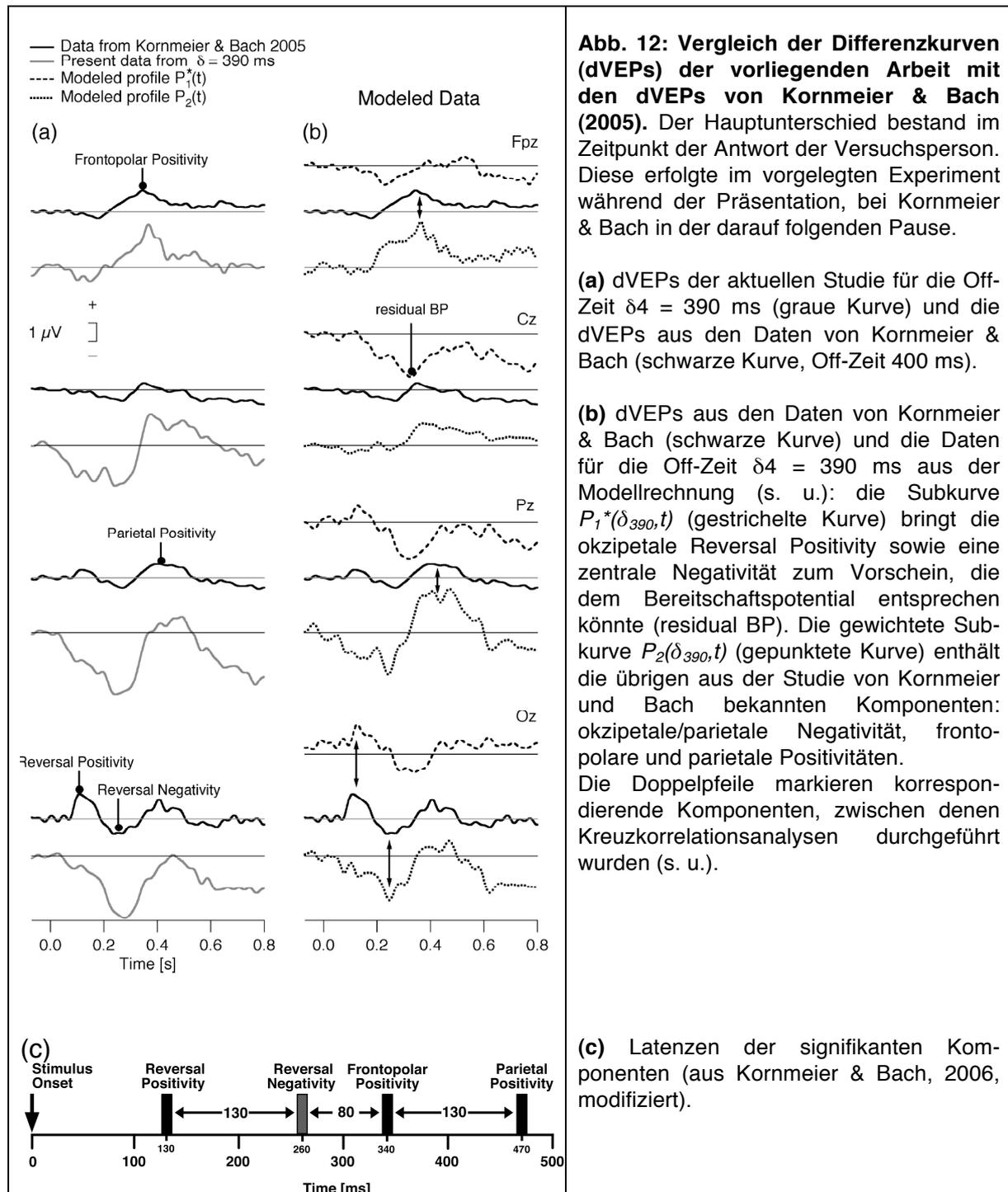


Abb. 12: Vergleich der Differenzkurven (dVEPs) der vorliegenden Arbeit mit den dVEPs von Kornmeier & Bach (2005). Der Hauptunterschied bestand im Zeitpunkt der Antwort der Versuchsperson. Diese erfolgte im vorgelegten Experiment während der Präsentation, bei Kornmeier & Bach in der darauf folgenden Pause.

(a) dVEPs der aktuellen Studie für die Off-Zeit $\delta_4 = 390$ ms (graue Kurve) und die dVEPs aus den Daten von Kornmeier & Bach (schwarze Kurve, Off-Zeit 400 ms).

(b) dVEPs aus den Daten von Kornmeier & Bach (schwarze Kurve) und die Daten für die Off-Zeit $\delta_4 = 390$ ms aus der Modellrechnung (s. u.): die Subkurve $P_1^*(\delta_{390}, t)$ (gestrichelte Kurve) bringt die okzipetale Reversal Positivität sowie eine zentrale Negativität zum Vorschein, die dem Bereitschaftspotential entsprechen könnte (residual BP). Die gewichtete Subkurve $P_2(\delta_{390}, t)$ (gepunktete Kurve) enthält die übrigen aus der Studie von Kornmeier und Bach bekannten Komponenten: okzipetale/parietale Negativität, frontopolare und parietale Positivitäten. Die Doppelpfeile markieren korrespondierende Komponenten, zwischen denen Kreuzkorrelationsanalysen durchgeführt wurden (s. u.).

(c) Latenzen der signifikanten Komponenten (aus Kornmeier & Bach, 2006, modifiziert).

