

TECHNISCHE UNIVERSITÄT MÜNCHEN
Neurologische Klinik des Klinikums rechts der Isar
(Direktor: Univ.- Prof. Dr. med. Bernhard Hemmer)

**Neurale Mechanismen der zeitlichen Integration von
visueller Information – eine verhaltensexperimentelle und
funktionelle kernspintomographische Untersuchung am
Beispiel der Wahrnehmung ambigüöser scheinbarer
Bewegung**

Stefan Burazanis

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät für Medizin
der Technischen Universität München zur Erlangung des akademischen Grades eines
Doktors der Medizin
genehmigten Dissertation

Vorsitzender: Univ.- Prof. Dr. D. Neumeier

Prüfer der Dissertation:

1. Univ.- Prof. Dr. B. Hemmer
2. Priv.- Doz. Dr. M. Mühlau

Die Dissertation wurde am 04.12.2008 bei der Technischen Universität München
eingereicht und durch die Fakultät für Medizin
am 29.04.09 angenommen.

Meinen Eltern

Christel und Dr. med. Bassilios Burazanis

„I contemplate a face, and then suddenly notice its likeness to another.
I see that it has not changed; and yet I see it differently.“

Ludwig Wittgenstein

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	5
1 Einleitung	7
1.1 Visuelle Informationsverarbeitung — vom Abbild zum Perzept	7
1.1.1 Modelle visueller Informationsverarbeitung	8
1.1.2 Prozessierung zeitlicher Information	11
1.1.3 Plastizität, Konnektivität und Integration	13
1.1.4 Neurale Korrelate visueller Informationsverarbeitung	16
1.2 Ambigüose Wahrnehmung — ein Grenzphänomen	19
1.2.1 Grundsätzliche Eigenschaften ambigüoser Wahrnehmung	21
1.2.2 Einflussfaktoren auf die ambigüose Wahrnehmung	22
1.3 Entwicklung eines Paradigmas zur Untersuchung der Integration von visueller Information zu einem zeitlich ausgedehnten Perzept	23
1.3.1 Ambigüose scheinbare Bewegung	23
1.3.2 Manipulation der ambigüosen Perzeption — spontan generierter vs. extern getriggert Perzeptwechsel	24
2 Material und Methoden	27
2.1 Versuchspersonen	27
2.2 Versuchsaufbau und Procedere	27
2.2.1 Verhaltensexperiment	27
2.2.2 Funktionelle MRT-Untersuchung	30
2.3 Statistische Analyse	35
2.3.1 Verhaltensdaten	35
2.3.2 Funktionelle Bilddaten	35
3 Ergebnisse	37
3.1 Verhaltensexperiment	37
3.1.1 Korrelation zwischen Stimulusfrequenz und spontaner Perzeptdauer	37
3.1.2 Einfluss der Manipulation auf die Perzeptwechsel	40
3.1.3 Adaption der Perzeptdauer im zeitlichen Verlauf	44

3.2	Verhaltensdaten — fMRT-Untersuchung	46
3.3	Funktionelle MRT-Analyse	49
3.3.1	Wahrnehmung und Differenzierung ambigüöser scheinbarer Bewegung	49
3.3.2	Spontan generierte Perzeptwechsel	51
3.3.3	Spontan generierte vs. extern getriggerte Perzeptwechsel	51
3.3.4	Zeitliche Analyse der Aktivierung	51
4	Diskussion	55
4.1	Paradigma	55
4.1.1	Spontan generierte Perzeptwechsel	55
4.1.2	Extern getriggerte Perzeptwechsel	57
4.2	Integration von visueller Information zu einem zeitlich ausgedehnten Perzept	59
4.2.1	Ergebnisse der Verhaltensuntersuchung	59
4.2.2	Ergebnisse der fMRT-Untersuchung	60
5	Zusammenfassung	65
	Literaturverzeichnis	69
	Anhang	77

Vorwort

Die Wahrnehmung und Interpretation visueller Information sind für die Interaktion des menschlichen Individuums mit seiner Umwelt von zentraler und überlebenswichtiger Bedeutung – und spiegeln sich in der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung des menschlichen Gehirns wider. Moderne neurophysiologische und bildgebende Untersuchungsverfahren ermöglichen neue Einblicke in die Funktion der visuellen Informationsverarbeitung. Durch Untersuchungen an Mensch und Tier wurden so Erkenntnisse von der primären Reizverarbeitung auf Ebene des primär visuellen Kortex bis zur bewussten Interpretation auf höheren kognitiven Ebenen in präfrontalen Arealen gewonnen.

Das Phänomen mehrdeutiger visueller Information zeigt eindrucksvoll, wie konstante visuelle Primärinformation zu verschiedenen bewussten Perzepten führen kann. Dabei erfolgt ein regelmäßiger Wechsel des wahrgenommenen Perzepts ohne Mischinterpretationen, so dass offensichtlich zu einem Zeitpunkt jeweils nur eine der konkurrierenden Alternativen bewusst wahrgenommen werden kann. Der subjektive Perzeptwechsel erfolgt unwillkürlich, jedoch zeitlich nicht zufällig und scheint von objektiven und subjektiven Variablen abhängig zu sein. Das Phänomen der ambigüsen Wahrnehmung bietet sich somit an, die zugrundeliegenden Prozesse der perzeptuellen Integration von visueller Primärinformation zu untersuchen.

Bisherige Studien der visuellen Informationsverarbeitung konzentrieren sich überwiegend auf die Lokalisation von an der Verarbeitung bestimmter visueller Muster beteiligten Strukturen und Arealen des Gehirns. Dahingegen ist über den Prozess der Informationsverarbeitung, insbesondere über die zeitliche Koordination und Integration visueller Information nur wenig bekannt.

Ziel dieser Arbeit ist die methodische Entwicklung, verhaltensexperimentelle Validierung und funktionelle kernspintomographische Analyse eines visuellen Paradigmas zur Untersuchung der zeitlichen Komponente der neuralen Integration von visueller Information.

1 Einleitung

1.1 Visuelle Informationsverarbeitung — vom Abbild zum Perzept

Die Wahrnehmung der Umwelt und Interpretation der daraus gewonnenen Informationen bilden die Grundlage der Interaktion des Individuums mit seiner „Außenwelt“. Von den fünf Sinnen des Menschen spielt der Sehsinn eine zentrale Rolle. Betrachtet man seine phylogenetische und ontogenetische Entwicklung, lässt sich der Wandel von einer einfachen, stark stimulusgebundenen, visuell-sensorischen Informationsverarbeitung hin zu einem komplexen kognitiven Prozess nachvollziehen (Krubitzer 1998).

Dieser Vorgang, von der Abbildung eines Gegenstands auf der Netzhaut, der weiteren Analyse und Verarbeitung komplexer visueller Muster im visuellen Kortex bis zum bewusst wahrgenommen und semantisch eingeordneten Perzept, resultiert auf verschiedenen Ebenen der Informationsverarbeitung in unbewussten und bewussten „Reaktionen“. Dabei erleben wir das Sehen subjektiv als linearen und kontinuierlichen Vorgang. Die subjektive visuelle Wahrnehmung, welche letztlich nur das bewusste Ergebnis der stark interpretierten visuellen Informationsverarbeitung darstellt, erscheint uns im Zusammenspiel mit anderen Sinnesqualitäten analog des „Zeitgeschehens“ unserer Umwelt. Diese zeitliche Integration dynamischer Inhalte ermöglichte so die Entstehung und Perfektion menschlichen Verhaltens, von ursprünglichen Verhaltensmustern wie das Jagen und die Flucht bis hin zum Gebrauch von modernen Fortbewegungsmitteln und technischen Geräten. Demgegenüber steht jedoch die Komplexität der visuellen Information und ihrer neuralen Verarbeitung, welche unzweifelhaft Zeit beansprucht. Hieraus ergibt sich die Notwendigkeit für einen neuralen Mechanismus, der eine effiziente Balance zwischen „Qualität der Perzeption“ und „Aktualität der Perzeption“ gewährleistet. Zahlreiche Untersuchungen an Mensch und Tier zeigen auf, welche anatomischen Strukturen und Areale des Gehirns an der Integration visueller Information beteiligt sind. Die räumlich-zeitliche Organisation der visuellen Informationsverarbeitung ist letztlich jedoch unklar. In den letzten Jahrhunderten wurden theoretische und experimentelle Modelle dieser Abläufe entwickelt und Teilaspekte der postulierten Prozesse untersucht. Kritisch betrachtet befinden wir uns jedoch erst am Anfang, die Mechanismen der zeitlichen Informationsverarbeitung im Gehirn zu verstehen.

1.1.1 Modelle visueller Informationsverarbeitung

Seit Beginn der modernen Neurowissenschaften dauert die Diskussion an, ob kognitive und sensorische Prozesse einzelnen spezifischen neuronalen Verbänden in spezialisierten Gehirnregionen oder verteilten, dynamisch interagierenden Netzwerken von Neuronenverbänden zugeordnet werden können. Theorien einer lokalen Zuweisung stehen einem systemischen Verständnis dieser Prozesse gegenüber. Im Folgenden werden die Grundprinzipien der zur Diskussion stehenden Modelle erläutert.

Klassische Konzepte gehen von einer spezifischen neuronalen Repräsentation von Inhalten aus. Im Modell dieser unidirektionalen Informationsverarbeitung stehen am Ende der Prozessierungskette einzelne Neuronen(verbände), die in ihrer Aktivierung inhaltliche Eigenschaften exklusiv repräsentieren. Dabei wird die Antwortspezifität durch die selektive Konvergenz des Informationsflusses in einer hierarchisch geordneten „**Feedforward-Architektur**“ neuronaler Verbindungen ermöglicht. Die neuronale Repräsentation der visuellen Information spiegelt in diesem Modell demnach die Gesamtheit der inhaltlichen Teilaspekte, welche von auf „Teilfeatures“ spezialisierten Neuronen repräsentiert werden, wider. Der Vorteil dieser Strategie liegt in der Schnelligkeit der Prozessierung und eignet sich daher vor allem für eine schnelle repetitive Repräsentation stereotyper Inhalte. Nachteilig im Modell einer Feedforward-Prozessierung wirkt sich jedoch der große Bedarf an spezialisierten Neuronen aus, falls die zu prozessierenden Inhalte eine große Variabilität oder eine hohe Anzahl an verschiedenen Attributen aufweisen. Dies wird besonders deutlich, betrachtet man die Vielzahl an möglichen Variationen visueller Inhalte mit mehrdimensionalen statischen und dynamischen Eigenschaften. Des Weiteren wird in diesem Modell die Gewichtung von inhaltlichen Teilaspekten eines Perzepts vernachlässigt. Um die Defizite in der Modulationsfähigkeit von klassischen Feedforward-Modellen auszugleichen, wurden mehrstufige hierarchische Modelle entwickelt, in denen exzitatorische Signalübertragungen durch inhibitorische „**Feedback-Signale**“ moduliert werden (s. Abb. 1). Dabei interagieren auf jeder Prozessierungsstufe „Feedforward-Module“ mit „Feedback-Modulen“. Feedforward-Module übermitteln Information direkt an die nächst höhere Prozessierungsebene, während Feedback-Module die eingehende und ausgehende Information einer Prozessierungsebene kombinieren und modulierend auf die Aktivierung der signalübertragenden Feedforward-Neurone und damit auf den gesamten Informationsfluss einwirken. Dieses Prinzip einer auf lokaler Ebene kreisenden

1.1 Visuelle Informationsverarbeitung — vom Abbild zum Perzept

Informationsverarbeitung konnte im primären visuellen Kortex von Menschenaffen nachgewiesen werden (Callaway 1998).

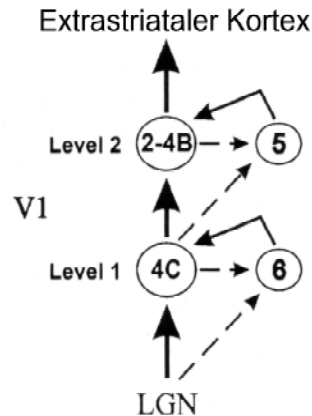


Abb. 1: Modell der Informationsverarbeitung vom Corpus geniculatum laterale (LGN) über den primären visuellen Kortex (V1) zu extrastriären Arealen (Extrastriärer Kortex), basierend auf funktionellen und anatomischen Beziehungen der Zellschichten im primären visuellen Kortex (V1) bei Menschenaffen (modifiziert nach Callaway, 1998).

Andere Konzepte lösen sich von dieser überwiegend lokalen und statischen Betrachtungsweise. Basierend auf der Annahme, dass sich Neuronen funktionell zusammenschließen und in diesem dynamischen Verbindungsmuster eine spezifische neuronale Antwort bilden können (Sakurai 1996), wurde ein Modell selbstorganisierender **dynamisch aktivierter Netzwerke** entwickelt (s. Abb. 2). Das neuronale Korrelat eines visuellen Perzepts entspricht in diesem Modell einem spezifischen Zustand von verteilten, dynamisch interagierenden Neuronen (Mountcastle 1979; Mesulam 1990; Baars 1993; Heinze, Matzke et al. 1997). Kennzeichnend für dieses Modell der dynamischen Informationsverarbeitung ist eine multidirektionale funktionelle Gruppierung, das sog. „Binding“ von Neuronen, die verschiedene inhaltliche Teilaspekte repräsentiert. Das Prinzip dieser komplementären, dynamischen neuronalen Rekrutierung ermöglicht es, dass sich Neuronen zu unterschiedlichen Zeitpunkten an verschiedenen perzeptiven Repräsentationen beteiligen und bietet so ein hohes Maß an Flexibilität und Ökonomie. Eine ausreichende Anzahl multidirektionaler neuronaler Verknüpfungen ermöglicht so annähernd unbegrenzte funktionelle Kombinationsmöglichkeiten und daher auch Repräsentationen von bis dato „unbekannten“ Perzepten.

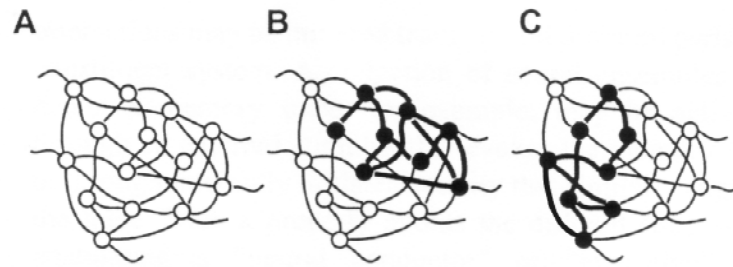


Abb. 2: (A) Multidirektional vernetzte Neuronenverbände. (B) Interaktions- und Aktivierungsmuster von Neuronen(verbänden) bei der Prozessierung eines bestimmten Informationsinhaltes. (C) Interaktions- und Aktivierungsmuster derselben Neuronen(verbände) bei der Prozessierung eines zu B verschiedenen Informationsinhaltes. Sowohl in B und C können zum Teil dieselben Neuronen(verbände) an der Verarbeitung verschiedener Inhalte beteiligt sein. Der Schlüssel dazu liegt im unterschiedlichen dynamischen Interaktionsmuster und nicht in der Aktivierung bestimmter spezialisierter Neuronenverbände (modifiziert nach Sakurai, 1996).

In diesem dynamischen Modell müssen zwei Voraussetzungen erfüllt sein (Braitenberg 1978; Edelman 1987):

1. Ein Selektionsmechanismus, der das dynamische „Binding“ von Neuronen in Abhängigkeit von der spezifischen Repräsentation ermöglicht.
2. Ein Markierungsmechanismus, der die Antworten dynamisch gruppierter Neuronen kennzeichnet und damit einer weiteren Prozessierung zugänglich macht.

Die eindeutige Selektion und Erkennung neuronaler Gruppierungen sind für die nachfolgende Informationsverarbeitung essenziell, da die inhaltliche Bedeutung der neuronalen Repräsentation modellbedingt nur aus dem **dynamischen Kontext** entsteht. Als geeigneter Mechanismus für dieses kontextabhängige Binding wird eine Synchronisation der neuronalen elektrischen Aktivität postuliert. Hinweise für die Existenz einer dynamischen Synchronisation von Neuronen in der visuellen Informationsverarbeitung liefern elektrophysiologische Untersuchungen an Tieren (Engel, Kreiter et al. 1991; König, Engel et al. 1995; Castelo-Branco, Neuenschwander et al. 1998). Dieser elektrische „Fingerabdruck“ ermöglicht eine eindeutige neuronale Repräsentation und schließt Fehl- bzw. Mehrdeutungen in der weiteren Prozessierung aus. Der Mechanismus einer Antwortselektion durch Synchronisation erlaubt in diesem Modell eine schnelle funktionelle Rekrutierung, was einerseits eine „inhaltliche Trennschärfe“ und andererseits eine schnelle „De-Novo-Repräsentation“ aufeinanderfolgender visueller Inhalte ermöglicht. Die geringe Latenzzeit einer synchronisierten neuronalen Signalübertragung gewährleistet des Weiteren

1.1 Visuelle Informationsverarbeitung — vom Abbild zum Perzept

eine „inhaltliche Konstanz“ auf verschiedenen Prozessierungsebenen (Abeles 1982; Softky 1994). Ein weiterer Vorteil der Synchronisation neuronaler Entladung liegt in der Beschleunigung der synaptischen Transmission und damit letztendlich der gesamten neuronalen Informationsverarbeitung (Singer 2001).

Ein anderer wichtiger Aspekt in der modellhaften Betrachtung von kognitiven Aspekten der visuellen Informationsverarbeitung ist die Tatsache, dass „Wahrnehmungserfahrungen“ zu Modifikationen der Strategien und Abläufe im Gehirn führen. Wir verbessern durch Training unbewusst unsere Fähigkeiten, Objekte oder Details der Umwelt zu identifizieren und feiner zu unterscheiden. Dieses **perzeptuelle Lernen** ist Ausdruck von neuraler Plastizität und muss in kognitiven Modellen berücksichtigt werden. Poggio entwickelte ein dreischichtiges Feedforward-Modell des perzeptuellen Lernens, dessen Performanceverbesserung durch Training in Computersimulationen und experimentell gezeigt werden konnte (Poggio, Fahle et al. 1992). Bisher beinhalten die entwickelten Lernalgorithmen in Feedforward-Modellen ein sog. „Feedback-Teaching-Signal“. Ein solches Signal ist laut einiger Autoren zwar keine Voraussetzung für das perzeptuelle Lernen, jedoch eine Bedingung, die Lernprozesse beschleunigen kann (Seung, Sompolinsky et al. 1992; Herzog und Fahle 1997). Andere Erkenntnisse wiederum weisen darauf hin, dass perzeptuelles Lernen eher auf Training und nicht auf Feedback-Mechanismen beruht (Tsodyks und Gilbert 2004). Erklärungsversuche mit dynamischen Netzwerken (Adini, Sagi et al. 2002) und durch Verbindung beider Modelle (Zhaoping, Herzog et al. 2003) erfassen perzeptuelles Lernen bisher lediglich unvollständig und erweisen sich als zu spezifisch, um das Phänomen ganzheitlich zu erklären. Es bestehen Hinweise auf weitere Effekte durch Aufmerksamkeit, Erwartungshaltung und Belohnung, welche durch noch ungeklärte Mechanismen Einfluss auf perzeptuelle Lernprozesse nehmen und in zukünftigen Modellen berücksichtigt werden müssen.