Es lassen sich folgende Unterschiede bzw. Gemeinsamkeiten beobachten:

- (1) Es findet sich eine frühe okzipetal betonte Positivität in den Daten von Kornmeier & Bach (2005) bei 130 ms (Reversal Positivity). In den aktuellen Daten ist diese Auslenkung ebenfalls erkennbar. Sie ist jedoch im Falle der längsten Off-Zeit $\delta_4 = 390$ ms durch eine langsame negative Komponente, die bei etwa 50 ms beginnt, in den negativen Bereich verschoben.
- (2) Bei Kornmeier & Bach (2005) zeigt sich eine okzipetale/parietale Negativität (Reversal Negativity). Eine sehr ähnliche Komponente ist in den aktuellen Daten zu erkennen, jedoch mit erweiterter Verteilung nach zentral sowie mit einer geringfügigen Latenzverzögerung (280 ms vs. 260 ms).
- (3) Vergleichbar mit der frontopolaren Positivität aus der Studie von Kornmeier und Bach (2005) findet sich in der aktuellen Studie eine frontopolare Positivität (340 ms).
- (4) Der parietalen Positivität (470 ms) aus den Daten von Kornmeier und Bach (2005) lässt sich in der vorliegenden Arbeit eine ähnliche Komponente gegenüberstellen. Die Amplitude dieser Komponente ist an der zentralen Elektrodenposition am höchsten und verringert sich nach okzipetal hin stetig in Richtung negativer Werte. Sie scheint teilweise von einer langsamen negativen Komponente überlagert zu sein, welche nach okzipetal hin stärker ausgeprägt ist.

Zwei Hauptunterschiede im Versuchsdesign beider Studien sind jedoch zu berücksichtigen, die diese Diskrepanzen erklären könnten:

- (1) Bei Kornmeier & Bach (2005) wurde der Tastendruck der Versuchsperson nach der Stimuluspräsentation, also in der Pause (Off-Zeit) ausgeführt, während die Probanden in dem vorgelegten Experiment noch während der Präsentation drückten. Eine manuelle Antwort während der Präsentation kann VEP-Signale hervorrufen, die in Zusammenhang mit der Antwortvorbereitung stehen wie z. B. das Bereitschaftspotential. Das Bereitschaftspotential, das sich gewöhnlich als sogenanntes „langames Potential“ („slow potential“) zeigt, erscheint 800–500 ms vor der motorischen Antwort mit maximaler Ausprägung an zentralen

Positionen (Kornhuber & Deecke, 1965). Das Versuchsdesign der vorliegenden Studie lässt potentiell das Bereitschaftspotential in die Analysephase fallen (s. Kapitel Methodik Abs. 5.3), während es bei Kornmeier & Bach (2005) außerhalb der Analysephase zu erwarten wäre.

Während das Bereitschaftspotential normalerweise aus Studien bekannt ist, die Rückwärtsmitteln der EEG-Daten anwenden (s. Kapitel Stand der Forschung Abs. 3.5), kann man dennoch annehmen, dass es beim Vorwärtsmitteln mit einer potentiellen Zeitvariation von ca. 200 ms (Interquartilbreite der Reaktionszeiten, Kornmeier & Bach, 2006) erscheint. Grundsätzlich sollte das Bereitschaftspotential durch die Bildung der Differenzkurven eliminiert werden. Birbaumer et al. (1990) belegen, dass das Bereitschaftspotential nicht ausschließlich mit der motorischen Antwortvorbereitung in Zusammenhang gebracht werden kann, sondern auch von Aufmerksamkeit und Konzentration beeinflusst wird. Ausgehend von der Annahme, dass ein Wahrnehmungswechsel im Vergleich zur Wahrnehmungsstabilität mit erhöhter Aufmerksamkeit verbunden ist, können sich Residuen des Bereitschaftspotentials in den Differenzkurven widerspiegeln. Es ist somit nicht vollständig gelungen in den Differenzkurven ausschließlich Korrelate darzustellen, die für einen Wahrnehmungswechsel spezifisch sind. Die langsame negative Komponente (bei ca. 350 ms) an temporalen, parietalen und zentralen Elektrodenpositionen kann als Residuum des Bereitschaftspotentials aufgefasst werden (s. gestrichelte Kurve in Abb. 12 (b), residual BP).

In den Differenzkurven der vorliegenden Studie besteht für die okzipetale/parietale Negativität eine positive Korrelation der Amplituden und eine negative Korrelation der Latenzen mit den Off-Zeiten (Abb. 10). Es ist anzunehmen, dass die Zunahme der Amplituden einhergeht mit einer weiteren Ausdehnung dieser Komponente, wodurch eine stärkere Überlappung mit der nachfolgenden parietalen Positivität zustande kommt. Dadurch lässt sich der Latenzeffekt der okzipetalen/parietalen Negativität und die geringer ausgeprägte Amplitude der parietalen Positivität für die längste Off-Zeit erklären (s. o. Punkt (4) und graue Kurve in Abb. 12 (a)).

Dieser Erklärungsansatz setzt eine stärker ausgeprägte Reversal Negativity bzw. okzipetale/parietale Negativität der vorgelegten Arbeit im Vergleich zu der Studie von Kornmeier & Bach (2005) voraus. Dies ist erstaunlich, da beide Versuchsparadigma

sehr ähnlich sind. Man könnte vermuten, dass die Verlagerung des Tastendrucks in die Präsentationsphase – während der Tastendruck bei Kornmeier & Bach (2005) nach der Präsentationsphase gefordert wurde (s. o.) – bei den Probanden zu erhöhter Aufmerksamkeit führte, da sie weniger Zeit für die Analyse und Aufgabenausführung hatten. Dies könnte potentiell mit erhöhter neuronaler Aktivität und damit mit einer größeren Amplitude einhergehen.