1.1.2 Prozessierung zeitlicher Information

Als einer der ersten Neurophysiologen thematisierte Karl Lashley die Frage, wie neurale Mechanismen zeitlich ausgedehnte sensorische Information integrieren (Lashley 1960 [1951]). Denn ohne das Verständnis wie Dauer, Intervall und zeitliche Reihenfolge visueller Ereignisse prozessiert werden, erscheint es kaum möglich, die sensorische Informationsverarbeitung komplexer „Real-World-Stimuli“ in unserem Gehirn zu

verstehen. Die zeitlichen Anforderungen an das neurale System umfassen das Spektrum weniger Mikrosekunden beim räumlichen Hören (Carr 1993) bis hin zu mehreren Stunden im Rahmen circadianer Rhythmen (King und Takahashi 2000). Grundsätzlich beruhen alle Prozesse sensorischer Informationsverarbeitung auf räumlich-zeitlichen Mustern von Aktionspotentialen, wobei ein Unterschied zwischen zeitlicher Kodierung und zeitlicher Prozessierung (oder Generation und Interpretation von Zeit) getroffen werden muss. Zeitliche Prozessierung bezieht sich auf die Dekodierung der zeitlichen Muster von Aktionspotentialen, beispielsweise hinsichtlich der Rhythmik eines akustischen Stimulus, also auf den zeitlichen Informationsgehalt.

Visuelle Stimuli, wie zum Beispiel stroboskopisch präsentierte alternierende Buchstaben, können asynchrone Muster von Aktionspotentialen generieren, d.h. auch „räumliche Inhalte“ können durch eine zeitliche Abfolge kodiert werden. Diese zeitliche Kodierung räumlicher Information scheint auf unterer Ebene der sensorischen Informationsverarbeitung stattzufinden. So konnte Mechler zeigen, dass signifikante Information zum Kontrast von transienten Stimuli über die Entladungsraten von Neuronen des primären visuellen Kortex kodiert wird (Mechler, Victor et al. 1998).

Was die neurale Basis der Prozessierung von Zeit anbetrifft, werden unterschiedliche Mechanismen diskutiert. Konzepte, die auf einer „**inneren Uhr**“ basieren, postulieren die Existenz eines eigenständigen Oszillators mit konstanter Frequenz. Demnach wird der sensorische Input über einen neuronalen Integrationsmechanismus mit der inneren Uhr abgeglichen und damit die zeitliche Information des Inputsignals ausgewertet. Dabei müsste die Frequenz dieses Oszillators allerdings sehr hoch sein, um auch kleine Zeitintervalle zu diskriminieren, so dass die Existenz eines solchen Oszillators aus neurophysiologischer Sicht eher unwahrscheinlich erscheint.

Spektrale Modelle basieren auf der Annahme, dass ein zeitlich ausgedehnter Stimulus eine spezifische Abfolge und Anordnung der Aktivierung innerhalb einer neuronalen Population bewirkt. Der zeitliche Informationsgehalt des Stimulus wird demnach durch die Aktivierungsabfolge und das Aktivierungsmuster verschiedener Untergruppen kodiert. Diese Hypothese findet jedoch in den bisherigen Untersuchungen von Neuronen(verbänden) keine hinreichende Entsprechung. Ansätze, die aus **dynamischen Netzwerkmodellen** resultieren, postulieren eine Prozessierung zeitlicher Information durch ein entsprechendes dynamisches Binding-Muster.

1.1 Visuelle Informationsverarbeitung — vom Abbild zum Perzept

Die beiden erstgenannten Modelle repräsentieren sog. „Top-down-Ansätze“, entweder durch Implementierung eines unabhängigen Zeitmessers oder durch auf die Detektion von zeitlichen Mustern spezialisierte Neuronen.

Dynamische Netzwerkmodelle beruhen auf einem sog. „Bottom-up-Ansatz“. Dieser geht nicht von einem „Built-in-Modul“ für die zeitliche Prozessierung aus, sondern nimmt die zeitliche Prozessierung als systemische Eigenschaft an, welche erst in der stimulusabhängigen, dynamischen Interaktion von Neuronen entsteht. Die zeitliche Information ist quasi im Binding-Muster der dynamischen Zustände kortikaler Netzwerke „gespeichert“ (Buonomano 2000; Maass, Natschlagler et al. 2002). Folgen Stimuli aufeinander, treffen sie, zeitlich abhängig vom transienten dynamischen „Eindruck“ des vorausgegangenen Stimulus, auf unterschiedliche Aktivierungszustände der beteiligten dynamischen Netzwerke. Das Modell ermöglicht so, dass z.B. visuelle Reize, bei unterschiedlicher zeitlicher Präsentation, verschiedene Netzwerkzustände bewirken und auf diese Weise Information über das Intervall und die Dauer des Auftretens kodiert wird (Stratford, Tarczy-Hornoch et al. 1996; Buonomano und Merzenich 1998).

Die Funktion des Kleinhirns als „Koprozessor“ für die zeitliche Koordination und motorische Feinabstimmung ist bekannt (Mauk und Donegan 1997; Medina und Mauk 2000). Ob das Kleinhirn auch an der zeitlichen Prozessierung sensorischer Information beteiligt ist, kann nach heutigem Wissensstand nicht beantwortet werden. Auch wenn letztlich nicht geklärt ist, ob räumliche und zeitliche Informationen getrennt verarbeitet werden, vertreten einige Autoren die Ansicht, dass zeitliche und räumliche Information grundsätzlich zusammen und untrennbar voneinander in denselben neuronalen Netzwerken prozessiert werden. Nach ihrer Auffassung ist die zeitliche Informationsverarbeitung das Ergebnis von Zustandsänderungen dynamischer Netzwerke und basiert nicht auf einem zentralen Zeitgeber oder einem zeitlich spezialisierten neuronalen Mechanismus (Mauk und Buonomano 2004).

1.1.3 Plastizität, Konnektivität und Integration

Trotz moderner Untersuchungsverfahren, wie die funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRT), Positronen-Emissions-Tomographie (PET) und Magnetenzephalographie (MEG), gelingt bisher der Brückenschlag zwischen theoretischen Modellen informationsverarbeitender Prozesse und der Neurophysiologie und -anatomie

des menschlichen Gehirns nur eingeschränkt. Ein möglicher Grund liegt in der eng auf das jeweilig untersuchte Paradigma fokussierten und in der Regel „modularen“ Interpretation von Daten. So könnte die mangelnde Übereinstimmung postulierter „kognitiver Module“ von zahlreichen bildgebenden Studien nicht nur das Resultat eines unterschiedlichen experimentellen Designs sein, sondern grundsätzlich verschiedene Eigenschaften neuraler Netzwerke widerspiegeln (Poeppel 1996). Seit dem 20. Jahrhundert kritisieren Autoren, dass ein anderes Verständnis der funktionellen Organisation des Gehirns entstünde, wenn der zugrundeliegenden Physiologie mehr Beachtung geschenkt würde, anstelle der bildgebenden und damit letztlich rein topographischen Klassifizierung kognitiver Prozesse (Bethe 1931). Es besteht das methodische Problem, dass Ergebnisse bildgebender Verfahren zunächst keine Schlussfolgerung auf die funktionelle Bedeutung der entsprechenden Aktivierung zulassen, sondern lediglich eine strukturelle Beteiligung aufzeigen. Sie geben also lediglich ein Abbild der an einem bestimmten Zustand beteiligten Gehirnareale wider. In Verbindung mit elektrophysiologischen Untersuchungen, welche zwar die funktionellen Interaktionen zwischen Neuronen besser erfassen, jedoch nur eine detailhafte Beobachtung ermöglichen, öffnen sich neue Wege zum Verständnis dieser Vorgänge. Um einer physiologischen Betrachtungsweise informationsverarbeitender Prozesse gerecht zu werden, müssen drei grundlegende Eigenschaften unseres Gehirns berücksichtigt werden, die neuronale Plastizität, Konnektivität und Integration.

Die neurale **Plastizität** ist eine ubiquitäre Eigenschaft des Nervensystems (Wolpaw 1997). Sie zeigt sich nicht nur im Potential der Reorganisation nach peripherer und zentraler neuraler Schädigung (Hubel und Wiesel 1965) sowie beim Lernen durch Training (Karni 1995; Karni, Meyer et al. 1995), sondern auch in der kontextabhängigen Antwortvariabilität auf neuronaler Ebene. So konnten neurophysiologische Untersuchungen zeigen, dass die Antworten von Neuronen des auditiven Kortex auf Töne besonders stark ausfielen, wenn der Stimulus eine besondere „inhaltliche Bedeutung“ bekam (Weinberger und Diamond 1987). Diese funktionelle Plastizität wird auch in anderen sensorischen und motorischen Strukturen des Gehirns beobachtet (Watanabe 1992; Donoghue und Sanes 1994), wobei eine Änderung der neuronalen Antwort schon nach wenigen Stimuluspräsentationen auftreten kann (Edeline, Pham et al. 1993).

Dem überwiegenden Teil der Großhirnrinde werden inzwischen eine oder mehrere anatomisch umschriebene, mehr oder weniger spezialisierte „Funktionen“ zugewiesen (Mountcastle 1998). Spezifische Teilfunktionen wurden insbesondere im visuellen Kortex

untersucht, wo Areale identifiziert wurden, die in der Analyse bestimmter Teilaspekte visueller Information wie Form, Farbe oder Bewegung spezialisiert scheinen. Diese Areale sind wiederum subspezialisiert auf die Prozessierung elementarer Eigenschaften wie beispielsweise Kontrast, Anordnung, Ausrichtung oder Bewegungsrichtung von visuellen Mustern.

Die offensichtlich fundamentale Eigenschaft einer funktionellen Segregation wirft jedoch ein Verständnisproblem auf. Einerseits können mehrere komplementäre Eigenschaften einen eigenständig wahrgenommenen kohärenten Gegenstand repräsentieren, andererseits können sie differenzierbare Komponenten einer visuellen Szene darstellen. Dieses visuelle „Binding-Problem“ (Treisman 1996) betrifft die einfache Wahrnehmung der Form eines Gegenstands, das selektive Erkennen einer zwei- oder dreidimensionalen „Figur“ in einem komplexen visuellen Szenario, oder die veränderliche Ansicht eines bewegten Objekts. Um diesen Dualismus von funktioneller Segregation und Integration zu verstehen, ist es notwendig, die Interaktionsmöglichkeiten der beteiligten Neuronen, d.h. die neuronalen Verbindungen, eingehender zu betrachten. Neuronen sind auf schnelle Signalübertragung spezialisiert und sowohl lokal als auch auf „Distanz“ untereinander verbunden. Im Spektrum zwischen kompletter Verbindung und kompletter Unabhängigkeit nehmen die Neuronen dabei eine Zwischenstellung ein. Diese **Semikonnektivität** spiegelt sich in tangentialen und horizontalen Verbindungen („long range intrinsic connections“) neuronaler Gruppierungen innerhalb funktionell spezialisierter Areale wider, die untereinander eine dichte Verflechtung, das sog. „dense patchy network“, aufweisen (Gilbert und Wiesel 1989). Die überwiegend reziproken, maschenartigen Verbindungen von Neuronenverbänden verschiedener kortikaler Areale sind dahingegen geringer ausgeprägt (Scannell, Blakemore et al. 1995; Scannell, Burns et al. 1999). Schätzungen im visuellen System von Primaten gehen davon aus, dass ca. 30-40 % aller theoretisch möglichen neuronalen Verbindungen zwischen verschiedenen kortikalen Arealen ausgebildet sind (Felleman und Van Essen 1991). In Computersimulationen konnte ein Vorteil dieser „sparsamen Interkonnektivität“ im Sinne einer höheren Flexibilität der neuronalen Antwortmöglichkeiten nachgewiesen werden, als dies bei einer kompletten Vernetzung erreicht werden könnte (Tononi, Sporns et al. 1994; Tononi, Sporns et al. 1999). Die reziproken Verbindungen bilden das strukturelle Substrat von sog. „Reentry-Loops“, welche eine dynamische Interaktion von Neuronenpopulationen innerhalb und zwischen kortikalen Arealen ermöglichen (Edelman 1978).

Die Bedeutung intakter reziproker Verbindungen für eine kontextuelle Interaktion und Integration von Information im cerebralen Kortex zeigen tierexperimentelle Untersuchungen an Katzen nach Callosotomie, welche eine Aufhebung der die Hemisphären übergreifenden kontextuellen neuronalen Interaktion bewirkte (Engel, König et al. 1991). Hinweise für eine „**funktionelle Aggregation**“ und „**kontextuelle Integration**“ verschiedener Areale des Gehirns wurden durch neurophysiologische Untersuchungen gewonnen. So zeigen beispielsweise elektrophysiologische Untersuchungen am primären visuellen Kortex von Katzen eine Synchronisation der elektrischen Aktivität von orientierungsselektiven Neuronen sich nicht überlappender rezeptiver Felder von kohärent bewegten Objekten. Bei inkohärenten Stimuli kam es dagegen zu keiner Synchronisation der entsprechenden rezeptiven Felder (Eckhorn, Bauer et al. 1988). Untersuchungen der Gesichtserkennung bei Affen konnten zeigen, dass verschiedene Neuronenpopulationen, die unterschiedliche Gesichtsmerkmale oder auch abstrakte Eigenschaften wie z.B. die Bekanntheit eines Gesichts kodieren, nicht nur kontextuell interagieren, sondern dadurch auch die Sensitivität von einzelnen Neuronen und Neuronengruppierungen erhöht ist (Young und Yamane 1992). Weitere Studien konnten ähnliche Interaktionen auch in anderen sensorischen (deCharms und Merzenich 1996) und motorischen (Donoghue, Sanes et al. 1998) Arealen nachweisen. Dabei scheint der Ausprägungsgrad der Synchronisation von Neuronen(verbänden) beeinflussbar durch subjektive Variablen wie Bewusstseinszustand, Aufmerksamkeit oder Erwartungshaltung (Vaadia, Haalman et al. 1995; Steinmetz, Roy et al. 2000). Die Variabilität und Überlappung der in mittlerweile zahlreichen funktionellen bildgebenden Untersuchungen beobachteten Aktivierungsmuster kognitiver Funktionen weisen darauf hin, dass der kontextabhängigen Interaktion verschiedener Gehirnareale eine Schlüsselfunktion bei der Prozessierung höherer kognitiver Inhalte zukommt (Friston 1998).

1.1.4 Neurale Korrelate visueller Informationsverarbeitung

Seit Henschen 1893 das primäre visuelle Areal des menschlichen Gehirns identifizierte, wurden über ein Dutzend weitere extrastriatal gelegene Kortex-Areale entdeckt, die eine Rolle in der visuellen Perzeption spielen (Glickstein 1988). Über Erkenntnisse durch akzidentielle Läsionen beim Menschen und ihre Auswirkungen in Form umschriebener perceptiver Ausfälle wie beispielsweise Achromatopsie, Akinetopsie oder Prosopagnosie

1.1 Visuelle Informationsverarbeitung — vom Abbild zum Perzept

und durch artifizielle Läsionen in Tierversuchen ist ein funktionelles „Mapping“ visueller kortikaler Areale entstanden.

Wichtigste subkortikale Umschaltstation retinaler Fasern (ca. 90 %) ist das Corpus geniculatum laterale (CGL) im Thalamus. Dort werden nicht nur visuelle Signale der Augen zu V1, sondern auch Afferenzen vom Kortex und Hirnstamm verschaltet. Es wird vermutet, dass der retinale Informationsstrom dadurch reguliert bzw. beeinflusst wird. Einige Autoren vertreten die Meinung, dass das CGL nicht wesentlich an der „visuellen Erfahrung“ beteiligt ist (Brindley und Lewin 1968; Dobbelle und Mladejovsky 1974). Neuronen in V1 und in sekundären visuellen Arealen V2 und V3 antworten überwiegend auf länglich konfigurierte Kontrastunterschiede einer bestimmten Orientierung, prozessieren also elementare Bestandteile visueller Inhalte. Dabei sind die Neuronen rezeptiver Felder in sog. Hyperkolumnen angeordnet. Diese setzen sich aus mehreren Augendominanzsäulen und Orientierungssäulen zusammen und decken das komplette Orientierungsspektrum von 360° ab (Hubel und Wiesel 1962; Bonhoeffer und Grinvald 1991).

Nach heutigem Wissen wird die in der primären Sehrinde repräsentierte visuelle Primärinformation in zwei wesentlichen Pfaden weiter prozessiert, dem „ventralen“ und dem „dorsalen“ Pfad (Goodale und Milner 1992). Der ventral temporal gelegene Pfad („what pathway“) über V4 zum unteren temporalen Kortex dient in erster Linie der Erkennung von Objekten, bzw. der Form-, Muster- oder Farbwahrnehmung. Über die Verarbeitung von Farbe besteht bisher kein Konsens. Längere Zeit wurde V4 bzw. V8 im Gyrus fusiformis für die **Farbverarbeitung** verantwortlich gemacht (Zeki 1980). Neuere Untersuchungen zeigen jedoch, dass visuelle Reizattribute wie Farbe und Form nicht parallel sondern gemeinsam schon in unteren Ebenen zusammen verarbeitet werden und in V4 eher vielfältige, die weitere Objekterkennung vorbereitende Verarbeitungsprozesse ablaufen (Desimone und Schein 1987; Gegenfurtner, Kiper et al. 1996). Im temporalen Kortex scheinen auf die **Objekterkennung und Kategorisierung** spezialisierte Areale zu liegen (Kreiman, Koch et al. 2000). So konnten im inferotemporalen Kortex (IT) Areale identifiziert werden, die mit dem Erkennen von beispielweise Händen oder Gesichtern korrelieren (Bruce, Desimone et al. 1981). Dabei scheinen diese Bereiche in erster Linie in der Gestaltbildung also dem Binding kohärenter Attribute zu einem inhaltlich eigenständigen Objekt beteiligt zu sein. Dies zeigt sich beispielsweise daran, dass unter bestimmten Umständen nur zwei Punkte und ein Strich ausreichen können, um in diesen

Arealen eine „gesichtsspezifische“ Antwortreaktion zu bewirken (Kobatake und Tanaka 1994).

Der dorsale Pfad („where pathway“) reicht vom mittleren Temporalkortex hMT+ (V5) und mittleren superioren Temporalkortex (MST) bis zum Parietalkortex und ist von besonderer Bedeutung für die **Positions- und Bewegungswahrnehmung**. Neuronen in hMT+/V5 und MST antworten selektiv auf echte oder scheinbare Bewegung von visuellen Reizen (Goebel, Khorrám-Sefat et al. 1998). Experimente an Affen konnten zeigen, dass durch Stimulation dieser Areale während eines Verhaltensexperimentes die Wahrnehmung der Bewegungsrichtung von Testmustern beeinflusst wurde (Salzman, Britten et al. 1990; DeAngelis, Cumming et al. 1998).

Die bewusste visuelle Wahrnehmung wird durch zahlreiche Faktoren wie das visuelle Gedächtnis, perzeptuelle Lernen, Aufmerksamkeit und Erwartungshaltung beeinflusst. So wurden beispielsweise MST/MT als Speicherort für bewegte Stimuli identifiziert (Bisley, Zaksas et al. 2001), Korrelate perzeptuellen Lernens in IT entdeckt (Sigala und Logothetis 2002) und eine signifikante Aktivierungsmodulation in hMT+ durch eine räumliche oder inhaltliche Aufmerksamkeitssteuerung beobachtet (Beauchamp, Cox et al. 1997). Obwohl mehrere Studien einen Einfluss dieser Faktoren belegen, sind die Mechanismen dieser Einflussnahme auf den visuellen Informationsverarbeitungsprozess weitestgehend unbekannt.

Auch wenn Neurowissenschaftler bemüht sind, das „Wie und Wo“ der informationsverarbeitenden Prozesse auf verschiedenen Ebenen zu beschreiben und zu erklären, stehen wir doch vor einem erkenntnistheoretischen Problem. Lassen sich komplexe informationsverarbeitende Prozesse über einen reduktionistischen Ansatz und eine bis auf das kleinste Teilelement zurückführende Kausalkette tatsächlich erklären? Oder zeigt sich vielmehr, dass diese Kapazität des Gehirns erst aus dem Zusammenwirken verschiedener Systembedingungen entsteht?

Dieses Emergenzproblem lässt sich bildlich darstellen, vergleicht man kognitive Prozesse mit einer Symphonie und das Gehirn mit einem Orchester. Dabei entsteht eine Symphonie aus dem Zusammenwirken verschiedener Instrumente, mit unterschiedlicher zeitlicher Wichtung, kontextueller Konnotation, Zusammensetzung und Beteiligung im Verlauf. Trotz der komplett und lückenlos nachvollziehbaren Beiträge der einzelnen Instrumente entsteht ein musikalischer Gesamteindruck, der sich nicht durch den Beitrag der einzelnen

1.1 Visuelle Informationsverarbeitung — vom Abbild zum Perzept

Instrumente erklären lässt. Nach bisherigem Erkenntnisstand gibt es offensichtlich keinen „neuronalen Dirigenten“ in unserem Gehirn. Die zeitliche und räumliche Struktur der Informationsverarbeitung resultiert aus einer selbstorganisierenden, dynamischen und kontextuellen Interaktionen zahlreicher Gehirnareale und wird von verschiedenen inneren und äußeren Faktoren gebildet und beeinflusst (Hebb 1949).

1.2 Ambigüose Wahrnehmung — ein Grenzphänomen

Schon seit Jahrhunderten beschäftigen sich Geistes-, Naturwissenschaftler und Künstler mit dem Phänomen mehrdeutiger Wahrnehmung, das besondere Einsichten in die Psychophysiologie der bewussten visuellen Wahrnehmung ermöglicht. Die mehrdeutige Perzeption eines konstanten visuellen Stimulus demonstriert auf eindrucksvolle Art und Weise die Variabilität und Subjektivität der Interpretationen unserer Umwelt. Die Faszination, die von der ambigüosen Wahrnehmung bestimmter visueller Objekte ausgeht, ist bis heute ungebrochen. Das Vehikel der „multistabilen Perzeption“ wird in der modernen Neurowissenschaft methodisch genutzt, um die physiologischen Grundlagen der visuellen Informationsverarbeitung zu untersuchen.

Das Spektrum ambigüöser Objekte erstreckt sich von einfachen und komplexen zwei (Hasson, Hendler et al. 2001; Andrews, Schluppeck et al. 2002) - (s. Abb. 3a) und dreidimensionalen (Necker 1832/1964; Bradley, Chang et al. 1998) Figuren (s. Abb. 3b) bis hin zu Objekten, die eine scheinbare ambigüose Bewegung induzieren (s. Abb. 3c).

Als Sonderfall bistabiler Wahrnehmung gilt die sog. binokulare Rivalität („binocular rivalry“), bei der beiden Augen simultan ein unterschiedlicher visueller Inhalt dargeboten wird aus dem eine alternierende Perzeption der beiden Bilder resultiert.

Abb. 3:

a)



Vase – Gesichter

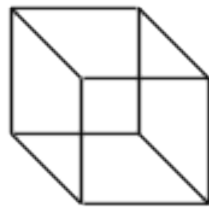


Saxophonspieler – Gesicht

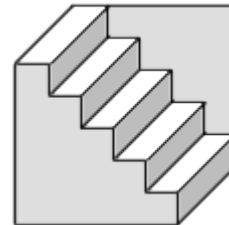


Junge Frau – Alte Frau

b)

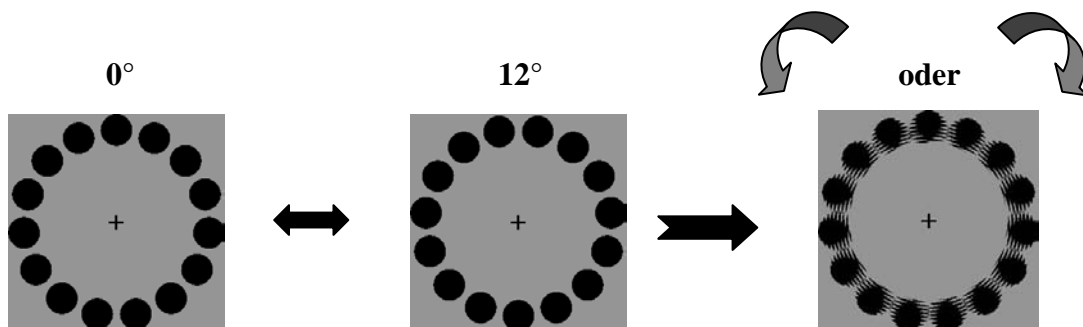


Necker Würfel



Schröder Treppe

c)



Die alternierende Präsentation von zwei um 12° rotationsversetzten Punktkreisbildern in geeigneter Frequenz induziert eine scheinbare, bistabile Drehbewegung (nach Wohlschläger, 2000)

1.2 Ambigüose Wahrnehmung — ein Grenzphänomen

1.2.1 Grundsätzliche Eigenschaften ambigüöser Wahrnehmung

Auch wenn die neuronalen Mechanismen der ambigüösen Wahrnehmung letztlich nicht geklärt sind, lassen sich drei besondere Eigenschaften der multistabilen Perzeption eines konstanten visuellen Stimulus festhalten:

1. Die **Exklusivität** der Perzeption. Diese zeigt sich darin, dass konkurrierende Perzepte nie gleichzeitig wahrgenommen werden können, d.h. zu einem Zeitpunkt nur ein mögliches Perzept ohne Mischinterpretationen.
2. Die **Unvermeidlichkeit** eines Perzeptwechsels.
3. Die stochastisch **nicht zufällige Perzeptdauer** mit einer asymmetrischen Häufigkeitsverteilung (De Marco, Penengo et al. 1977).

Die subjektive Erwartungshaltung, Kenntnis der möglichen Perzepte und „Erkennungserfahrung“ sind wesentlich für eine mehrdeutige Perzeption. Untersuchungen konnten zeigen, dass Probanden, denen die Information über die Ambiguität von betrachteten Objekten vorenthalten wurde oder die eine der Perzeptmöglichkeiten nicht kannten, dazu neigten, keinen oder einen zeitlich verzögerten Perzeptwechsel wahrzunehmen (Rock und Mitchener 1992).

Aufgrund dieser Eigenschaften und Voraussetzungen ambigüöser Wahrnehmung werden zwei neurale Mechanismen dieses Phänomens postuliert und kontrovers diskutiert. Die traditionelle Theorie basiert auf der Annahme einer sog. „**Bottom-up**“-**Initiierung** des Perzeptwechsels durch Sättigung oder Ermüdung eines aktiven Wahrnehmungsprozesses. Durch Konkurrenz von gleichzeitiger Aktivierung und Suppression alternativer neuronaler Stimulus-Repräsentationen kommt es zu einer ständigen Balanceverschiebung, welche in einem ständigen Wechsel des bestehenden und alternativen Perzepts resultiert. Der Perzeptwechsel würde demnach durch autonome Oszillationen auf frühen Ebenen der visuellen Informationsverarbeitung bewirkt (Attneave 1971). Die alternative Hypothese geht von einer „**Top-down**“-**Initiierung** des Perzeptwechsels aus. Diese Theorie postuliert, dass der Perzeptwechsel in übergeordneten visuellen und nicht visuellen Arealen durch Klassifizierung der visuellen Information und durch Abgleich „hypothetischer visueller Perzepte“ mit dem sensorischen Muster erfolgt. Höhere kognitive Areale führen so zu einer periodischen Auffrischung und Reorganisation des wahrgenommenen Perzepts, welche uns bei der alltäglichen Wahrnehmung von sich ständig ändernden Inhalten verborgen bleibt und erst im seltenen, in der Regel künstlichen Fall einer konstanten Präsentation eines

ambigüen Stimulus bewusst wird (Leopold und Logothetis 1999). Diese Hypothese wird unter anderem durch Läsionsstudien (Ricci und Blundo 1990) gestützt, die zeigen konnten, dass Patienten mit frontalen Hirnschädigungen stark in ihrer Fähigkeit eingeschränkt waren, zwischen verschiedenen Perzepten zu wechseln, im Gegensatz zu Patienten mit occipitalen Läsionen im Bereich des visuellen Systems, die im Vergleich zur gesunden Kontrollgruppe keinen Unterschied in der Perzeptwechselrate zeigten. In einer weiteren Untersuchung wird über eine Assoziation der Störungen von ambigüen Perzeptwechseln insbesondere mit rechtsfrontalen Läsionen berichtet (Meenan und Miller 1994).

1.2.2 Einflussfaktoren auf die ambigüe Wahrnehmung

Die Perzeptdauer bzw. Perzeptwechselrate bei multistabiler Wahrnehmung hängt von verschiedenen subjektiven und objektiven Faktoren ab. In Experimenten konnte die Möglichkeit einer willkürlichen subjektiven Steuerung der multistabilen Perzeption bestätigt werden (Rock, Hall et al. 1994). Die selektive visuelle Aufmerksamkeit (Desimone und Duncan 1995) und Stimmungslage (Pettigrew und Miller 1998) können die Perzeptwechselrate ebenfalls beeinflussen. Ob Intelligenz einen Einfluss auf die multistabile Perzeption hat ist umstritten (Hodges und Fox 1965). Training und Lernprozesse stellen dagegen weitere behaviorale Einflussfaktoren dar. Durch Übung konnte im Verlauf von wenigen Tagen eine Erhöhung der Perzeptwechselrate bis auf den 8-fachen Ursprungswert beobachtet werden, die auch nach längerer Übungspause persistierte (Lack 1970). Pharmakologische Einflüsse auf die Perzeptsteuerung sind ebenfalls bekannt. Als objektive Einflussfaktoren wurden einfache Stimuluseigenschaften wie Kontrast und Helligkeit (Anstis und Mather 1985), aber auch komplexe Objekteigenschaften wie die Symmetrie und der räumliche Bezug der Objektelemente zueinander oder der Wiedererkennungswert identifiziert (Peterson und Gibson 1994).

Zusammenfassend offenbart das Phänomen der ambigüen Wahrnehmung einen bisher ungeklärten Mechanismus der periodischen Reinterpretation sensorischer Information. Auch wenn kein hinreichender Beweis dafür vorliegt, dass die subjektiv eindeutige Wahrnehmung unserer Umwelt demselben Aktualisierungsmechanismus unterliegt, besteht Grund zur Annahme, dass das Prinzip einer periodischen Perzeptgeneration eine fundamentale Eigenschaft der visuellen Informationsverarbeitung darstellt.

1.3 Entwicklung eines Paradigmas zur Untersuchung der Integration von visueller Information zu einem zeitlich ausgedehnten Perzept

Ziel der vorliegenden Arbeit ist die Entwicklung, Validierung und funktionelle-kernspintomographische Untersuchung eines geeigneten visuellen Paradigmas, das die Möglichkeit bietet, den spontanen Wechsel ambigüser visueller Perzepte und damit den zugrundeliegenden Mechanismus der zeitlichen Integration von kontinuierlicher visueller Information zu untersuchen. Um die zeitliche Komponente der Integration visueller Information zu untersuchen, sollten bis auf die Zielvariable möglichst alle Bedingungen identisch oder balanciert sein. Unterschiede sollten sich lediglich auf „zeitliche“ Aspekte des Stimulusmaterials beziehen, jedoch möglichst keinen Einfluss auf den Inhalt des wahrgenommenen Perzepts haben.

Ein geeignetes visuelles Paradigma sollte demnach folgende Voraussetzungen erfüllen:

1. Die unterschiedlichen Bedingungen müssen intraindividuell zu einem subjektiv identischen Perzept führen.
2. Die subjektive Wahrnehmung muss interindividuell vergleichbar sein

Erst die Einhaltung dieser Voraussetzungen ermöglicht es, Aktivierungsunterschiede in der funktionellen Bildgebung auf die zu untersuchende zeitliche Komponente der Informationsverarbeitung zurückzuführen und nicht auf eine evtl. Änderung des perzeptuellen Inhalts oder andere aufgabenspezifische sekundäre Effekte.

1.3.1 Ambigüose scheinbare Bewegung

Im Jahr 1912 beschrieb Wertheimer (Sarris 1989) das der Kinematographie zugrundeliegende visuelle Phänomen, dass statische Objekte in unterschiedlichen Bildpositionen durch Präsentation in schneller Abfolge als scheinbar bewegte Objekte wahrgenommen werden („spinning wheel illusion“). In Anlehnung daran konnte Wohlschläger (Wohlschläger 2000) zeigen, dass sich durch eine alternierende Präsentation von „Punktkreisbildern“ mit geeigneter Frequenz die Wahrnehmung eines drehenden Kreises („ambiguous apparent motion“) induzieren lässt, der sich entweder in die eine oder andere Richtung dreht (s. Abb. 3c).

Gegenüber klassischen statischen ambigüen Objekten weist die Anwendung von ambigüer scheinbarer Bewegung für die Untersuchung der zeitlichen Komponente der visuellen Informationsverarbeitung mehrere Vorteile auf. Es resultieren zwei eindeutig verschiedene und gut diskriminierbare Perzepte, welche jedoch bis auf die Drehrichtung absolut identisch sind und sich in keinen sensorischen oder semantischen Aspekten unterscheiden. Ein weiterer Vorteil des Paradigmas gegenüber komplexeren Stimuli liegt in einem extrem eingeschränkten semantischen Interpretationsspielraum, welcher mögliche Einflüsse durch eine Neuinterpretation oder ungewollte Konnotationen des Inhalts oder Verschiebung der Aufmerksamkeit minimiert. Des Weiteren lässt sich der subjektive Perzeptwechsel klar abgrenzen, so dass keine übermäßige intra- oder interindividuelle Variabilität der Antwortlatenz zu erwarten ist. Darüber hinaus wurden bereits mehrere fMRT-Untersuchungen der Verarbeitung von scheinbarer Bewegung durchgeführt. Sie zeigen übereinstimmend eine signifikante Aktivierung in bewegungssensitiven Arealen (hMT+/V5, human motion complex), die der Aktivierung bei der Wahrnehmung realer Bewegung entspricht (Muckli, Kriegeskorte et al. 2002). Dabei haben sich bisherige Untersuchungen im Wesentlichen auf die Bewegungswahrnehmung konzentriert, wohingegen der Mechanismus der zeitlichen Integration der diskreten Information zu einem kohärenten Perzept kaum untersucht wurde.

1.3.2 Manipulation der ambigüen Perzeption — spontan generierter vs. extern getriggert Perzeptwechsel

Verhaltensexperimentelle Voruntersuchungen wiesen darauf hin, dass die Perzeptwechselrate von der wahrgenommenen Drehgeschwindigkeit der scheinbaren Kreisbewegung abhängt. Diese Beobachtung führte zu der Hypothese, dass durch eine Manipulation in Form einer für den Probanden nicht bewusst wahrnehmbaren Irregularität der Stimuluspräsentation ein subjektiver Perzeptwechsel ausgelöst werden kann. Wenn es also gelänge, den Perzeptwechsel auf diese Weise kontrolliert auszulösen wären die o.g. Bedingungen für eine bildgebende Untersuchung des zugrundeliegenden Mechanismus erfüllt (s. Abb. 4).