(2) Kornmeier & Bach (2005) verwendeten während des gesamten Experimentes eine konstante Off-Zeit (400 ms), während die Off-Zeiten in der vorgelegten Arbeit variierten. Durch die konstante Off-Zeit bei Kornmeier & Bach könnte neuronale Adaptation entstehen, wodurch bedingt die VEP-Signale potentiell geringfügiger ausfallen könnten.

	Kornmeier & Bach (2005)	Vorliegende Studie
Versuchsdesign	Tastendruck nach Präsentation Konstante Off-Zeit (400 ms)	Tastendruck während Präsentation Variierende Off-Zeit
Ergebnisse	Reversal Positivity (130 ms; okzipetal) Reversal Negativity (260 ms; okzipetal/parietal) Frontopolare Negativität (340 ms) Parietale Positivität (470 ms)	Bei $\delta 4 = 390$ ms Okzipetale Positivität, weniger stark ausgeprägt, in den negativen Bereich verschoben Okzipetale/parietale Negativität, Ausdehnung nach zentral, höhere Amplituden (260 ms) Frontopolare Positivität (340 ms) Parietale Positivität (470 ms) mit höherer Amplitude in Cz, nach okzipetal hin zunehmend in den negativen Bereich verschoben

Tab. 3: Gegenüberstellung der Studie von Kornmeier & Bach (2005) mit dem vorgelegten Experiment.

Datenaufarbeitung mittels eines mathematischen Modells

Um die bemerkenswerte Variabilität in den Differenzkurven dVEPs $R(\delta_i, t)$ (i indiziert die verschiedenen Off-Zeiten) erklären zu können, soll angenommen werden, dass sich zwei Komponenten (im Folgenden „Subkurven“ $P_1(t)$ und $P_2(t)$ genannt) mit jeweils unterschiedlichem zeitlichen Verlauf additiv überlagern. Mit Hilfe eines mathematischen Modells (entwickelt von Kornmeier et al., 2007) sollen die Subkurven $P_1(t)$ und $P_2(t)$ jeweils einzeln dargestellt werden. Dabei sei $P_1(t)$ unabhängig von den Off-Zeiten δ_i , während $P_2(t)$ Off-Zeit-abhängig sein soll, indem deren Amplituden bei längeren Off-Zeiten zunehmend gewichtet werden. Gleichung (1) formalisiert die additive Überlagerung von $P_1(t)$ und $P_2(t)$:

$$(1) \quad R(\delta_i, t) = P_1(t) + (1 - e^{-\alpha\delta_i}) \cdot P_2(t) + \varepsilon(t)$$

Die Subkurve $P_2(t)$ und der Skalierungskoeffizient α können durch die Methode der kleinsten Quadrate abgeschätzt werden (s. Appendix):

$$P_2(t) = \frac{\sum_{i,k} (R(\delta_i, t) - R(\delta_k, t)) \cdot (e^{-\alpha\delta_i} - e^{-\alpha\delta_k})}{\sum_{i,k} (e^{-\alpha\delta_i} - e^{-\alpha\delta_k})^2} \cdot$$

Da $P_1(t)$ unabhängig von den Off-Zeiten ist, können diese Subkurven jeweils einzeln für jede Off-Zeit (Index i) mit folgender Gleichung geschätzt werden:

$$(2) \quad P_1^*(\delta_i, t) = R(\delta_i, t) - (1 - e^{-\alpha\delta_i}) P_2(t).$$

Diese Subkurven-Schätzung $P_1^*(\delta_i, t)$ für $P_1(t)$ ist in Abb. 11 für jede Off-Zeit (farbcodiert) dargestellt. Es zeigt sich eine deutlich höhere Übereinstimmung im Kurvenverlauf verglichen mit den Differenzkurven dVEPs (Abb. 10). Das mathematische Modell kann einen Großteil (ca. 30–60% erklärable Varianz) der durch die verschiedenen Off-Zeiten entstandenen Variabilität erklären, was sich in dem Grad der Übereinstimmung widerspiegelt. Die residualen Abweichungen sind durch Hintergrundrauschen ($\varepsilon(t)$) oder Effekte erklärbar, die nicht durch das mathematische Modell erfasst werden. Bildabschnitt (b) der Abb. 12 zeigt die Subkurve $P_1^*(\delta_{390}, t)$ und die gewichtete Subkurve $P_2(\delta_{390}, t)$ jeweils für $\delta_4 = 390$ ms in einer

vergleichenden Darstellung zu den Ergebnissen von Kornmeier & Bach (schwarze Kurve; Off-Zeit 400 ms; 2005).

Zusammenfassend kann man für die Subkurven festhalten:

(1) $P_1^*(t)$ (gestrichelte Kurve) ist unabhängig von den Off-Zeiten und enthält

- eine frühe okzipetale Positivität (130 ms), die der Reversal Positivity (Kornmeier & Bach, 2005) sehr ähnelt
- eine negative Komponente mit maximaler Ausprägung an zentralen und parietalen Elektrodenpositionen, welche ein Korrelat des Residuums des Bereitschaftspotentials (residual BP) sein könnte.

(2) $P_2(t)$ (gepunktete Kurve) ist Off-Zeit-abhängig und enthält

- eine negative okzipetale/parietale Komponente (260 ms), die der Reversal Negativity (Kornmeier & Bach, 2005) sehr ähnelt
- eine frontopolare Positivität (340 ms)
- eine parietale Positivität (470 ms; beide Positivitäten erinnern sehr an die Positivität aus den Daten von Kornmeier & Bach 2005).

Da die Komponenten denen von Kornmeier & Bach (2005) in Gestalt, Verteilung und Latenzen sehr ähneln, wurden jeweils Kreuzkorrelationsanalysen durchgeführt, um den Grad der Übereinstimmung zu objektivieren (s. Tab. 4).