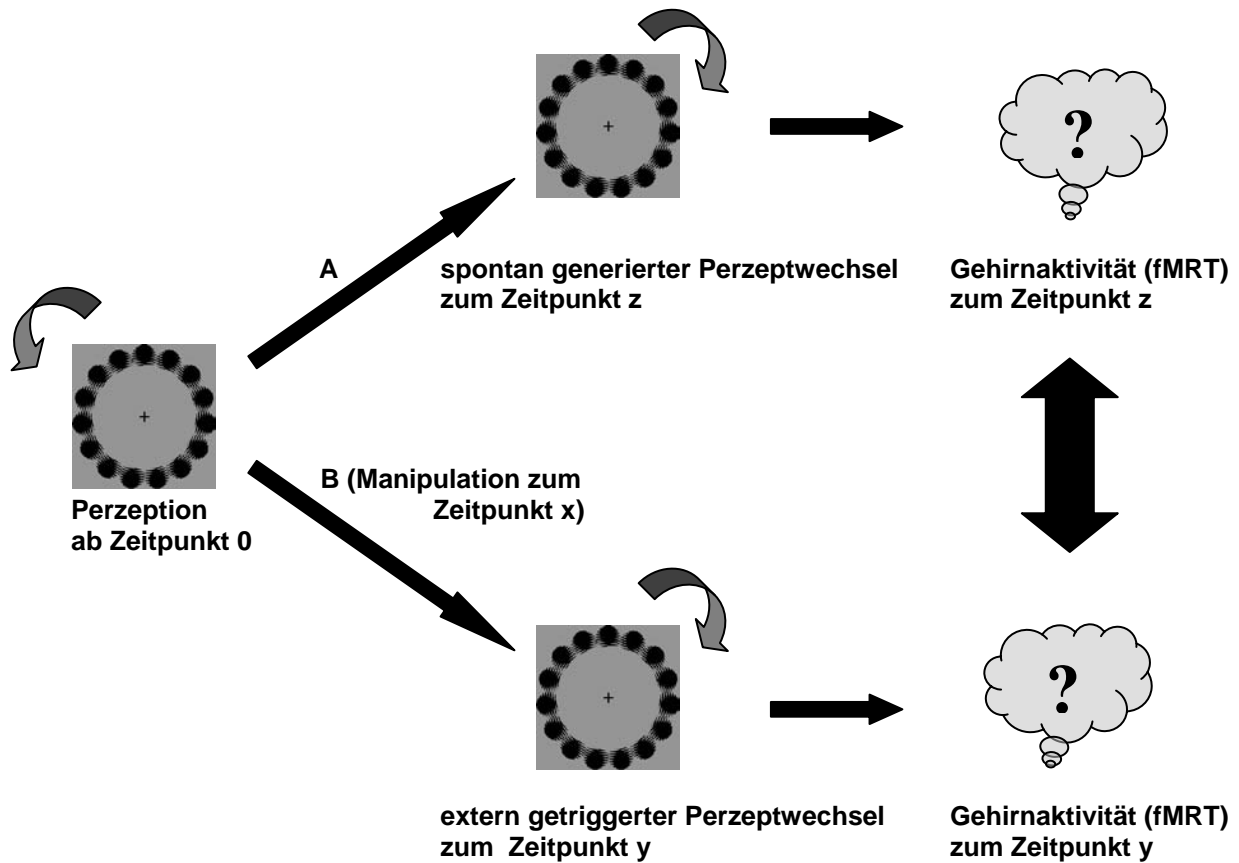


Abb. 4: Schema eines Paradigmas zur Untersuchung der zeitlichen Integration visueller Information und daraus resultierender Perzeptwechsel anhand der Wahrnehmung ambigüöser scheinbarer Bewegung (die initial linksdrehende scheinbare Kreisbewegung im Beispiel dient zur Veranschaulichung). Der Vergleich des spontan generierten (A) und extern getriggerten (B) Perzeptwechsels mit funktioneller Bildgebung (fMRT) ermöglicht Rückschlüsse über den zugrundeliegenden Mechanismus.

2 Material und Methoden

2.1 Versuchspersonen

Am Verhaltensexperiment nahmen 27 (9 w, 18 m) Probanden (Durchschnittsalter 27, 20 bis 36 Jahre), an der fMRT Studie nahmen 20 männliche Probanden (Durchschnittsalter 25, 20 bis 29 Jahre) aus dem akademischen Umfeld teil. Alle Probanden waren rechtshändig, normalsichtig und ohne zentral wirksame Medikation. In einem standardisierten Interview wurde eine aktuelle oder vorbestehende neurologische oder psychiatrische Störung anamnestisch ausgeschlossen. Die Probanden wurden nach den Richtlinien der Ethikkommission der TU München und in Übereinstimmung mit der Deklaration von Helsinki in einem standardisierten Aufklärungsbogen über die Teilnahme an der fMRT Studie aufgeklärt.

2.2 Versuchsaufbau und Procedere

2.2.1 Verhaltensexperiment

Der visuelle Stimulus bestand aus zwei 12° rotationsversetzten Kreisbildern, im Folgenden „Frames“ genannt, die in unterschiedlichen Frequenzen alternierend präsentiert wurden. Ein Frame bestand aus jeweils 15 schwarzen, kreisförmig angeordneten Punkten auf hellgrauem Hintergrund und einem zentriertem Fixationskreuz (s. Anhang). Die Stimuluspräsentation erfolgte in einem standardisierten Ablauf auf einem LCD-Bildschirm (Presentation Vers.9.2001.28.05, Neurobehavioral Systems; Sony Vaio®; Augen-Bildschirm-Abstand, 0,6 m). Die Aufzeichnung der Probandenantwort erfolgte per Mausklick mit dem rechten Zeigefinger.

Das Verhaltensexperiment bestand aus drei Durchgängen, die jeweils in eine unterschiedliche Anzahl von Blöcken unterteilt waren und sich in den zeitlichen Eigenschaften des Stimulus (Stimulusfrequenz, Dauer des manipulierten Frames) unterschieden. Zwischen den Durchgängen und Blöcken erfolgte eine standardisierte Pause von 3 min. bzw. 1 min. zur Erholung der Probanden. Jeder Block bestand aus einer festgelegten Anzahl von Stimulus-Episoden, im Folgenden „Trials“ genannt. Zwischen den einzelnen Trials erfolgten Pausen einer randomisierten Dauer von 1-2 s (s. Abb. 5).

In der Versuchsbedingung des extern getriggerten Perzeptwechsels wurde ein sog. „Switch“ implementiert, um einen Perzeptwechsel auszulösen. Dabei wurde ein einzelnes Frame +50 % bzw. +100 % länger präsentiert. Die Manipulation erfolgte randomisiert im Zeitraum zwischen 1-2 s nach Stimulusbeginn, um einerseits einer Erwartungshaltung der Probanden entgegen zu wirken und andererseits eine Überlappung mit den spontanen Perzeptwechseln zu vermeiden, welche nach den Ergebnissen einer Voruntersuchung nach ca. 3 s erfolgten.

In der Versuchsbedingung des spontan generierten Perzeptwechsels erfolgte keinerlei Manipulation des Stimulusmaterials, also ein regelmäßiger Wechsel der einzelnen Frames. Zielparameter der Untersuchungen war die Dauer bis zum Perzeptwechsel. Die Antwort des Probanden erfolgte auf den ersten wahrgenommenen Perzeptwechsel und führte zum programmierten Abbruch des laufenden Trials. Der im Versuch gemessene Zeitraum vom Stimulusbeginn bis zum Tastendruck wich aufgrund der Antwortlatenz von der tatsächlichen subjektiven Perzeptdauer ab. Diese Abweichung konnte aus methodischen Gründen nicht näher bestimmt werden, da keine objektive Messung des subjektiven Perzeptwechsels möglich war. In einem vergleichbar einfachen visuellen Entscheidungstask (Thorpe, Fize et al. 1996) lag die rein visuomotorische Reaktionszeit in einem Bereich von 382 ms bis 567 ms (Median = 445 ms).

Das unvorhersagbare Auftreten der Bedingungen und der Manipulation sowie die variable Trial- und Pausenlänge sollten ein Absinken der Aufmerksamkeit während der Durchführung des Experiments verhindern und eine Beeinflussung der Ergebnisse durch Gewöhnung oder Erwartungshaltung minimieren. Das zentrierte Kreuz in der Mitte des Kreises diente als Fixationshilfe und sollte eine Beeinflussung des Perzeptwechsels durch Augenbewegungen verhindern.

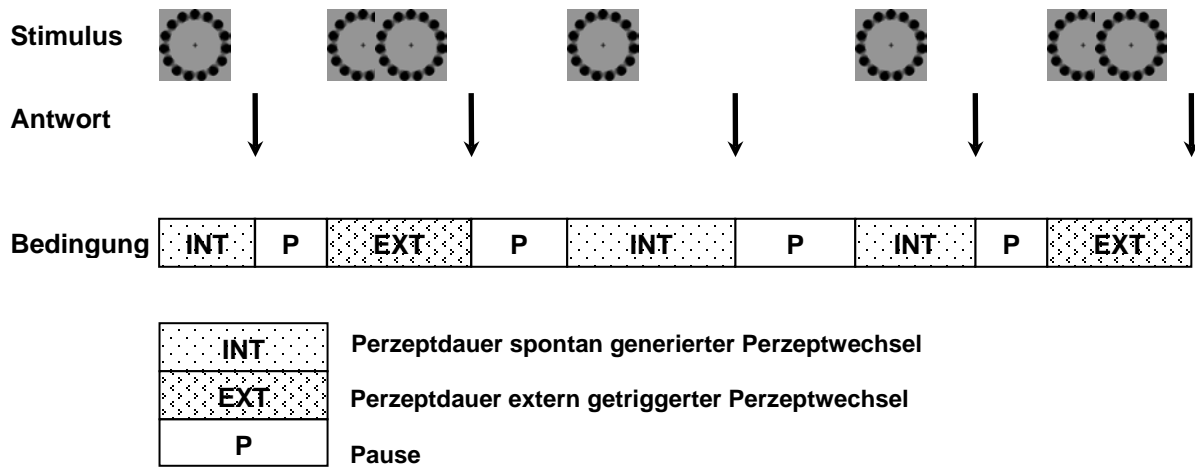
Die Probanden wurden vor Beginn des Verhaltensexperiments durch einen standardisierten Informationsbogen über den Versuchsablauf informiert. Dabei wurden sie nur über die beiden möglichen Drehrichtungen und einen auftretenden Drehrichtungswechsel der „rotierenden“ Kreise unterrichtet. Die Versuchsteilnehmer wurden nicht über den scheinbaren Charakter der Bewegung, die Zweideutigkeit des Perzepts und das Vorkommen einer manipulierten Bedingung aufgeklärt. Vor Beginn der eigentlichen Messung wurden die Probanden in einer kurzen Versuchseinführung (Intro) à 15 Trials mit der Versuchsumgebung vertraut gemacht.

2.2 Versuchsaufbau und Procedere

Versuchsablauf des Verhaltensexperiments (Dauer ca. 45 min.):

- 1. Durchgang:** Untersuchung der Beziehung zwischen Stimulusfrequenz, d.h. der wahrgenommenen scheinbaren Rotationsgeschwindigkeit, und der spontanen Perzeptdauer bzw. Perzeptwechselrate
- Variablen:* Stimulusfrequenz: 7,5 Hz; 6,0 Hz; 5,0 Hz
(Frame-Dauer: 133 ms, 167 ms, 200 ms)
- Ablauf:* 3 Blöcke à 10 Trials pro Variable in randomisierter Folge
Insgesamt 90 Trials pro Proband
-
- 2. Durchgang:** Untersuchung des Effekts der externen Manipulation auf den Perzeptwechsel
- Variablen:* Dauer des Switchframes in ms (%) bei verschiedenen Frequenzen:
67 ms (+ 50 %), 133 ms (+ 100 %) bei 7,5 Hz
84 ms (+ 50 %), 167 ms (+ 100 %) bei 6,0 Hz
100 ms (+ 50 %), 200 ms (+ 100 %) bei 5,0 Hz
- Ablauf:* 3 Blöcke à 30 Trials, jeweils 15 Trials mit Switch + 50 % und 15 Trials mit Switch + 100 % pro Frequenz in randomisierter Folge
Insgesamt 90 Trials pro Proband
-
- 3. Durchgang:** Untersuchung der Perzeptdauer bzw. der Perzeptwechselrate im zeitlichen Verlauf des Verhaltensexperiments bei einer Stimulusfrequenz 6,0 Hz
- Variablen:* Spontan generierter Perzeptwechsel
Extern getriggert Perzeptwechsel (Switch-Dauer 167 ms)
- Ablauf:* 30 Trials pro Variable in randomisierter Folge
Insgesamt 60 Trials pro Proband

Abb. 5: Versuchsablauf am Beispiel des 3. Durchgangs



2.2.2 Funktionelle MRT-Untersuchung

2.2.2.1 Physikalische Grundlagen fMRT

Der Kernspin bezeichnet die Eigenschaft von Protonen, in Atomen mit ungeraden Kernladungszahlen auf einer Präzessionsachse zu rotieren und über einen entsprechenden Eigendrehimpuls ein magnetisches Dipolmoment aufzubauen. Da der menschliche Körper zum Grossteil aus Wasser besteht (ca. 60-80 %) eignet sich die Messung des Eigendrehimpulses von Wasserstoffprotonen in besonderem Maße für die Untersuchung lebender Gewebe. In „unangeregtem Zustand“ hebt sich dessen magnetisches Dipolmoment aufgrund der zufälligen räumlichen Verteilung der Schwingungsrichtungen der Protonen auf. Durch Einwirkung eines starken Magnetfeldes richten sich die Spinachsen der rotierenden Protonen aufgrund ihrer Dipoleigenschaft parallel und antiparallel entlang der Magnetfeldlinien aus. Dabei stellt die parallele Achsenausrichtung der „angeregten“ Protonen den energetisch günstigeren Zustand dar. Durch diesen leichten Überschuss resultiert ein magnetischer Summenvektor, der letztlich das Substrat der elektromagnetischen Kernspinmessungen bildet. Die Präzessionsfrequenz der Protonen korreliert mit der Stärke des angelegten Magnetfeldes und damit nicht nur mit dem Energiezustand der angeregten Protone, sondern auch mit der Energie der Photonen, die emittiert werden, wenn ein Proton wieder auf ein niedriges Energieniveau zurück schwingt. Dieser Zusammenhang wird genutzt, um den räumlichen Ursprung des empfangenen

2.2 Versuchsaufbau und Procedere

elektromagnetischen Signals zu rekonstruieren. Indem verschiedene magnetische Gradienten durch ein Gewebe gelegt werden, schwingen die Protonen der einzelnen Schichten in unterschiedlichen Frequenzen, so dass sich das empfangene Signal über seine Frequenz einer Schicht zuordnen lässt.

Beim Messvorgang wird, nachdem sich die Protonen im äußeren Magnetfeld ausgerichtet haben, ein kurzer Hochfrequenzimpuls der entsprechenden Resonanzfrequenz eingestrahlt, welcher die Protonen um einen bestimmten Winkel (in der Regel 90°) kippt und synchronisiert, so dass alle Protonen in Phase rotieren und einen magnetischen Dipol erzeugen. Dadurch kommt es zu einer Abnahme der Longitudinal-Magnetisierung und Zunahme der Quermagnetisierung. Nach Abschalten des Impulses kehren die Protonen auf ihr ursprüngliches „paralleles“ Aktivierungsniveau zurück, was in einer Wiederzunahme des longitudinalen Vektors resultiert. Diese Wiederzunahme des längsgerichteten Summenvektors wird als **longitudinale Relaxation** bezeichnet und folgt einer exponentiellen Kurve mit der gewebeabhängigen Zeitkonstante T1. Die longitudinale Relaxation beruht auf der Wechselwirkung zwischen den Protonen und der empfangenden Spule und wird daher auch Spin-Gitter-Relaxation genannt. Die Interaktion zwischen den einzelnen Protonen bewirkt eine Dephasierung der Protonen und damit einer Abnahme der transversalen Magnetisierung. Dieser Effekt wird als **Transversale Relaxation**, oder Spin-Spin-Relaxation bezeichnet und durch die Zeitkonstante T2 definiert. Das bei der Rückkehr auf das Ursprungsniveau ausgesandte Signal wird von der Empfangsspule aufgezeichnet und der zeitliche Verlauf des Signals als Bildpunkt dargestellt.

Während bei normalen anatomischen Sequenzen pro Impuls lediglich eine definierte zweidimensionale Schicht gemessen wird, kommt in der Echoplanaren Bildgebung (EPI) ein zusätzlicher Auslesegradient zur Anwendung, über den mit einem Anregungsimpuls alle Schichten ausgelesen werden. Die EPI-Technik wurde 1977 von Mansfield eingeführt und ermöglicht es, ein komplettes Gehirn in der sog. Repetitionszeit („time to repeat“, TR) von 2 bis 3 Sekunden zu scannen (Stehling, Turner et al. 1991).

Je nach (TR) und Echozeit („time to echo“, TE) werden so die Effekte unterschiedlicher T1 oder T2-Werte verstärkt und auf diese Weise T1 (sensitiv für longitudinale Relaxation) bzw. T2 (sensitiv für transversale Relaxation) gewichtete MR-Sequenzen aufgenommen. Um **T1-gewichtete** Bilder zu erhalten, wird die TE vergleichsweise kurz eingestellt. In dieser Zeit können langsam relaxierende Protonenspins nicht wieder in ihre Ausgangslage zurückkehren und erzeugen so ein geringes Resonanzsignal.

Flüssigkeiten, wie z. B. Liquor, erzeugen daher nach einer kurzen TE kaum ein Signal und erscheinen daher in T1-gewichteten Sequenzen dunkel. Gewebe mit kurzer T1, wie z. B. Fett, relaxieren schnell und zeigen bereits nach einer kurzen TE ein deutliches Bildsignal. **T2-gewichtete** Sequenzen mit einer langen TE und TR erfassen in erster Linie homogene Gewebe wie Flüssigkeiten, die eine lange T2 und damit eine geringe Abnahme der Transversalmagnetisierung aufweisen. Die Abnahme der Quermagnetisierung wird in erster Linie durch die Wechselwirkungen zwischen den Protonen des Gewebes beeinflusst. Schwingen diese nicht in Phase, kommt es zu einer wechselseitigen Interaktion und einem zunehmenden Verlust der Phasenkohärenz. Durch Inhomogenitäten innerhalb eines Gewebes kommt es zu Unregelmäßigkeiten innerhalb des Magnetfeldes die in einer raschen Dephasierung und damit abnehmenden Transversalmagnetisierung resultieren. Diese Effekte werden mit der Konstante T2* beschrieben. **T2*-gewichtete** EPI Sequenzen, wie sie in der funktionellen Bildgebung zur Anwendung kommen, verfügen über eine lange Echozeit und sind somit besonders sensitiv für Unterschiede der lokalen Gewebe-Magnetisierbarkeit (Suszeptibilität), wie sie in der Umgebung von deoxygeniertem Hämoglobin vorkommen.

2.2.2.2 Physiologische Basis der fMRT: der BOLD-Effekt

1990 zeigte Ogawa in Tierexperimenten, dass eine Abnahme der Sauerstoffsättigung und die daraus resultierende Zunahme an deoxygeniertem Hämoglobin zu einer signifikanten Kontrastabnahme der Blutgefäße und Suszeptibilitätszunahme des umliegenden Gewebes führt (Ogawa, Lee et al. 1990). In Folge dieser Beobachtung konnte Kwong nachweisen, dass dieser Effekt ausreicht, um die durch neuronale Aktivität bedingten Veränderungen im cerebralen Blutfluss bildgebend zu erfassen (Kwong, Belliveau et al. 1992). Dies war der Beginn der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT), mit der durch regionale Durchblutungsänderungen hervorgerufene Suszeptibilitätsunterschiede gemessen und so Rückschlüsse auf die neuronale Aktivität ermöglicht werden.