Kornmeier & Bach (2005) Off-Zeit 400 ms	Vorliegende Studie für die Off-Zeit $\delta 4 = 390$ ms	Korrelation
Reversal Positivity	Frühe okzipetale Postivität in $P_1^*(t)$	$r = 0,95$; $p < 0,001$; $\Delta t = 18$ ms
Reversal Negativity	Okzipetale/parietale Negativität in $P_2(t)$	$r = 0,93$; $p < 0,001$; $\Delta t = 4$ ms
Frontopolare Positivität	Frontopolare Positivität in $P_2(t)$	$r = 0,77$; $p < 0,001$; $\Delta t = 26$ ms
Parietale Positivität	Parietale Positivität in $P_2(t)$	$r = 0,88$; $p < 0,001$; $\Delta t = 4$ ms

Tab. 4: Vergleich der VEP-Korrelate der vorgelegten Studie mit denen von Kornmeier & Bach (2005) mittels einer Kreuzkorrelationsanalyse.

Es zeigt sich, dass die Kette von dVEPs von Kornmeier & Bach (2005) in der vorliegenden Arbeit prinzipiell reproduzierbar ist. Die dVEPs lassen sich durch das mathematische Modell und ihr Erscheinen in einer der beiden Subkurven $P_1^*(t)$ oder $P_2(t)$ weiter spezifizieren: in Off-Zeit-unabhängige Komponenten (Reversal Positivity und Bereitschaftspotential) und in Off-Zeit-abhängige Komponenten (Reversal Negativity, frontopolare und parietale Positivitäten).

Es soll der Erklärungsansatz von Kornmeier & Bach (2005; s. Kapitel Stand der Forschung Abs. 3.5) bezüglich der zeitlichen Abfolge der VEP-Signale zugrunde gelegt werden: bei der Verarbeitung mehrdeutiger Bilder bedürfe es einer Disambiguierungsphase, die etwa 40 ms andauert und 260 ms nach Stimulus-Onset abgeschlossen ist. Die erste Komponente der okzipitalen Positivität (130 ms) fällt in diese Phase der Disambiguierung und erscheint in der Subkurve $P_1^*(t)$, welche unabhängig von den Off-Zeiten ist. Die erste Komponente, die sich durch verschiedene Off-Zeiten beeinflussen lässt (erscheint in $P_2(t)$), ist die okzipitale/parietale Negativität bei 260 ms. Bis dahin ist die Disambiguierungsphase bereits abgeschlossen.

Damit lässt sich anhand der vorliegenden Arbeit kein elektrophysiologisches Korrelat in den dVEPs für die starke Modulierbarkeit der Kippraten durch die Variation der Off-Zeiten innerhalb der Disambiguierungsphase finden.

Daraus lassen sich zwei alternative Erklärungsansätze formulieren:

- (1) Das Kippverhalten lässt sich durch verschiedene Off-Zeiten stark modulieren, jedoch ist diese Modulierbarkeit in den dVEPs innerhalb der Disambiguierungsphase nicht erkennbar.
- (2) Zwei verschiedenartige Prozesse sind an bistabiler Wahrnehmung beteiligt:
 - (a) Destabilisierung: Prozesse, die dazu führen, dass das Sehsystem ein bestimmtes Perzept nicht mehr länger „halten“ kann und somit das Sehsystem destabilisieren bis zu einer maximalen Instabilität. Diese Prozesse gehen einem Wahrnehmungswechsel voraus, sie bilden gewissermaßen die Voraussetzung für einen Wahrnehmungswechsel bzw. für eine andere Interpretationsmöglichkeit der Sehinformation. Sie münden schließlich in einem Wahrnehmungswechsel. Diese Prozesse sind abhängig von den

Off-Zeiten und könnten langsame globale neuronale Zustandsänderungen (slow state changes) sein, die sich in der vorliegenden Studie über mehrere Stimuluspräsentationen hinweg entwickeln könnten. Ähnliche Vorstellungen über langsame neuronale Zustandsänderungen wurden im Rahmen von Studien diskutiert, die Adaptation und Sättigung die entscheidende Rolle bistabiler Wahrnehmung zusprechen (s. Kapitel Stand der Forschung Abs. 3.2.; z. B. Orbach et al., 1963a) sowie durch eine neuere MEG-Studie von Strüber & Herrmann (2002).

- (b) Disambiguierung: Prozesse, die das als gekippt wahrgenommene Perzept stabilisieren. Diese Prozesse müssen sozusagen die Mehrdeutigkeit der visuellen Information „auflösen“. Sie verlaufen schnell und hochautomatisiert innerhalb der ersten 260 ms nach Stimulus-Onset, um das Wahrnehmungssystem möglichst rasch in einen stabilen Zustand zu versetzen. Sie sind unabhängig von den Off-Zeiten.

Damit werden zwei verschiedenartige Prozesse herausgestellt, womit sich ein Anknüpfungspunkt an die Vorstellung von Toppino & Long (s. Stand der Forschung Abs. 3.4; 2004) findet, dass bistabiler Wahrnehmung unterschiedliche Prozesse auf verschiedenen neuronalen Ebenen zugrunde liegen.

Wie kann die Off-Zeit-abhängige Modulation der dVEPs nach 260 ms erklärt werden?

Das erste Korrelat, das durch die Off-Zeiten beeinflusst wird, ist die okzipetale/parietale Negativität, korrespondierend zur Reversal Negativity. Die starke Modulierbarkeit der dVEPs nach 260 ms – also nachdem die Disambiguierungsphase abgeschlossen ist (s. o.) – könnte auf Prozesse zurückzuführen sein, die im Zusammenhang mit der Aufgabenausführung und damit verbunden mit dem „Wiederabrufen“ des vorhergehenden Perzeptes aus der Erinnerung stehen. Denn schließlich sollten die Perzepte aufeinander folgender Stimuli miteinander verglichen werden. Man könnte annehmen, dass das Wiederabrufen bei erfolgtem Wahrnehmungswechsel und bei längeren Off-Zeiten stärker ausgeprägt ist als bei Wahrnehmungsstabilität bzw. kürzeren Off-Zeiten. Wahrnehmungswechsel bzw. längere Off-Zeiten könnten potentiell zu höheren Amplituden der VEP-Korrelate führen. Kornmeier und Bach (2005, s. Kapitel Stand der Forschung Abs. 3.5) hatten die Reversal Negativity als Korrelat zur Gestaltrekonstruktion des alternativen Perzeptes interpretiert. Demzufolge ist die

Gestaltrekonstruktion von den Off-Zeiten abhängig und lässt sich von diesen deutlich modulieren.

Die Rolle des Gedächtnis' für bistabile Wahrnehmung wurde kürzlich von Leopold et al. (2002) betont. Di Lollo et al. (2000) postulieren Off-Zeiten zwischen 100–300 ms als kritischen Zeitbereich für das Wiederabrufen sukzessiver Stimuli.

In diesem Zusammenhang erinnert die okzipetale/parietale Negativität an die visuell evozierte „Mismatch-Negativität“. Diese wird automatisch durch einen abweichenden Stimulus bei sukzessiven Stimuli erzeugt (Alho et al., 1992). Selbiges Korrelat wird auch mit Kurzzeitgedächtnis in Verbindung gebracht (Näätänen, 1990). Während Fu et al. (2003) belegen, dass die „Mismatch-Amplitude“ mit zunehmend längeren Off-Zeiten abnimmt, ist in der vorliegenden Arbeit genau das gegenläufige Verhalten der Negativität zu verzeichnen (zunehmende Amplituden bei zunehmend längeren Off-Zeiten).

Es gibt zahlreiche Belege für eine Positivität in Zusammenhang mit Erinnerung in dem Zeitfenster der parietalen und frontopolen Positivitäten (z. B. Sommer et al., 1995; Boehm et al., 2005).

8 AUSBLICK

Die im vorhergehenden Kapitel aufgestellte Hypothese, dass langsame globale neuronale Zustandsänderungen (slow state changes) die Voraussetzung für die Destabilisierung des Sehsystems darstellen, kann durch ein Versuchsdesign, das slow state changes fokussiert, weiter untersucht werden. Langsame globale neuronale Zustandsänderungen können sich über mehrere Stimuluspräsentationen hinweg entwickeln. Daher erscheint es sinnvoll erweiterte Zeitbereiche zu analysieren, während sich in der vorliegenden Arbeit die Analysephase auf 800 ms unmittelbar nach einem Wahrnehmungswechsel (bzw. -stabilität) zweier aufeinander folgender Stimuli erstreckte.

Weiterhin kann der zeitliche Fokus der Analysephase auf die Periode vor einem Wahrnehmungswechsel (bzw. -stabilität) verlagert werden, um die Prozesse der Destabilisierung des Sehsystems zu untersuchen, welche in einen Wahrnehmungswechsel münden. Es könnten die neuronalen Korrelate zu zwei verschiedenen Zeitpunkten miteinander verglichen werden: Zeitpunkt (1): unmittelbar nach einem Wahrnehmungswechsel während sich das Sehsystem hypothetisch in einem „stabilen Zustand“ befindet und Zeitpunkt (2): unmittelbar vor dem nachfolgenden Wahrnehmungswechsel während sich das Sehsystem hypothetisch der maximalen Instabilität nähert.

Top-down-Einflüsse wie z. B. willentliche Kontrolle (z. B. Pelton & Solley, 1968; Toppino, 2003) auf die Geschwindigkeit neuronaler Zustandsänderungen ist leicht vorstellbar und kann durch ein Versuchsdesign überprüft werden, das willentliche Kontrolle (Testbedingung) und eine passive Wahrnehmungshaltung (Kontrollbedingung) berücksichtigt.