Die physiologische Basis dieses reproduzierbaren Effekts ist letztlich nicht geklärt. Offensichtlich führt die ATP-intensive neuronale Aktivität über die sauerstoffverbrauchende Umwandlung von ADP zu ATP zunächst zu einem kurzzeitigen Anstieg des deoxygenierten Hämoglobins. Die reaktive Erweiterung der kapillären Gefäße im entsprechenden Endstrombereich bewirkt so eine Steigerung des regionalen Blutflusses um bis zu 30 %. Diese Mehrdurchblutung geht weit über den eigentlichen Sauerstoffbedarf

2.2 Versuchsaufbau und Procedere

hinaus und resultiert in einer relativen Zunahme an oxygeniertem Hämoglobin. Das paramagnetische Deoxyhämoglobin bewirkt auf Grund seiner kurzen T2 eine rasche Abnahme der Transversalmagnetisierung, während das diamagnetische Oxyhämoglobin eine geringe magnetische Suszeptibilität aufweist und mit seiner relativ langen T2 zu einer aktivitätsabhängigen Intensitätszunahme führt, die als BOLD („blood oxygen level dependent“) Effekt gemessen werden kann (Fox und Raichle 1986; Villringer und Dirnagl 1995; Hyder, Rothman et al. 1997; Vanzetta und Grinvald 1999). Neuere Berechnungen werden dahingehend interpretiert, dass die hämodynamische Antwortfunktion (HRF) letztlich gar nicht unmittelbar an den Energieverbrauch gekoppelt sein könnte, sondern direkt mit dem synaptischen Glutamat-Stoffwechsel zusammenhängt (Attwell und Iadecola 2002).

2.2.2.3 Versuchsaufbau im MRT

Die Stimuluspräsentation, Aufzeichnung der Daten und Scanner-Pulse erfolgte in einem standardisierten Programmablauf mit dem Programm Presentation (Vers. 9.2001.28.05, Neurobehavioral Systems 2005). Die Stimuluspräsentation erfolgte via Leinwandprojektion und Umlenkspiegel an der 8-Kanal Kopfspule. Der Tastendruck wurde mit einem optoelektronischen Signalempfänger registriert. Es wurden 3 Blöcke à 42 Trials mit einer Stimulusfrequenz von 5,0 Hz präsentiert. Zwischen den Blöcken erfolgte eine Pause von 3 Minuten zur Erholung der Versuchsteilnehmer. Die Switch-Dauer in der Bedingung des extern getriggerten Perzeptwechsels betrug 200 ms. Da alle Perzeptwechsel, die vor der programmierten Manipulation auftraten, als spontan generiert zu werten waren, wurden etwas mehr manipulierte Trials präsentiert (22 manipulierte vs. 20 nicht manipulierte Trials pro Block), um letztlich ein in etwa ausgeglichenes Verhältnis von spontanen und getriggerten Perzeptwechseln zu erhalten. Zwischen den Trials erfolgten in 70 % der Fälle Pausen mit einer randomisierten Dauer von 2-3 s. 30 % der Pausen wurden als sog. „Null-Events“ mit einer randomisierten Dauer von 10-12 s implementiert, um Summationseffekte der hämodynamischen Antwort zu minimieren. Des Weiteren erfolgte die Stimuluspräsentation in einer kontinuierlichen Phasenverschiebung zur TR, um einen möglichst großen Bereich der HRF im zeitlichen Verlauf zu erfassen.

2.2.2.4 Bildregistrierung

Die funktionellen magnetresonanztomographischen Messungen (fMRT) wurden in der Neurologischen Klinik des Klinikum rechts der Isar durchgeführt und erfolgten mit einem 1,5 T Ganzkörper-Magnetresonanztomographen der Firma Siemens (Magnetom Symphony®) und einer 8-Kanal Kopfspule.

Die Messungen erfolgten mit einer T2*-gewichteten EPI-Sequenz mit folgenden Parametern: "time to echo" (TE) = 50 ms, "time to repeat" (TR) = 3000 ms, "flip angle" = 90°, "field of view" (FOV) = 200 mm, Schichtdicke (slice-thickness) = 4 mm, Schichtabstand (inter-slice gap) = 0,4 mm, Schichtauflösung (in-plane resolution) = 3,125 x 3,125 mm². Das komplette Gehirn wurde in 33 axialen Schichten untersucht. Nach der funktionellen EPI-Messung wurde von jedem Proband eine anatomische Messung mit einer T1-gewichteten 3D-Gradienten-Echo Sequenz (3D MP-RAGE) durchgeführt mit folgenden Parametern: TE = 3,93 ms, TR = 1520 ms, „inversion time“ = 800 ms, flip-angle = 15°, FOV = 256 mm, Schichtdicke = 1 mm; Matrix = 250 x 250, Anzahl der sagittalen Schichten = 160.

2.2.2.5 Datenauswertung

Die komplette Datenauswertung wurde mit SPM2 software (Statistical Parametric Mapping software; Wellcome Department of Imaging Neuroscience, London, UK) auf einer MATLAB Plattform (Version 6.5, The Mathworks Inc., Natick, MA) durchgeführt. Die ersten drei Bilder jedes Blocks wurden verworfen, da sie in den Zeitraum bis zur Stabilisierung des MR-Signals fielen. Die Vorverarbeitung der funktionellen Bilddaten umfasste (1) das „Realignment“ und „Unwarping“, um Artefakte durch Bewegung und Suszeptibilitätsartefakte durch Feldstörungen zu korrigieren, (2) die „Normalisierung“ der Daten auf einen standardisierten stereotaktischen Koordinatenraum (Montreal Neurological Institute) mit einer Voxelgröße von 3 x 3 x 3 mm³, und (3) die „Glättung“ mit einem Gaußschen Kern von 8 mm für die weitere Gruppenanalyse. Die anatomischen Bilder wurden zu Demonstrationszwecken auf das gemittelte funktionelle Bild korregistriert und mit einer Voxelgröße von 1 x 1 x 1 mm³ normalisiert.

2.3 Statistische Analyse

2.3.1 Verhaltensdaten

Bei der statistischen Analyse der Verhaltensdaten wurden die einzelnen Trials (Perzeptdauer) der unterschiedlichen Bedingungen als abhängige Stichproben gewertet. Für die statistische Analyse der verschiedenen Bedingungen wurden verteilungsunabhängige Testverfahren (Rangvarianzanalyse nach Friedman und Wilcoxon; Rangkorrelationsanalyse nach Spearman) angewandt. Dabei wurden unterschiedlich große Gruppen (Anzahl der Trials) auf die jeweils kleinste gemeinsame Anzahl (n) randomisiert.

2.3.2 Funktionelle Bilddaten

Insgesamt wurden 3 Kontraste berechnet. In einem ersten „Gesamt“-Kontrast wurde die komplette Aktivierung, die mit der Aufgabe und Versuchsdurchführung als solcher assoziiert war analysiert, d.h. mit der Primärverarbeitung des Stimulus, der Wahrnehmung und Differenzierung der scheinbaren Bewegung sowie der Planung und Ausführung der Antwort, unabhängig ob der Perzeptwechsel spontan oder getriggert erfolgte („all > baseline“). Der zweite Kontrast erfasste nur die Aktivierung, die mit spontanen Perzeptwechseln assoziiert war („spontan > baseline“). Der dritte Kontrast fokussierte auf die Initiierung des Perzeptwechsels und verglich die Aktivierung von spontan generierten und extern getriggerten Perzeptwechseln („spontan > getriggert“ und „getriggert > spontan“). Da die Antwort zu verschiedenen Zeitpunkten erfolgte und um sämtliche mit der jeweiligen Bedingung assoziierte Aktivierungen zu erfassen, wurden die Trials als sog. „Miniblöcke“ modelliert. Diese Miniblöcke wurden mit der in SPM implementierten kanonischen hämodynamischen Antwortfunktion (HRF) konvolviert und in einem allgemeinen linearen Modell (GLM) modelliert. Für jede Bedingung wurden die sog. „Temporal Derivatives“ (TD) als Koregressor hinzugefügt, um lokale und zeitliche Unterschiede der hämodynamischen Antwort zu erfassen. Durch Hochpassfilterung wurden niedrigfrequente Anteile der Daten und des Versuchsdesigns eliminiert. Die Bilddaten jedes Probanden wurden zunächst einer „Fixed-Effects-Analyse“ unterzogen und die o.g. Kontraste berechnet. Auf den Ergebnissen dieser Analyse aufbauend erfolgte in einem zweiten Schritt eine sog. „Random-Effects-Analyse“ um gemeinsame Aktivierungsmuster aller Probanden zu erfassen.

Dabei wurden alle aktivierten Cluster als relevant erachtet, die einen Schwellenwert von $P < 0,05$ (cluster level korrigiert) unterschritten. Der zugrundeliegende Voxel-Schwellenwert wurde auf $P < 0,001$ festgesetzt, auch wenn sämtliche Peak-Voxel der ersten beiden Kontraste auch eine sog. FWE-Korrektur („family wise error) von $P < 0,05$ „überlebten“. Im differenziellen Kontrast, der beinahe identische Bedingungen verglich, wurde der Voxel-Schwellenwert auf $p < 0.01$ (unkorrigiert) herabgesetzt wobei der korrigierte Cluster-Schwellenwert von $p < 0,05$ beibehalten wurde (Friston, Holmes et al. 1995). Alle Koordinaten beziehen sich auf das MNI (Montreal Neurological Institute) Koordinatensystem. Die anatomische Zuordnung der aktivierten Cluster erfolgte in Bezug auf die in SPM implementierten zytoarchitektonischen Wahrscheinlichkeitskarten (Eickhoff, Stephan et al. 2005) und im Vergleich zu dem koregistrierten normalisierten anatomischen Mittelbild (T1) der Probanden.

Um die zeitliche Beziehung der aktivierten Cluster zum Perzeptwechsel näher zu analysieren, erfolgte eine ergänzende Untersuchung der hämodynamischen Antwortlatenzen. Dazu führten wir zunächst eine “response-locked event-related” Analyse der Parameter-Schätzwerte für die kanonische HRF und TD durch. Um eine Konfundierung durch eine unterschiedliche Dauer der Trials auszuschließen, wurde die Zeit vom Stimulusbeginn bis zur Antwort als Kovariate mitmodelliert. Über das Verhältnis der Parameter-Schätzwerte der TD und kanonischen HRF wurden dann die hämodynamischen Latenzdifferenzen zwischen verschiedenen aktivierten Regionen berechnet (Henson, Price et al. 2002). Dabei wurden zunächst parametrische Karten der hämodynamischen Antwortlatenzen für jeden Probanden und jede Bedingung erstellt. Die Latenzen wurden mit der Sigmoidalfunktion

$$C / (1 + \exp(D\beta_2 / \beta_1)) - C$$

geschätzt, mit $C = 1.78$, $D = 3.10$, und den Parameter-Schätzwerten für die TD (β_2) und kanonische HRF (β_1). Ob sich die Latenzen zwischen Regionen oder zwischen Bedingungen unterschieden, wurde mit Einstichproben bzw. paarweisen T-Tests untersucht. Die entsprechenden Ergebnisse wurden nach Bonferroni für die Anzahl der aktivierten Cluster korrigiert.

3 Ergebnisse

3.1 Verhaltensexperiment

In der standardisierten Exploration nach Ende des Experiments gab kein Proband an, das zugrundeliegende Prinzip des Stimulusmaterials oder die Manipulation erkannt zu haben. In einigen Fällen erfolgte keine Probandenantwort, entweder weil kein Perzeptwechsel wahrgenommen wurde oder weil die Antwort auf einen wahrgenommenen Perzeptwechsel vergessen wurde. Die „Cutt-Off-Grenze“ der Perzeptdauer wurde bei 10 s gewählt. Die Gesamtzahl der somit nicht in die statistische Auswertung eingegangenen Trials des Verhaltensexperiments lag bei $n = 50$ (d.h. 0,8 % von 6480 insgesamt durchgeführten Trials). Die individuelle Analyse der Verhaltensdaten zeigte keine signifikanten Unterschiede zwischen den untersuchten Bedingungen. Alle statistischen Aussagen zu Unterschieden der Perzeptdauer bzw. der Perzeptwechselrate beziehen sich im Folgenden auf die Gruppenanalyse aller Probanden.

3.1.1 Korrelation zwischen Stimulusfrequenz und spontaner Perzeptdauer

Im ersten Experiment untersuchten wir den Einfluss der Stimulusfrequenz auf die spontane Perzeptdauer bzw. spontan generierte Perzeptwechselrate. Die Anzahl gewerteter Trials war $n = 2407$ und nicht gewerteter Trials $n = 23$ (0,9 %). Die Häufigkeitsverteilung der Perzeptdauer zeigte ein interindividuell heterogenes und intraindividuell annähernd homogenes Bild bei verschiedenen Frequenzbedingungen (s. Abb. 6). Die Gruppenanalyse der Perzeptdauer in Abhängigkeit von der Stimulusfrequenz wies jeweils eine Lognormalverteilung der Häufigkeitsverteilung auf (s. Tab. 1, Abb. 7).

Der Gesamtmedian der Perzeptdauer (Zeitraum vom Stimulusbeginn bis zum Tastendruck) war 2,69 s. Die frequenzbezogenen Mediane der Perzeptdauer waren 2,58 s bei 7,5 Hz, 2,68 s bei 6,0 Hz und 2,85 s bei 5,0 Hz. Konvertiert in die Frame-Anzahl entsprach dies 19,4 Frames [7,5 Hz], 16,1 Frames [6,0 Hz] und 14,3 Frames [5,0 Hz]. Somit resultierten Perzeptwechselraten von 23,3/min [7,5 Hz], 22,4/min [6,0 Hz] und 21,1/min [5,0 Hz]. Die Unterschiede der Perzeptdauer bei unterschiedlichen Stimulusfrequenzen waren signifikant ($p < 0,001$ n. Friedman). Im paarweisen Vergleich zwischen 6,0 Hz und 7,5 Hz wurden keine relevanten Unterschiede festgestellt ($p = 0,25$ n. Wilcoxon).

Signifikante Unterschiede der Perzeptdauer bestanden zwischen 5,0 Hz und 6,0 Hz sowie zwischen 5,0 Hz und 7,5 Hz ($p < 0,001$ n. Wilcoxon; s. Tab. 2). Dabei bewirkten höhere Stimulusfrequenzen eine signifikant kürzere Perzeptdauer, d.h. eine höhere spontane Perzeptwechselrate.

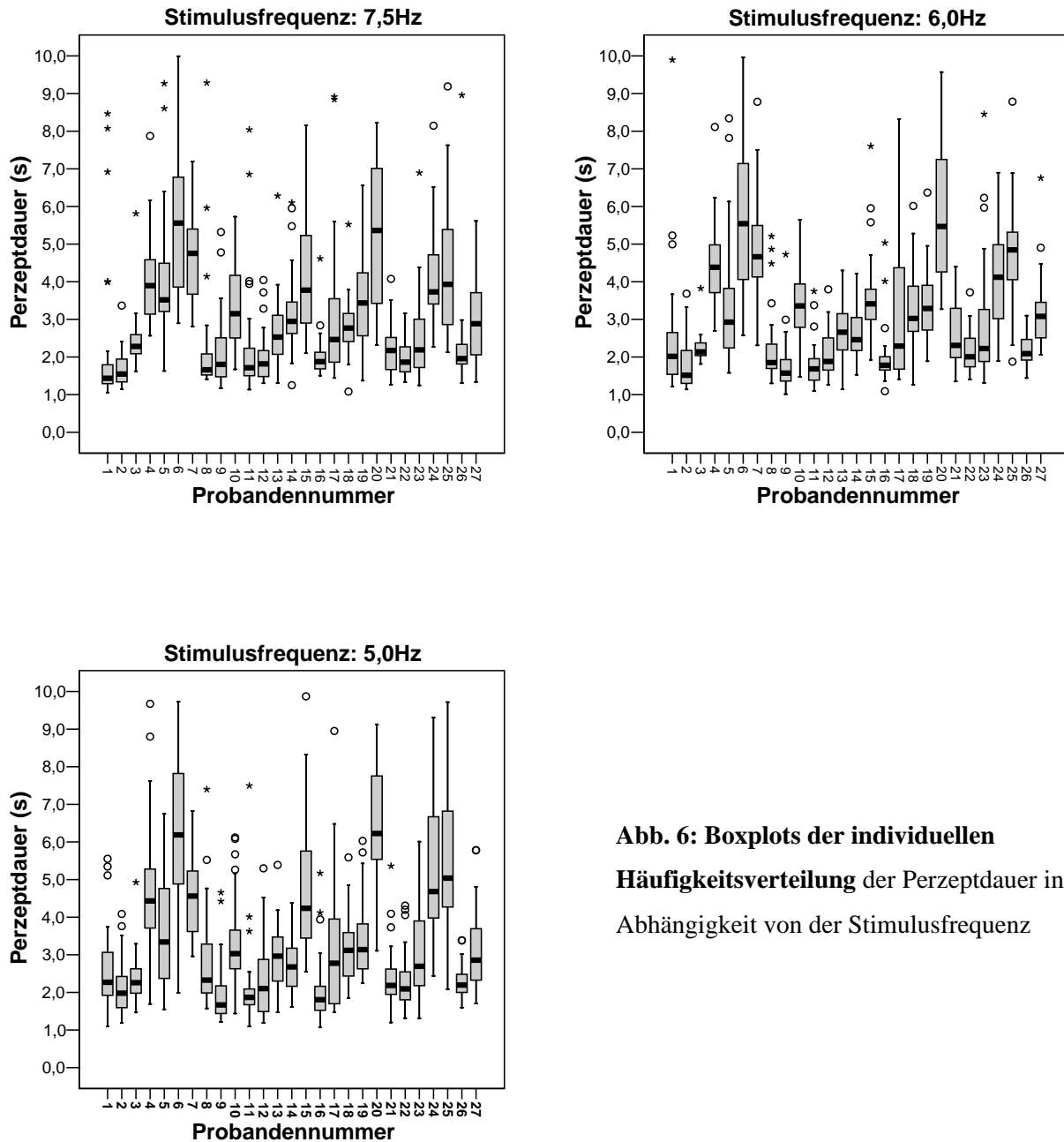
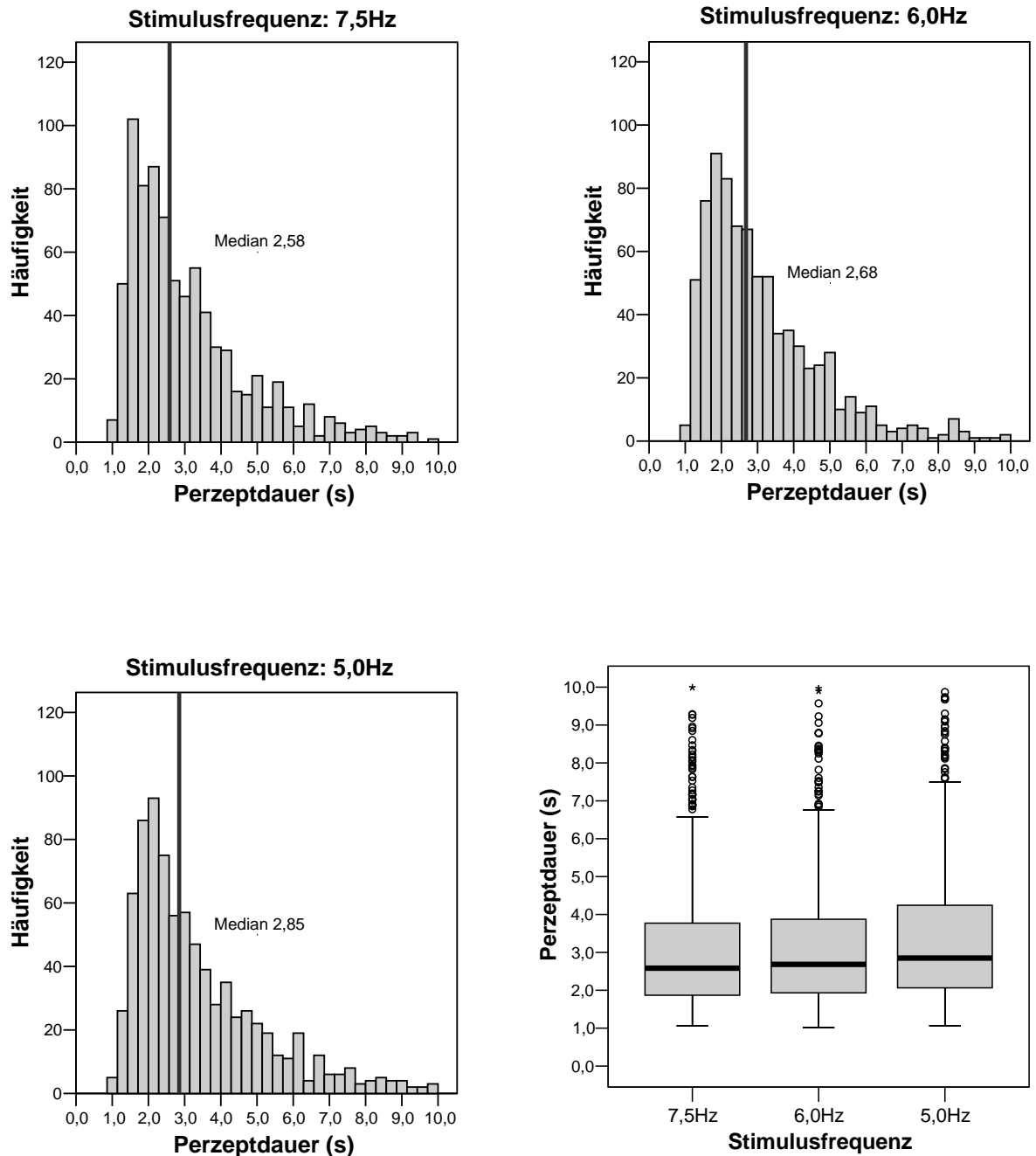


Abb. 6: Boxplots der individuellen Häufigkeitsverteilung der Perzeptdauer in Abhängigkeit von der Stimulusfrequenz

3.1 Verhaltensexperiment

Abb. 7: Häufigkeitsverteilung der Perzeptdauer in Abhängigkeit von der Stimulusfrequenz
(Gruppenanalyse)



Tab. 1: Test auf Normalverteilung

Stimulusfrequenz	N	Signifikanz (p, 2-seitig)	
		n. Kolmogorov-Smirnov	n. Shapiro-Wilk
7,5 Hz	799	0,000	0,000
6,0 Hz	802		
5,0 Hz	806		

Tab. 2: nichtparametrische Rangvarianzanalyse der Perzeptdauer

(Gruppenvariable: Stimulusfrequenz)

Stimulusfrequenz	N	Mittelwert (s)	Median (s)	Signifikanz (p, 2-seitig)	
				n. Friedman	n. Wilcoxon
7,5 Hz	799	3,09	2,58	0,25	< 0,001
6,0 Hz	802	3,12	2,68	< 0,001	< 0,001
5,0 Hz	806	3,38	2,85	< 0,001	< 0,001

3.1.2 Einfluss der Manipulation auf die Perzeptwechsel

Im nachfolgenden Experiment untersuchten wir, ob durch eine einmalige Verlängerung (Switch) eines Frames um 50% bzw. 100 % ein Perzeptwechsel ausgelöst werden konnte. In diesem Durchgang war die Anzahl der gewerteten Trials $n = 2414$ und nicht gewerteter Trials $n = 16$ (0,7 %). In den sechs untersuchten Bedingungen mit unterschiedlicher Switch-Dauer erfolgten insgesamt $n = 312$ (13,5 %) Perzeptwechsel vor dem programmierten Auftreten der Manipulation und wurden per Definition als spontan gewertet. Der Vergleich der Häufigkeitsverteilung der „manipulierten“ Perzeptdauer mit der spontanen Perzeptdauer bei 5,0 Hz und 6,0 Hz zeigte eine relative Linksverschiebung (Median) und eine dichtere Gruppierung (Interquartilbereich). Bei 7,5 Hz ergaben sich im Vergleich keine relevanten Unterschiede des Medianes und der Verteilungsform der Perzeptdauer (s. Abb. 8a).

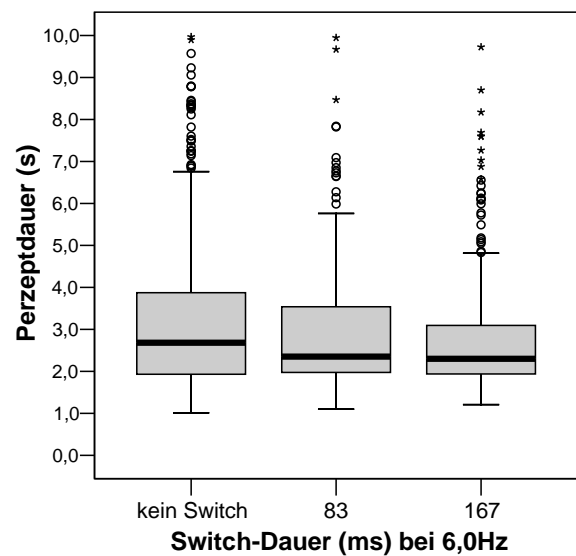
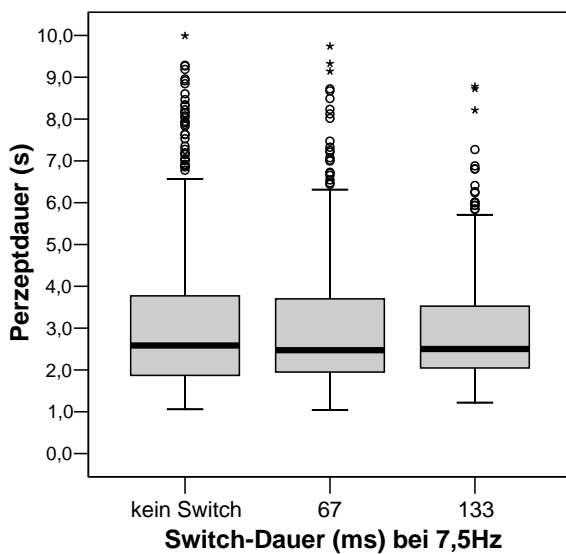
In diesem Experiment lag der Gesamtmedian der Perzeptdauer bei 2,39 s und die frequenzbezogenen Mediane [Switch-Dauer] bei 2,47 s [67 ms] bzw. 2,50 s [133 ms] bei 7,5 Hz, 2,35 s [83 ms] bzw. 2,30 s [167 ms] bei 6,0 Hz und 2,48 s [100 ms] bzw. 2,27 s [200 ms] bei 5,0 Hz (s. Tab. 3). Bei 5,0 Hz war die Perzeptdauer in den drei verglichenen Bedingungen der beiden Experimente signifikant verschieden ($p < 0,001$ n. Friedman).

3.1 Verhaltensexperiment

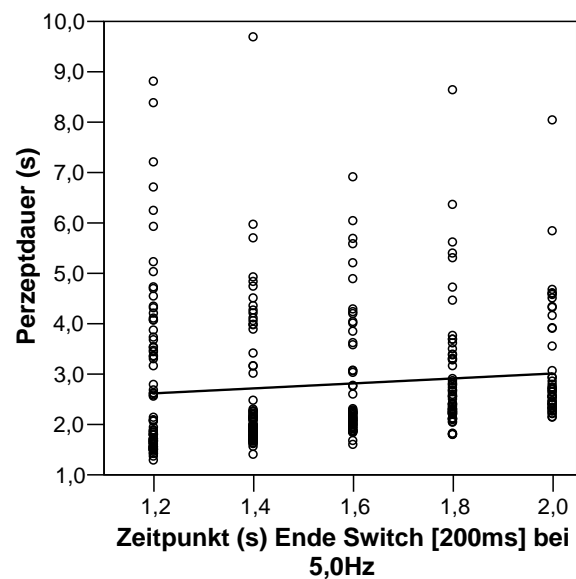
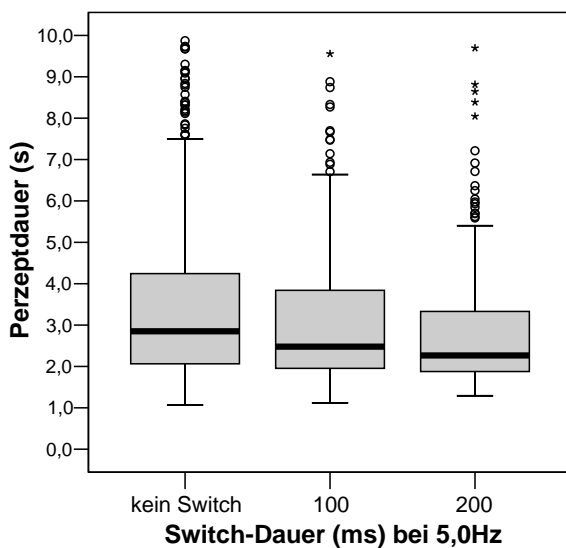
Eine ähnliche Tendenz jedoch ohne signifikante Unterschiede war bei 6,0 Hz zu beobachten ($p = 0,345$ n. Friedman), der Vergleich der Perzeptdauer bei 7,5 Hz ergab keine Unterschiede ($p = 0,98$ n. Friedman) (s. Tab. 4). Die differenzierte Analyse bei 5,0 Hz wies eine signifikant kürzere Perzeptdauer im Vergleich der Manipulation zwischen 200 ms und 100 ms bzw. der spontanen Perzeptdauer auf ($p < 0,001$ n. Wilcoxon; s. Tab. 5).

Abb. 8: a) **Boxplot der Perzeptdauer** (mit und ohne Manipulation) im frequenzbezogenen Vergleich des 1. und 2. Durchgangs. b) **Verteilungswolke** der Perzeptdauer gegen Zeitpunkt Ende Switch mit linearer Anpassungslinie bei Stimulusfrequenz 5,0 Hz und Switch-Dauer 200 ms

a)



b)



Tab. 3: Perzeptdauer in Abhängigkeit von Stimulusfrequenz und Switch-Dauer

Stimulusfrequenz [Switch-Dauer]	N	Mittelwert (s)	Median (s)	Interquartilbereich (s)
7,5 Hz [67 ms]	371	3,07	2,47	1,75
7,5 Hz [133 ms]	352	2,93	2,50	1,49
6,0 Hz [83 ms]	360	2,90	2,35	1,58
6,0 Hz [167 ms]	343	2,78	2,30	1,16
5,0 Hz [100 ms]	344	3,08	2,48	1,89
5,0 Hz [200 ms]	332	2,79	2,27	1,46

Tab. 4: nichtparametrische Rangvarianzanalyse der Perzeptdauer (Gruppenvariablen: Stimulusfrequenz, Manipulationsdauer [Switch-Dauer]) n. Friedman

Stimulusfrequenz [Switch-Dauer]	N	Median (s)	Signifikanz (p, 2-seitig)
7,5 Hz	352	2,58	0,980
7,5 Hz [67 ms]	352	2,47	
7,5 Hz [133 ms]	352	2,50	
6,0 Hz	343	2,68	0,345
6,0 Hz [83 ms]	343	2,35	
6,0 Hz [167 ms]	343	2,30	
5,0 Hz	332	2,85	< 0,001
5,0 Hz [100 ms]	332	2,48	
5,0 Hz [200 ms]	332	2,27	

Tab. 5: nichtparametrische Rangvarianzanalyse der Perzeptdauer bei Stimulusfrequenz 5,0 Hz (Gruppenvariable: Switch-Dauer) n. Wilcoxon

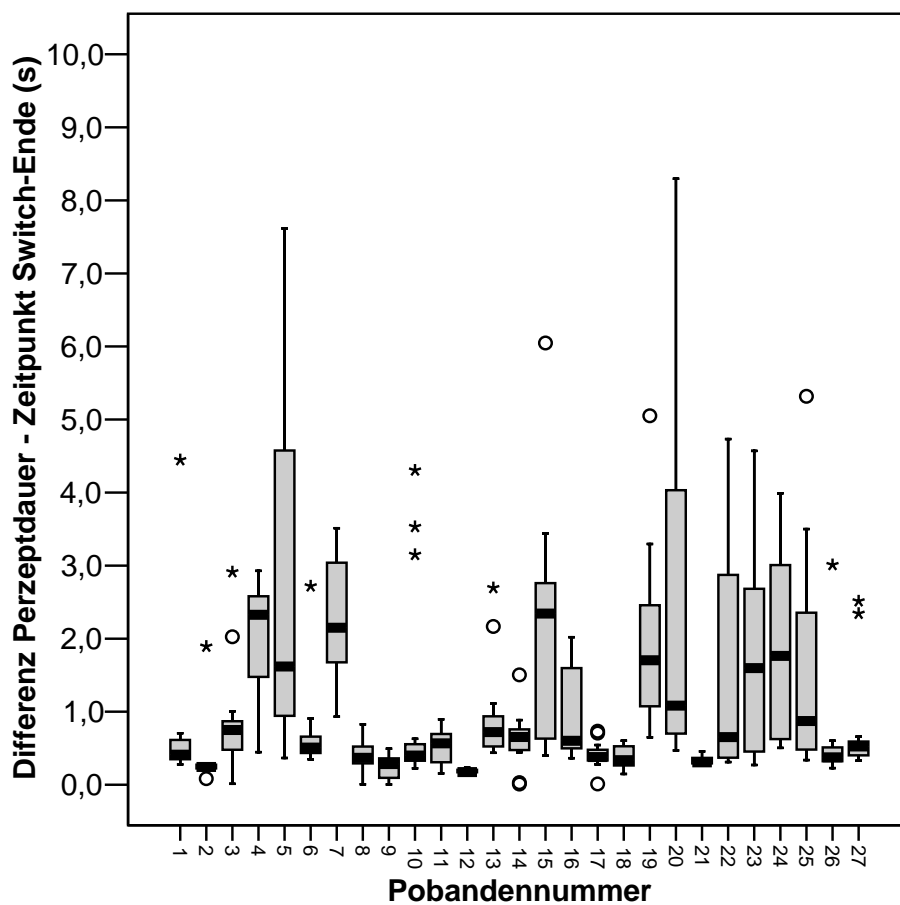
Switch-Dauer (ms)	N	Median (s)	Signifikanz (p)
—	332	2,85	0,050
100	332	2,48	
200	332	2,27	< 0,001

Bei näherer Betrachtung des zeitlichen Zusammenhangs zwischen der 200 ms-Manipulation und Perzeptdauer fiel eine annähernd dichotome Häufigkeitsverteilung des Zeitintervalls zwischen dem Auftreten der Manipulation, d.h. dem Switch-Ende, und der Probandenantwort im interindividuellen Vergleich auf (s. Abb. 9). Der Gesamtmedian des Intervalls aller Versuchsteilnehmer war 0,61 s mit einem Interquartilbereich von 1,35 s. Die

3.1 Verhaltensexperiment

zeitliche Korrelation zwischen Manipulationsende und Perzeptdauer war signifikant (Korrelationskoeffizient = 0,33; $p < 0,001$ n. Spearman). 11 von 27 Teilnehmer (Nr. 4, 5, 7, 15, 16, 19, 20, 22-25) antworteten in mehr als 50 % später als 0,5 s nach Ende der Manipulation oder die zentralen 50 % ihrer Antworten lagen in einem Zeitintervall $> 0,5$ s. Bei den anderen 16 Probanden (Nr. 1, 2, 3, 6, 8-14, 17, 18, 21, 26, 27) lag der Gesamtmedian des Intervalls bei 0,46 s mit einem Interquartilbereich von 0,32 s. Die zeitliche Korrelation zwischen dem Switch-Ende und der Probandenantwort war bei den zuletzt genannten Teilnehmern signifikant mit einem Korrelationskoeffizient von 0,67 ($p < 0,001$ n. Spearman; s. Tab. 6).

Abb. 9: Boxplot der individuellen Häufigkeitsverteilung des Zeitintervalls zwischen Manipulation und Probandenantwort [Differenz (Δt) von Perzeptdauer und Switch-Ende] bei einer Stimulusfrequenz von 5,0 Hz und Switch-Dauer 200 ms im Verhaltensexperiment



Tab. 6: nichtparametrische Korrelationsanalyse zwischen Switch-Ende und Perzeptdauer (Stimulusfrequenz 5,0 Hz; Switch-Dauer 200 ms) n. Spearman

Probandenanzahl	N	Median Δt (s)	Interquartilbereich Δt (s)	Korrelations- Koeffizient	Signifikanz (p, 2-seitig)
Gesamt (27)	332	0,61	1,35	0,33	0,000
16	184	0,46	0,32	0,67	0,000

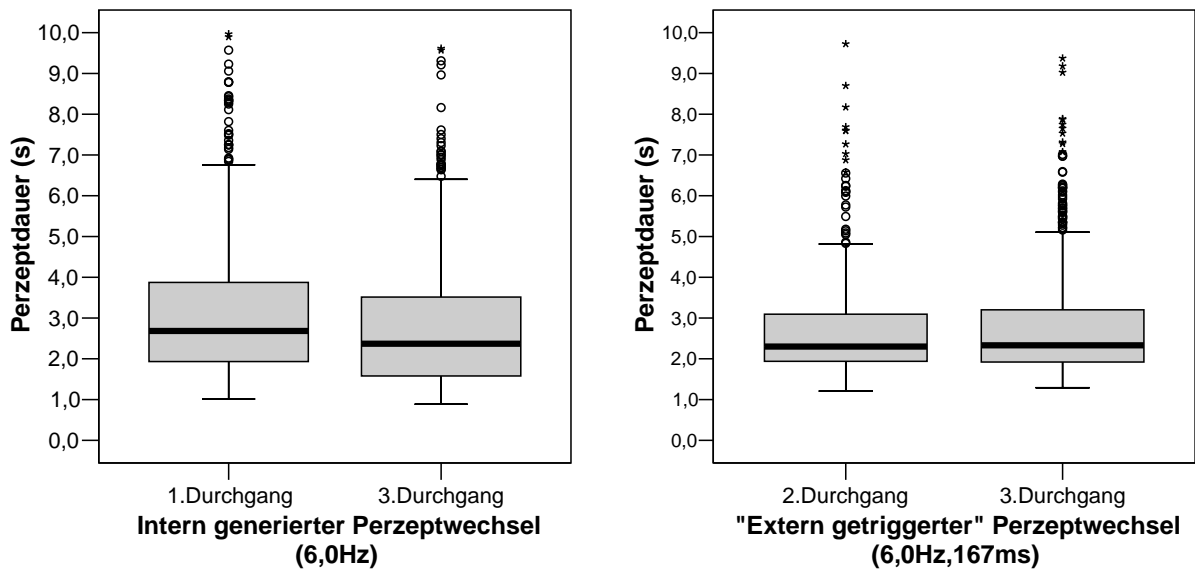
3.1.3 Adaption der Perzeptdauer im zeitlichen Verlauf

Um mögliche Adaptionseffekte im zeitlichen Verlauf des Verhaltensexperimentes aufzuzeigen, wurde die gemessene Perzeptdauer bei einer Stimulusfrequenz von 6,0 Hz (mit und ohne Manipulation) des zuletzt durchgeführten Durchgangs mit der Perzeptdauer der vorangegangenen Durchgänge bei gleichen Stimulusbedingungen verglichen. Im letzten Durchgang betrug die Anzahl der gewerteten Trials $n = 1609$ und nicht gewerteter Trials $n = 11$ (0,7 %).