9 ZUSAMMENFASSUNG

Die ersten Schritte der visuellen Wahrnehmung sind ansatzweise verstanden, die Prozesse der höheren Verarbeitungsstufen wie z. B. der Objektwahrnehmung liegen hingegen noch weitgehend im Dunkeln. Wahrnehmungswechsel mehrdeutiger Bilder wie z. B. des Necker-Würfels stellen ein faszinierendes Phänomen dar, bei dem die Wahrnehmung spontan zwischen verschiedenen Alternativen wechselt, obwohl der visuelle Stimulus unverändert bleibt. Die Untersuchung dieses Phänomens stellt die Möglichkeit in Aussicht, reizbedingte neuronale Aktivitätsänderungen von wahrnehmungsbedingten Aktivitätsänderungen experimentell zu trennen. Die einem Wahrnehmungswechsel zugrunde liegenden Mechanismen sind jedoch noch weitgehend unverstanden. Aus der Literatur ist bekannt, dass die Kipprate mehrdeutiger Bilder durch intermittierende Stimuluspräsentation v. a. in Abhängigkeit von der Pausendauer stark moduliert wird. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, elektrophysiologische Korrelate zur Modulation der Kipprate durch diskontinuierliche Stimuluspräsentation zu identifizieren. Es wurden VEPs (visuell evozierte Potentiale) zum Wahrnehmungswechsel bei intermittierender Stimuluspräsentation mit vier verschiedenen Pausenlängen (Off-Zeiten) gemessen. Die Ergebnisse zeigen, dass mit variierender Pausendauer die starke Modulation der Kipprate mit einer erheblichen Modulation der VEPs einhergeht. Mittels eines mathematischen Modells konnte gezeigt werden, dass alle VEP-Modulationen zu einem Zeitpunkt auftreten, nachdem die dem Wahrnehmungswechsel zugrunde liegenden Prozesse schon weitgehend abgeschlossen sind. Aus diesen Ergebnissen ergeben sich zwei mögliche Folgerungen: (1) frühere Korrelate zur Modulation der Kipprate sind mit dem VEP nicht messbar; oder (2) ein Wahrnehmungswechsel besteht aus zwei unabhängigen Prozessen: (a) Destabilisierung eines aktuellen Perzepts bis zur maximalen Instabilität. Dies könnten langsame globale neuronale Zustandsänderungen sein, die sich in der vorliegenden Studie über mehrere Stimuluspräsentationen hinweg vollziehen und Voraussetzung für einen Wahrnehmungswechsel sind. Diese Prozesse könnten durch die Dauer eingeschobener Pausen maßgeblich beeinflusst werden. (b) Disambiguierung der visuellen Information, die in den ersten 260 ms nach Stimulus-Onset schnell und hochautomatisiert zu einer Restabilisierung des Wahrnehmungssystems führt. Solche schnellen und robusten Disambiguierungsprozesse wären eine optimale Anpassung des Wahrnehmungssystems an die Umwelt, um das Wahrnehmungsproblem möglichst schnell zu lösen. Die gefundene Variabilität der VEPs nach 260 ms beruht wahrscheinlich auf sekundären Prozessen (Vergleichstask, Antwortvorbereitung). In nachfolgenden Studien sollten die Prozesse der Destabilisierung genauer untersucht werden.

LITERATUR

Alho K, Woods DL, Algazi A & Naatanen R (1992) Intermodal selective attention. II. Effects of attentional load on processing of auditory and visual stimuli in central space. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 82:356–368

American Encephalographic Society (1994) Guideline thirteen: Guidelines for standard electrode position nomenclature. *J Clin Neurophysiol* 11:111–113

Ammons RB & Ulrich P (1959) Voluntary control over perceived dimensionality (perspective) of three-dimensional objects. *Proc Mont Acad Sci* 19:169–173

Babich S & Standing L (1981) Satiation effects with reversible figures. *Percept Mot Skills* 52:203–210

Bach M (1998) Electroencephalogram (EEG). *Journal* 391–408

Basar-Eroglu C, Strüber D, Stadler M & Kruse E (1993) Multistable visual perception induces a slow positive EEG wave. *Intern J Neuroscience* 73:139–151

Birbaumer N, Elbert T, Canavan AGM & Rockstroh B (1990) Slow potentials of the cerebral cortex and behavior. *Physiol Rev* 70:1–41

Blake R & Logothetis NK (2002) Visual competition. *Nat Rev Neurosci* 3:13–21

Ellis SR & Stark L (1978) Eye movements during the viewing of Necker cubes. *Perception* 7:575–581

Blakemore C & Campbell FW (1969) On the existence of neurones in the human visual system selectively sensitive to the orientation and size of retinal images. *J. Physiol.* 203:237–260

Boehm SG, Sommer W & Lueschow A (2005) Correlates of implicit memory for words and faces in event-related brain potentials. *Int J Psychophysiol* 55:95–112

Böring EG (1930) A new ambiguous figure. *Am J Psychol* 42:444–445

Bugelski BR & Alampay DA (1961) The role of frequency in developing perceptual sets. *Can J Psychol* 15:205–211

Cao Y, Grossberg S (2005) A laminar cortical model of stereopsis and 3D surface perception: closure and da Vinci stereopsis. *Spat Vis* 18 (5):515–78

Carlson VR (1953) Satiation in a reversible perspective figure. *J Exp Psychol Gen* 45:442–448

Dawson GD (1954) A summation technique for the detection of small evoked potentials. *Electroenceph Clin Neurol* 6:65–84

Di Lollo V, Enns JT & Rensink RA (2000) Competition for consciousness among visual events: the psychophysics of reentrant visual processes. *J Exp Psychol Gen* 129:481–507

Edgington ES (1995) *Randomization tests*. New York: Dekker

- Fisher GH (1967) Preparation of ambiguous stimulus materials. *Percept Psychophys* 2:421-422
- Fu S, Fan S & Chen L (2003) Event-related potentials reveal involuntary processing of orientation changes in the visual modality. *Psychophysiology* 40:770-775
- Gale AG & Findlay JM (1983) Eye movement patterns in viewing ambiguous figures. *Journal* 145-168
- Geisser S & Greenhouse SW (1958) An extension of Box's results on the use of the F-distribution in multivariate analysis. *Annals of Math Statistics* 29:885-891
- Girgus JJ, Rock I & Egatz R (1977) The effect of knowledge of reversibility on the reversibility of ambiguous figures. *Percept Psychophys* 22:550-556
- Grossmann JK & Dobbins AC (2006) Competition in bistable vision is attribute-specific. *Vision Res* 46:285-292
- Hansen L (1997) *Augenheilkunde systematisch*. Bremen: UNI-MED
- Hochberg J & Peterson M (1987) Piecemeal organization and cognitive components in object perception. *J Exp Psychol Gen* 116:370-380
- Hochberg JE (1950) Figure-ground reversal as a function of visual satiation. *J Exp Psychol Gen* 40:682-686
- Holm S (1979) A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scand J Statist* 6:65-70
- Horlitz KL & O'Leary A (1993) Satiation or availability? Effects of attention, memory, and imagery on the perception of ambiguous figures. *Percept Psychophys* 53:668-681
- Isoğlu-Alkaç U, Basar-Eroglu C, Ademoglu A, Demiralp T, Miener M & Stadler M (1998) Analysis of the electroencephalographic activity during Necker cube reversals by means of the wavelet transform. *Biol Cybern* 79:437-442
- Kaernbach C, Schroger E, Jacobsen T & Roeber U (1999) Effects of consciousness on human brain waves following binocular rivalry. *Neuroreport* 10:713-716
- Kastner S & Ungerleider LG (2001) The neural basis of biased competition in human visual cortex. *Neuropsychologia* 39:1263-1276
- Kenemans JL, Kok A & Smulders FT (1993) Event-related potentials to conjunctions of spatial frequency and orientation as a function of stimulus parameters and response requirements. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 88:51-63
- Köhler W (1940) *Dynamics in Psychology*. New York: Liverlight
- Köhler W & Wallach H (1944) Figural aftereffects; an investigation of visual processes. *Proc Am Philos Soc* 88:269-357