Der Gesamtmedian der spontanen Perzeptdauer lag bei 2,37 s und bei 2,33 s in der manipulierten Bedingung (s. Tab. 7). Die Form der Häufigkeitsverteilung der Perzeptdauer blieb dabei in den beiden Bedingungen im Verlauf jeweils annähernd unverändert (s. Abb. 10). Im Vergleich (1. Durchgang vs. 3. Durchgang) fiel eine signifikante Verkürzung der spontanen Perzeptdauer von 2,68 s auf 2,37 s auf ($p < 0,001$ n. Wilcoxon). Bezogen auf die Frame-Anzahl entsprach dies einer Reduktion um 1,9 Frames von 16,1 Frames auf 14,3 Frames. Der Vergleich der Mediane der Perzeptdauer der manipulierten Bedingung ergab keinen Unterschied ($p = 0,661$ n. Wilcoxon) (s. Tab. 8). Die vergleichende Analyse der nacheinander durchgeführten Blöcke des Verhaltensexperimentes zeigte eine signifikante Erhöhung der spontan generierten Perzeptwechselrate bei identischen Stimulusbedingungen um ca. 10 % von 22,4/min auf 25,4/min.

3.1 Verhaltensexperiment

Abb. 10: Boxplot der Häufigkeitsverteilung der Perzeptdauer (mit und ohne Manipulation) im Verlauf des Verhaltensexperiments (Stimulusfrequenz 6,0 Hz; Switch-Dauer 167 ms)



Tab. 7: Perzeptdauer im Vergleich der Experimentdurchgänge

Stimulusfrequenz [Switch-Dauer]	N	Mittelwert (s)	Median (s)	Interquartilbereich (s)
6,0 Hz (1. Durchgang)	802	3,12	2,68	1,94
6,0 Hz (3. Durchgang)	934	2,75	2,37	1,94
6,0 Hz [167 ms] (2. Durchgang)	343	2,78	2,30	1,16
6,0 Hz [167 ms] (3. Durchgang)	675	2,79	2,33	1,30

Tab. 8: nichtparametrische Rangvarianzanalyse der Perzeptdauer (Gruppenvariable: Experimentdurchgang) n. Wilcoxon

Stimulusfrequenz [Switch-Dauer]	N	Signifikanz (p, 2-seitig)
6,0 Hz (1. Durchgang)	802	0,000
6,0 Hz (3. Durchgang)	802	
6,0 Hz [167 ms] (2. Durchgang)	343	0,661
6,0 Hz [167 ms] (3. Durchgang)	343	

Zusammenfassend resultierten aus dem Verhaltensexperiment folgende Ergebnisse:

1. Die Häufigkeitsverteilungen der spontanen Perzeptdauer waren intraindividuell annähernd homogen und interindividuell heterogen. Die spontane Perzeptdauer war abhängig von der Frequenz der Stimuluspräsentation, wobei eine höhere Stimulusfrequenz eine höhere Perzeptwechselrate bewirkte.
2. Ein Perzeptwechsel ließ sich durch eine Manipulation der Stimulusfrequenz extern auslösen. Dabei zeigte sich eine interindividuell unterschiedliche Wirksamkeit der Manipulation.
3. Bei der ambigüösen Perzeption konnte eine signifikante Erhöhung der Perzeptwechselrate bei identischen Stimulusbedingungen im zeitlichen Verlauf beobachtet werden.

3.2 Verhaltensdaten — fMRT-Untersuchung

Basierend auf den Ergebnissen des Verhaltensexperiments wurden in der fMRT-Untersuchung eine Stimulusfrequenz von 5,0 Hz für beide Bedingungen und eine Manipulationsdauer von 200 ms für die Bedingung des extern getriggerten Perzeptwechsels gewählt. In der fMRT-Untersuchung war die Anzahl der spontan generiert gewerteten Perzeptwechsel $n = 1364$ (55 %), die Anzahl der extern getriggert gewerteten Perzeptwechsel war $n = 1135$ (45 %) bei insgesamt $n = 21$ (0,8 %) nicht gewerteten Trials. Das Verhältnis der Bedingungen konnte somit als hinreichend balanciert angesehen werden. Die Gruppenanalyse der Häufigkeitsverteilung der Perzeptdauer ohne Manipulation zeigte eine Lognormalverteilung. Im Vergleich dazu ergab die Verteilungsform der extern getriggerten Perzeptdauer ein deutlich „linksverschobenes“ Bild mit kleinerem Median und Interquartilbereich, d.h. eine stärkere Gruppierung der Probandenantwort in Richtung des randomisiert aufgetretenen Switches (1,2 bis 2,2 s) (s. Abb. 11).

Der Gesamtmedian der spontanen Perzeptdauer lag bei 2,64 s. Der Gesamtmedian der Perzeptdauer in der manipulierten Bedingung war 2,28 s und dabei im Vergleich signifikant kleiner ($p < 0,001$ n. Wilcoxon) (s. Tab. 9 & 10). Die individuelle Betrachtung zeigte analog zum Verhaltensexperiment eine annähernd dichotome Häufigkeitsverteilung des Zeitintervalls zwischen dem Switch-Ende und der Probandenantwort (s. Abb. 12).

3.2 Verhaltensdaten — fMRT-Untersuchung

Der Gesamtmedian des Zeitintervalls war 0,47 s, der Interquartilbereich war 0,54 s. Die zeitliche Korrelation zwischen Switch-Ende und Probandenantwort war signifikant mit einem Korrelationskoeffizienten von 0,50 ($p < 0,001$ n. Spearman). 6 von 20 Probanden antworteten in mehr als 50 % später als 0,5 s nach Ende des Switches oder der Interquartilbereich, d.h. die zentralen 50 % des Zeitintervalls, lagen in einem Bereich $> 1,0$ s. Die Antworten der übrigen 14 Versuchsteilnehmer fanden in 50 % 0,41 s nach Ende der Manipulation statt mit einem Interquartilbereich von 0,30 s. Bei diesen Probanden war die zeitliche Korrelation zwischen Switch-Ende und Probandenantwort signifikant mit einem Korrelationskoeffizienten von 0,69 ($p < 0,001$ n. Spearman; s. Tab. 11).

Zusammenfassend bestätigte die Analyse der Verhaltensdaten der fMRT-Untersuchung eine signifikant unterschiedliche Perzeptwechselrate der beiden Bedingungen mit 22,7/min in der spontanen und 26,3/min in der extern getriggerten Bedingung. Darüber hinaus zeigte sich eine interindividuell unterschiedliche Wirksamkeit der Manipulation. Bei 70 % der Probanden konnte eine externe Beeinflussbarkeit in der Bedingung des extern getriggerten Perzeptwechsels nachgewiesen werden.

Abb. 11: Häufigkeitsverteilung der spontan generierten und extern getriggerten Perzeptwechsel in der fMRT-Untersuchung (Stimulusfrequenz 5,0 Hz; Switch-Dauer 200 ms)

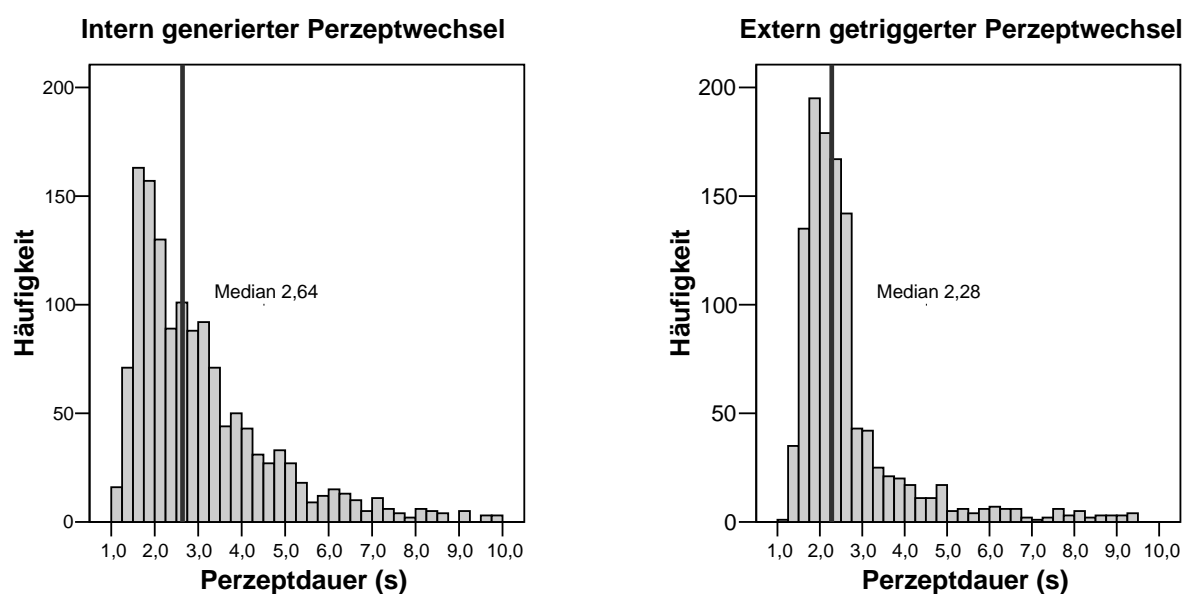
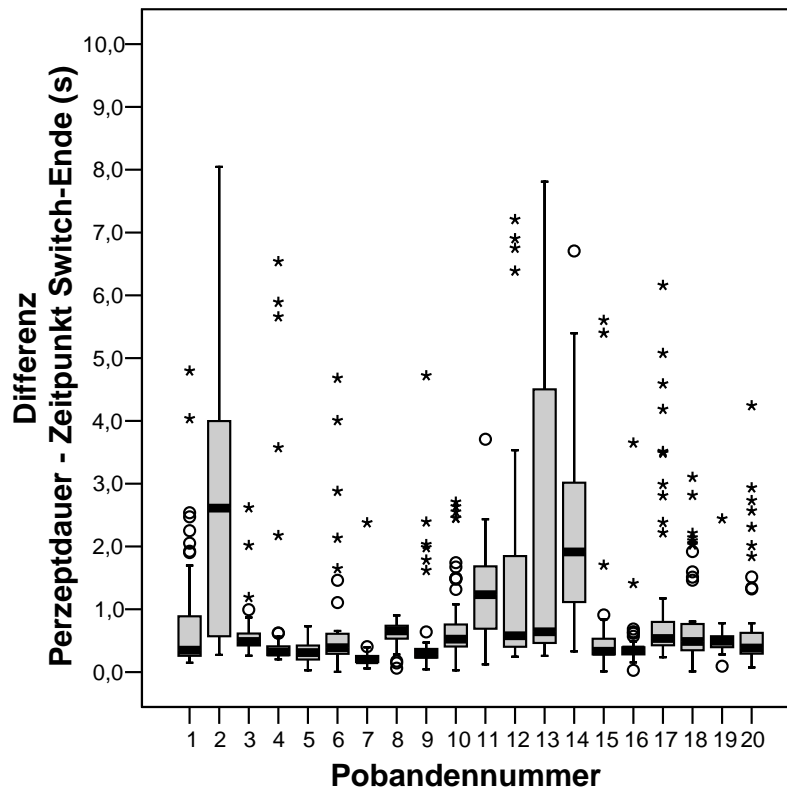


Abb. 12: Boxplot der individuellen Häufigkeitsverteilung des Zeitintervalls zwischen Manipulation und Probandenantwort [Differenz (Δt) von Perzeptdauer und Switch-Ende] bei einer Stimulusfrequenz von 5,0 Hz und Switch-Dauer 200 ms in der fMRT-Untersuchung



Tab. 9: Perzeptdauer in Abhängigkeit von der Stimulusbedingung

Stimulusbedingung	N	Mittelwert (s)	Median (s)	Interquartilbereich (s)
Spontane Perzeptdauer	1364	3,07	2,64	1,87
Extern getriggerte Perzeptdauer	1135	2,68	2,28	0,84

Tab. 10: nichtparametrische Rangvarianzanalyse der Perzeptdauer (Gruppenvariable: Stimulusbedingung) n. Wilcoxon

Stimulusbedingung	N	Signifikanz (p, 2-seitig)
Spontan generierter Perzeptwechsel	1135	0,000
Extern getriggert Perzeptwechsel	1135	

3.2 Verhaltensdaten — fMRT-Untersuchung

Tab. 11: nichtparametrische Korrelationsanalyse zwischen Switch-Ende und Perzeptdauer (Stimulusfrequenz 5,0 Hz; Switch-Dauer 200 ms) n. Spearman

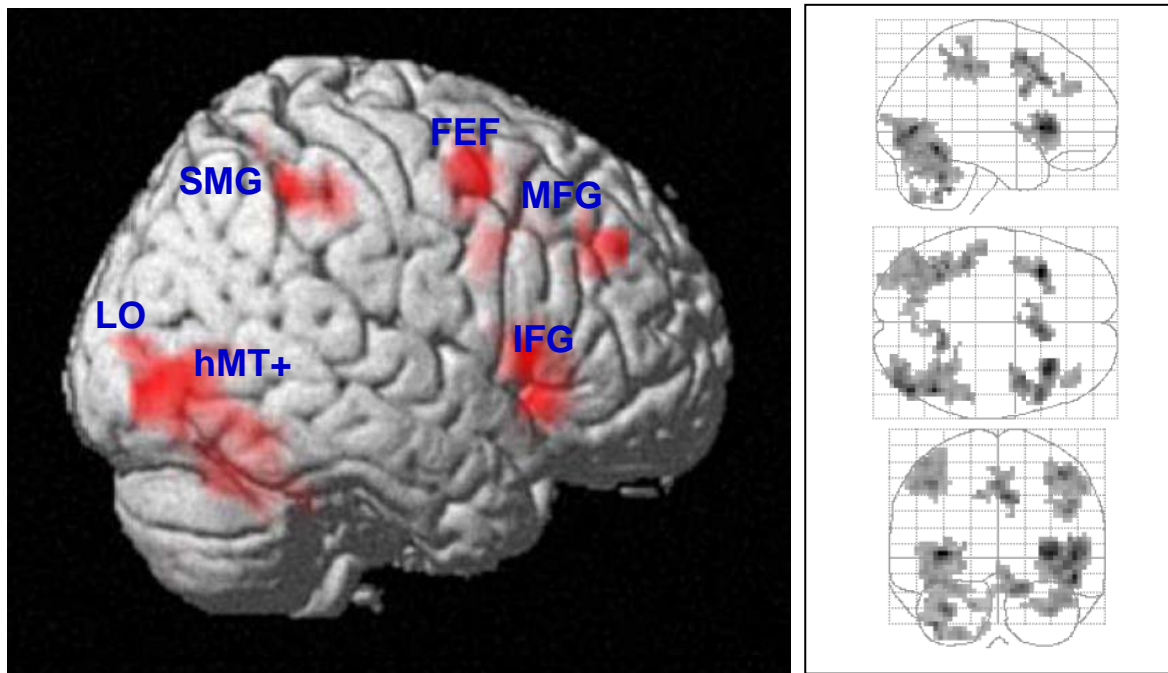
Probanden- anzahl	N	Median Δt (s)	Interquartilbereich Δt (s)	Korrelationskoeffizient	Signifikanz (p, 2-seitig)
Gesamt (20)	1135	0,47	0,54	0,50	0,000
16	771	0,41	0,30	0,69	0,000

3.3 Funktionelle MRT-Analyse

3.3.1 Wahrnehmung und Differenzierung ambigüser scheinbarer Bewegung

Der Gesamtkontrast sollte zunächst sämtliche mit der Durchführung der Aufgabe assoziierte Aktivierungen erfassen, d.h. die Primärverarbeitung des Stimulus, Wahrnehmung und Differenzierung der scheinbaren Bewegung sowie Planung und Ausführung der Antwort („all > baseline“). Die Analyse zeigte eine ausgedehnte Aktivierung des inferioren und dorsolateralen präfrontalen Kortex (inferiorer frontaler Gyrus [IFG], mittlerer frontaler Gyrus [MFG], frontales Augenfeld [FEF]), des mittleren Cingulums und des prä-supplementär-motorischen Areals (SMA), der vorderen Insel, des extrastriatalen bewegungssensitiven visuellen Kortex im Bereich des occipitotemporalen Übergangs [hMT+/V5] und des lateralen occipitalen Kortex [LO], des inferioren und superioren Parietallappens, des supramarginalen Gyrus [SMG], sowie des linken somatosensorischen Kortex und des Kleinhirns. Angesichts der starken Aktivierung werden die Ergebnisse aus Gründen der Übersichtlichkeit auf einem höheren Signifikanzniveau dargestellt (Voxel-Schwellenwert, $p < 0.05$ FWE korrigiert; Clustergröße > 40 Voxel), wobei alle Areale, die in der unkorrigierten Analyse zur Darstellung kommen, erfasst werden (s. Tab. 13 und Abb. 12).