- Kornhuber HH & Deecke L (1965) Hirnpotentialänderungen bei Willkürbewegungen und passiven Bewegungen des Menschen: Bereitschaftspotential und reafferente Potentiale. *Pflügers Arch ges Physiol* 284:1–17
- Kornmeier J, Heinrich SP & Bach M (2002) Necker-Würfel: Neuronale Sättigung und "top-down" Einflüsse. *Journal* 69
- Kornmeier J & Bach M (2004) Early neural activity in Necker-cube reversal: Evidence for low-level processing of a gestalt phenomenon. *Psychophysiology* 41:1–8
- Kornmeier J & Bach M (2005) The Necker cube – an ambiguous figure disambiguated in early visual processing. *Vision Res* 45:955–960
- Kornmeier J & Bach M (2006) Bistable perception – along the processing chain from ambiguous visual input to a stable percept. *Int J Psychophysiol* 62:345–349
- Kornmeier J, Ehm W, Bigalke H & Bach M (2007) Discontinuous presentation of ambiguous figures: How inter-stimulus-interval durations affect reversal dynamics and ERPs. *Psychophysiology* 44:552–560
- Leopold DA, Wilke M, Maier A & Logothetis NK (2002) Stable perception of visually ambiguous patterns. *Nat Neurosci* 5:605–609
- Liebert RM & Burk B (1985) Voluntary control of reversible figures. *Percept Mot Skills* 61:1307–1310
- Linden DE (2005) The p300: where in the brain is it produced and what does it tell us? *Neuroscientist* 11 (6):563–76
- Long GM & Toppino TC (1981) Multiple representations of the same reversible figure: implications for cognitive decisional interpretations. *Perception* 10:231–234
- Long GM, Toppino TC & Kostenbauder JF (1983) As the cube turns: evidence for two processes in the perception of a dynamic reversible figure. *Percept Psychophys* 34:29–38
- Long GM, Toppino TC & Mondin GW (1992) Prime time: fatigue and set effects in the perception of reversible figures. *Percept Psychophys* 52:609–616
- Long GM & Toppino TC (2004) Enduring interest in perceptual ambiguity: alternating views of reversible figures. *Psychol Bull* 130:748–768
- Luck SJ, Woodman GF & Vogel EK (2000) Event-related potential studies of attention. *Trends Cogn Sci* 4:432–440
- Lynn R (1961) Reversible perspective as a function of stimulus-intensity. *Am J Psychol* 74:131–133
- Maier A, Wilke M, Logothetis NK & Leopold DA (2003) Perception of temporally interleaved ambiguous patterns. *Curr Biol* 13:1076–1085
- Meigen T, Kastner S & Bach M (1997) Texture segregation and orientation gradients: A comparison of electrophysiological and psychophysical threshold detection. *Journal*

- Näätänen R (1990) The role of attention in auditory information processing as revealed by event-related brain potentials. *Behav Brain Sci* 13:199–290
- O'Donnell BF, Hendler T & Squires NK (1988) Visual evoked potentials to illusory reversals of the Necker cube. *Psychophysiology* 25:137–143
- Orbach J, Ehrlich D & Heath H (1963a) Reversibility of the Necker cube: I. An examination of the concept of "satiation of orientation". *Percept Mot Skills* 17:439–458
- Orbach J, Ehrlich D & Vainstein E (1963b) Reversibility of the Necker cube: III. Effects of interpolation on reversal rate of the cube presented repetitively. *Percept Mot Skills* 17:571–582
- Orbach J, Zucker E & Olson R (1966) Reversibility of the Necker cube: VII.: Reversal rate as a function of figure-on and figure-off durations. *Percept Mot Skills* 22:615–618
- Pelton LH & Solley CM (1968) Acceleration of reversals of a Necker cube. *Am J Psychol* 81:585–588
- Picton TW (1992) The P300 wave of the human event-related potential. *J Clin Neurophysiol* 9:456-479
- Regan D (1989) *Human brain electrophysiology. Evoked potentials and evoked magnetic fields in science and medicine.* New York, Amsterdam, London: Elsevier
- Reisberg D & O'Shaughnessy M (1984) Diverting subjects' concentration slows figural reversals. *Perception* 13:461–468
- Rock I & Mitchener K (1992) Further evidence of failure of reversal of ambiguous figures by uninformed subjects. *Perception* 21:39–45
- Rock I, Gopnik A & Hall S (1994) Do young children reverse ambiguous figures? *Perception* 23:635–644
- Rock I, Hall S & Davis J (1994) Why do ambiguous figures reverse? *Acta Psychol (Amst)* 87:33–59
- Rubin E (1921) *Visuell wahrgenommene Figuren.* Copenhagen: Gyldendals
- Sommer W, Heinz A, Leuthold H, Matt J & Schweinberger SR (1995) Metamemory, distinctiveness, and event-related potentials in recognition memory for faces. *Mem Cognit* 23:1–11
- Spitz HH & Lipman RS (1962) Some factors affecting Necker cube reversal rate. *Percept Mot Skills* 15:611–625
- Strüber D & Stadler M (1999) Differences in top-down influences on the reversal rate of different categories of reversible figures. *Perception* 28:1185–1196
- Strüber D & Herrmann CS (2002) MEG alpha activity decrease reflects destabilization of multistable percepts. *Cogn Brain Res* 14:370–382

Toppino TC & Long GM (1987) Selective adaptation with reversible figures: don't change that channel. *Percept Psychophys* 42:37–48

Toppino TC (2003) Reversible-figure perception: mechanisms of intentional control. *Percept Psychophys* 65:1285–1295

VanderWerf F, Brassinga P, Reits D, Aramideh M & Ongerboer de Visser B (2003) Eyelid movements: behavioral studies of blinking in humans under different stimulus conditions. *J Neurophysiol* 89:2784–2796

Verleger R, Jaskowski P & Wascher E (2005) Evidence for an Integrative Role of P3b in Linking Reaction to Perception. *J Psychophysiol* 19:165–181

World Medical Association (2000) Declaration of Helsinki: ethical principles for medical research involving human subjects. *JAMA* 284:3043–3045

Zschocke S (2002) *Klinische Elektroenzephalographie*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer

PUBLIKATIONEN

Kornmeier J, Ehm W, Bigalke H & Bach M (2007) Discontinuous presentation of ambiguous figures: How inter-stimulus-interval durations affect reversal dynamics and ERPs. *Psychophysiology* 44:552–560

Kornmeier J, Bigalke H, Bach M (2005) Ambiguous figures: Effects of ISI duration in discontinuous stimulus presentation onto EEG components. *Proceedings of KogWis05, the German Cognitive Science Conference*. p. 118

APPENDIX

Die Subkurve $P_2(t)$ und der Parameter α in Gleichung (1) wurden mittels der Methode der kleinsten Quadrate wie folgt abgeschätzt. Zuerst soll für α ein diskreter Wert ermittelt werden. Die paarweise Subtraktion

$$\Delta_{i,k}R(t) = R(\delta_i, t) - R(\delta_k, t) = P_2(t) \cdot (e^{-\alpha\delta_i} - e^{-\alpha\delta_k}) + \varepsilon_{i,k}(t)$$

entfernt $P_2(t)$, so dass der Rest

$$\varepsilon_{i,k}(t) = \Delta_{i,k}R(t) - P_2(t) \cdot (e^{-\alpha\delta_i} - e^{-\alpha\delta_k})$$

nur noch $P_2(t)$ als unbekannte Variable enthält. $P_2(t)$ wurde abgeschätzt durch die Minimierung von

$$E_\alpha(t) = \sum_{i,k} (\varepsilon_{i,k}(t))^2 = \sum_{i,k} (\Delta_{i,k}R(t) - P_2(t) \cdot g_{i,k}(\alpha))^2 \quad (\text{A1})$$

mit $g_{i,k}(\alpha) = e^{-\alpha\delta_i} - e^{-\alpha\delta_k}$. Die Auflösung

$$P_2(t) = \frac{\sum_{i,k} \Delta_{i,k}R(t) \cdot g_{i,k}(\alpha)}{\sum_{i,k} (g_{i,k}(\alpha))^2} \quad (\text{A2})$$

hängt immer noch von α ab. Durch Einsetzen von A2 in A1 und die anschließende Minimierung der Fehlersumme bezüglich α

$$ES = \sum_t E_\alpha(t)$$

ermöglicht ein explizites Ausrechnen von α ($\approx 0,013$) und damit ein Abschätzen von $P_2(t)$.

Die erklärte Varianz EV wurde mit der Gleichung $EV = \frac{(ES_0 - ES)}{ES_0}$ berechnet

mit $ES_0 = \sum_t \sum_{i,k} (R(\delta_i, t) - R(\delta_k, t))^2$.

(Die Werte für $P_2(t)$ und α wurden in die Gleichung ES eingesetzt.)

DANKSAGUNG

Bedanken möchte ich mich ganz herzlich bei Prof. Bach für die Ermöglichung dieser Doktorarbeit und für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes sowie für seine humorvolle persönliche Art. Insbesondere möchte ich mich bei Dr. Jürgen Kornmeier bedanken, der sich jederzeit für eine intensive Betreuung Zeit für mich genommen hat. Ohne seine Bemühungen hätte ich das Thema dieser Doktorarbeit wahrscheinlich nie durchdrungen. Auch hätte ich ohne seine Hilfe wohl das ein oder andere Computerproblem für schier unlösbar gehalten. Ebenso möchte ich mich bei allen weiteren Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern der Sektion Funktionelle Sehforschung bedanken für die Unterstützung und insbesondere für die besonders positiv hervorzuhebende Arbeitsatmosphäre. Ein herzliches Dankeschön geht auch an Werner Ehm für die Hilfe beim Erstellen des mathematischen Modells, das es ermöglichte, die Ergebnisse deutlich übersichtlicher darzustellen und somit die Interpretation zu erleichtern. Bedanken möchte ich mich bei Hr. PD Fischer für die Erstellung des Zweitgutachtens sowie bei Gabi für ihre Bemühungen beim Korrekturlesen. Weiter möchte ich ein besonders herzliches Dankeschön sagen an meine Eltern, Verena & Chris, Gabi und Wiebke – für ihre Unterstützung, Geduld und Freundschaft.