Abb. 12: Gesamtkontrast (all > baseline)



Tab. 13: Wahrnehmung und Differenzierung von ambigüser scheinbarer Bewegung (all > baseline)

Region	Lokalisation der „Peak-Voxel“	Hemisphäre	MNI-Koordinaten (mm)			Z-Werte (Voxel-Level)
			x	y	z	
Frontal	Inferiorer frontaler Gyrus (IFG) (frontales operculum)	R>L	48	18	6	6.16
			-42	9	-6	5.14
	Frontales Augenfeld (FEF)	R	39	6	54	6.11
			39	45	33	5.40
			45	6	30	5.94
			6	18	39	6.27
Mittleres Cingulum	R>L	-12	9	42	5.52	
Prä-SMA	L~R	0	12	48	5.90	
Insel	Vordere Insel	L>R	-36	18	3	6.83
			33	24	3	6.58
Occipito-temporal	Mittlerer/inferiorer temporaler Gyrus hMT+/V5	R>L	48	-57	-12	6.60
			-39	-60	-12	5.47
			27	-87	-3	5.22
Inferior temporal	Lateraler occipitotemporaler Gyrus (Gyrus fusiformis)	L>R	-24	-87	0	5.08
			-42	-69	-15	5.69
Parietal	Postcentraler Gyrus	L	42	-60	-27	5.60
			-42	-33	48	5.90
	Supramarginaler Gyrus	R	-45	-36	60	5.58
			54	-33	45	5.55
			51	-45	48	5.45
Superiorer parietaler Lappen	L>R	-36	-45	60	5.38	
		33	-54	60	5.24	
Cerebellum	Hemisphäre	R>L	15	-51	-18	6.06
			-24	-72	-48	5.50
	Vermis	R>L	6	-54	-12	5.72

Voxel-Schwellenwert, $P < 0,05$ (FWE-korrigiert); alle Cluster mit > 40 Voxel.

3.3 Funktionelle MRT-Analyse

3.3.2 Spontan generierte Perzeptwechsel

Spontan generierte Perzeptwechsel resultierten in einer ausgedehnten beidseitigen Aktivierung des extrastriatalen visuellen Kortex im Bereich des dorsalen occipitalen Kortex sowie lateralen und ventralen occipitotemporalen Übergangs (hMT+, LO und Gyrus fusiformis), des beidseitigen dorsolateralen und medialen präfrontalen Kortex (Gyrus frontalis medius und inferior, mittleres Cingulum und prä-SMA), des beidseitigen somatosensorischen und motorischen Kortex, des parietalen Kortex (Lobus parietalis superior beidseits, Lobus parietalis inferior und Gyrus supramarginalis rechts), des Thalamus und des Kleinhirns (s. Abb. 13a und Tab. 14a).

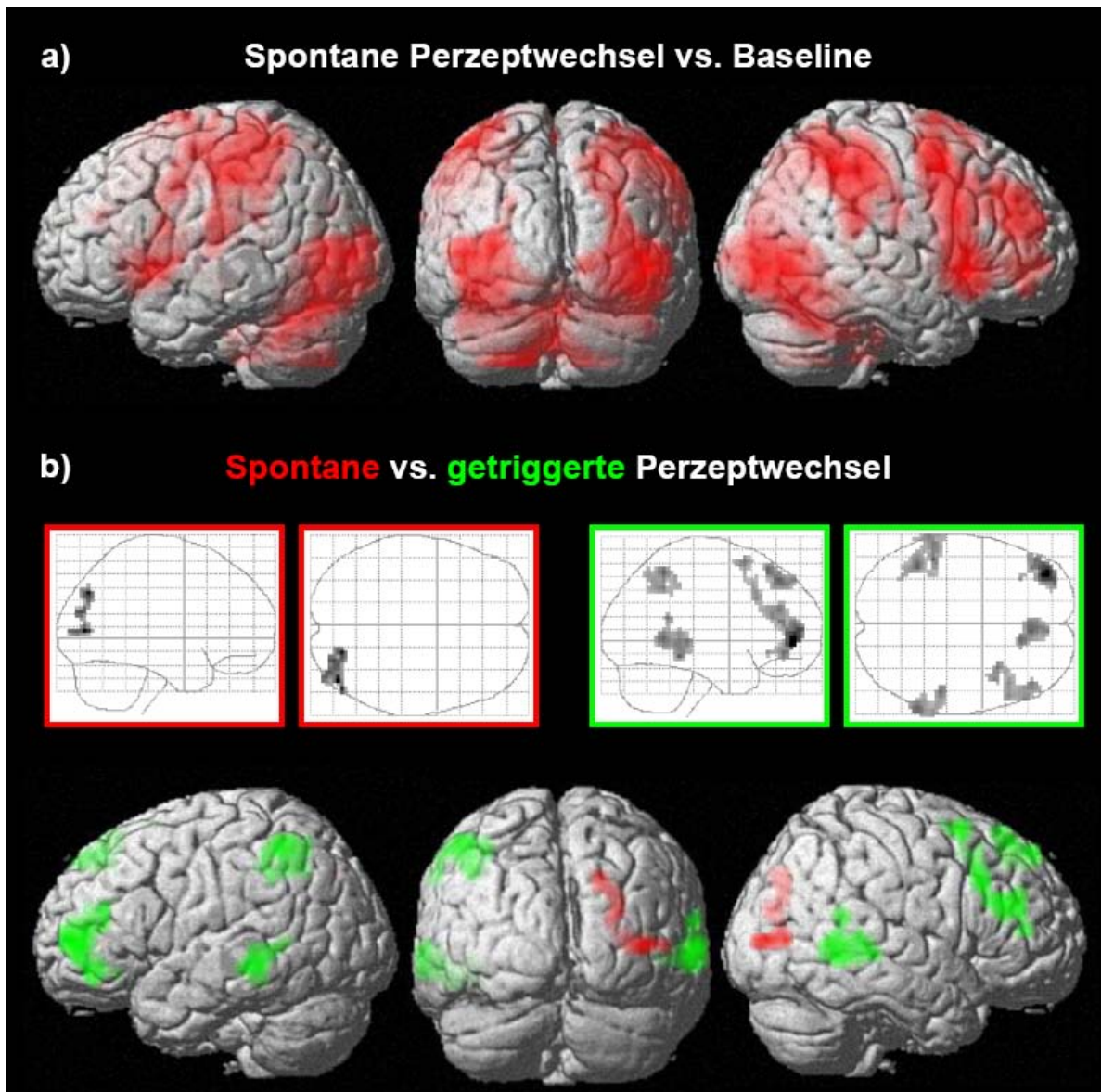
3.3.3 Spontan generierte vs. extern getriggerte Perzeptwechsel

Der differenzielle Kontrast von spontan generierten und extern getriggerten Perzeptwechseln ergab eine relative Mehraktivierung bei spontanen Perzeptwechseln im Bereich des dorsalen occipitalen Kortex und occipitotemporalen Übergangs (hMT+/V5) rechts. Im umgekehrten Vergleich zeigten präfrontale Areale (Gyrus frontalis medius beidseits und superiorer Gyrus frontalis medialis links), superior temporale Areale (dorsaler Gyrus temporalis superior und medius beidseits) und inferior parietale Areale (Lobus parietalis inferior links) eine signifikant höhere Aktivierung bei den getriggerten Perzeptwechseln (s. Abb. 13b und Tab. 14b).

3.3.4 Zeitliche Analyse der Aktivierung

Die Analyse der hämodynamischen Antwortlatenzen ergab eine klare zeitliche Reihenfolge, vom occipitotemporalen Übergang rechts bis zum linken Motorkortex. Dabei trat die Aktivierung im Bereich des occipitotemporalen Kortex, rechts inferioren frontalen Kortex, parietalen Kortex und des Kleinhirns signifikant vor der kanonischen HRF auf, wohingegen der dorsolaterale präfrontale Kortex beidseits, Thalamus, prä-SMA und Motorkortex ihr Aktivitätsmaximum nach der HRF erreichten. Der paarweise Vergleich der hämodynamischen Latenzen zeigte, dass der linke dorsolaterale präfrontale Kortex bei getriggerten Perzeptwechseln signifikant früher aktiviert war als bei spontanen ($P = 0.0004$, Bonferroni-korrigiert für die Anzahl an aktivierten Clustern; s. Abb. 14).

Abb. 13: Spontan generierte vs. extern getriggerte Perzeptwechsel



a) Mit spontan generierten Perzeptwechseln assoziierte Aktivierung (rot) projiziert auf ein Oberflächenmodell des MNI-Templates (SPM2). b) Differenzielle Aktivierung spontaner (rot) und getriggelter (grün) Perzeptwechsel als „Maximum Intensity Projection“ (Glas-Brain, oben) und projiziert auf das MNI-Oberflächenmodell.

3.3 Funktionelle MRT-Analyse

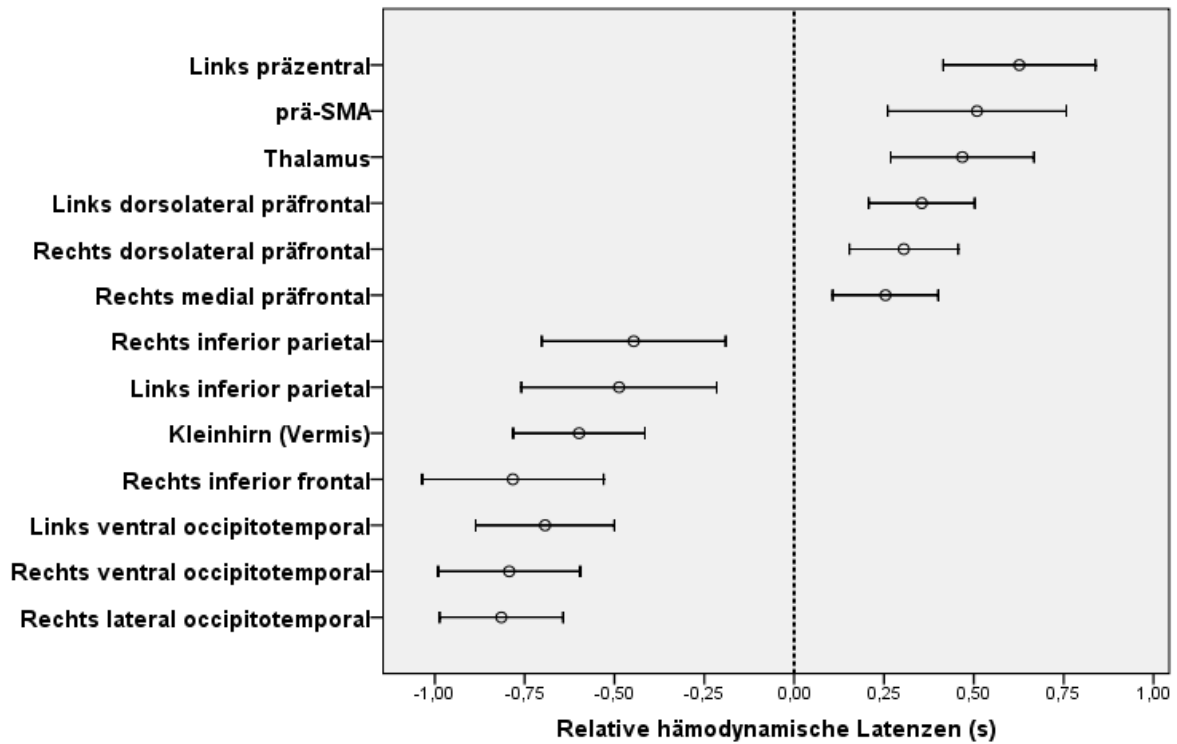
Tab. 14a: Mit spontanen Perzeptwechslern assoziierte Aktivierung						
Region	Lokalisation der "Peak-Voxel"	Hemisphäre	MNI-Koordinaten (mm)			Z-Werte (Voxel-Level)
			x	y	z	
Frontal	Gyrus präcentralis	R~L	42	6	51	6.11 *
			-45	-24	45	5.75 *
	Gyrus frontalis medius		33	39	18	6.03 *
	Gyrus frontalis inferior	R>L	48	18	6	6.01 *
	Mittleres Cingulum		9	18	39	6.02 *
Prä-SMA / SMA		6	15	54	5.28 *	
Insel	Vordere Insel	R~L	-33	21	3	6.71 *
			33	24	0	6.59 *
Occipito-temporal	Occipitotemporaler Übergang (hMT+/V5)	R>L	48	-57	0	6.62 *
			-45	-69	-9	5.81 *
	Lateraler occipitaler Kortex (LO)		33	-84	-6	5.74 *
			-39	-81	-9	5.24 *
Parietal	Somatosensorischer Kortex	L	-48	-24	45	5.75 *
	Lobus parietalis inferior	R	48	-45	48	5.94 *
	Gyrus supramarginalis		54	-33	48	5.31 *
	Lobus parietalis superior	R>L	33	-45	51	5.78 *
			-36	-51	60	5.42 *
Cerebellum	Vermis	R>L	3	-60	-18	6.07 *
	Hemisphären	R~L	-42	-57	-27	5.98 *
			45	-60	-30	5.78 *
Thalamus		R>L	6	-15	6	5.84 *
			-15	-15	5	5.36 *

Voxel-Schwellenwert, P < 0,001 unkorrigiert; Cluster-Schwellenwert, P < 0,05 korrigiert.
 * Alle Peak-Voxel "überstanden" eine FWE-Korrektur mit einem Schwellenwert von P < 0,05..

Tab. 14b: Differenzielle Aktivierung von getriggerten und spontanen Perzeptwechslern						
Getriggerte Perzeptwechsel						
Frontal	Gyrus frontalis medius	l > r	-36	48	0	4.60
			33	12	63	3.33
	Gyrus frontalis medialis	r	6	39	48	3.54
Temporal	Gyrus temporalis superior/medius	l	-48	-39	-12	3.61
		r	63	-51	3	3.53
Parietal	Lobus parietalis inferior	l	-42	-51	54	3.54
Spontane Perzeptwechsel						
Occipitotemporal	Occipitotemporaler Übergang/ Gyrus occipitalis medius	r	42	-78	6	3.27

Voxel-Schwellenwert, P < 0,01 unkorrigiert; Cluster-Schwellenwert, P < 0,05 korrigiert.

Abb. 14: Relative hämodynamische Latenzen



Das Plot zeigt die relativen Latenzen der hämodynamischen Antwort (in Sekunden) der an den spontanen Perzeptwechseln beteiligten Regionen. Die Fehlerbalken zeigen das 95%-Konfidenzintervall. 0 bezieht sich auf das Maximum der kanonischen hämodynamischen Antwort (cHRF). Im direkten Vergleich war der linke dorsolaterale präfrontale Kortex in der getriggerten Bedingung signifikant früher "aktiv" als in der spontanen Bedingung (* $P = 0.0004$, Bonferroni-korrigiert für die Anzahl an aktivierten Cluster).

4 Diskussion

Die folgende Diskussion gliedert sich in zwei Teile. Im ersten Teil werden die Ergebnisse des Verhaltensexperiments diskutiert. Dabei geht es zum einen um die psychophysiologische Interpretation der erhobenen Verhaltensdaten, zum anderen um eine Analyse der untersuchten Stimulusvarianten in Hinblick auf deren Anwendbarkeit in der nachfolgenden fMRT-Untersuchung. Die Ergebnisse der fMRT-Untersuchung werden im zweiten Teil diskutiert. Dabei werden die Ergebnisse der einzelnen Analysen in den Kontext der relevanten Literatur gestellt und Rückschlüsse über den neuronalen Mechanismus von spontanen Perzeptwechseln im visuellen System gezogen.

4.1 Paradigma

Am Beispiel der ambigüen scheinbaren Bewegung wird die sich in kurzen Zeitintervallen wiederholende Aktualisierung und Interpretation von visueller Information „offensichtlich“. Ein wesentliches Ziel der vorliegenden Arbeit war, dieses Phänomen in einem Paradigma anzuwenden, das eine Untersuchung der zugrundeliegenden neuronalen Prozesse mit bildgebenden Verfahren ermöglicht. Um die zeitliche Komponente der perzeptuellen Integration der visuellen Information besser zu verstehen, wurden im Verhaltensexperiment zunächst verschiedene Bedingungen untersucht, die sich ausschließlich in den zeitlichen Eigenschaften des Stimulusmaterials unterschieden. Ein Kernproblem bei der Anwendung ambigüer Stimuli in Verhaltensstudien liegt dabei in der absoluten Subjektivität des wahrgenommenen Perzeptwechsels, der sich somit einer objektiven Kontrolle entzieht. Mögliche Rückschlüsse über Unterschiede zwischen den Bedingungen können somit nur über eine statistische Analyse indirekter Messgrößen wie der Perzeptdauer oder Perzeptwechselrate gezogen werden.

4.1.1 Spontan generierte Perzeptwechsel

Im Verhaltensexperiment wurde zuerst der spontan generierte Perzeptwechsel untersucht. Der Gesamtmedian der Perzeptdauer für alle Stimulusfrequenzen lag bei 2,69 s. Somit war die spontane Perzeptwechselrate in einem mit anderen bisher untersuchten ambigüen

Objekten, wie z.B. der Necker-Würfel oder andere Paradigmen mit scheinbarer Bewegung, vergleichbaren zeitlichen Bereich (Gomez, Argandona et al. 1995). Die frequenzbezogene Häufigkeitsverteilung der Perzeptdauer aller Probanden entsprach einer Lognormalverteilung wie sie in biologischen, nicht zeitlich zufällig ablaufenden Prozessen häufig beobachtet werden. Die interindividuelle Heterogenität und intraindividuelle Homogenität der beobachteten Perzeptdauer weist darauf hin, dass der spontane Perzeptwechsel primär auf stimulusunabhängigen, individuellen Eigenschaften des Gehirns beruht. Kritiker könnten einwenden, dass die interindividuelle Heterogenität der erhobenen Daten auf subjektive Einflussfaktoren wie Intention, visuelle Aufmerksamkeit oder Augenbewegungen zurückgeführt werden könnten. Tatsächlich konnten diese Effekte nicht ausgeschlossen werden. Das Versuchsdesign und die Durchführung des Verhaltensexperiments waren jedoch sehr präzise auf die untersuchten Zielgrößen und eine weitestgehende Minimierung sekundärer Einflussfaktoren zugeschnitten. Die Probanden waren sich des ambigüösen und scheinbaren Charakters der wahrgenommenen Bewegung nicht bewusst und bestätigten dies nach Ende des Experiments. Durch die randomisierten, unterschiedlich langen Pausen zwischen den Trials und durch kurze Untersuchungsblöcke wurde versucht, ein Absinken der visuellen Aufmerksamkeit zu vermeiden. Auch wenn ein wahrscheinlich sekundärer Zusammenhang zwischen Augenbewegung und Perzeptwechselrate besteht (Orbach und Olson 1969), weisen neuere Untersuchungen darauf hin, dass unerwünschte Augenbewegungen keinen Perzeptwechsel auslösen konnten (Verstraten, Hooge et al. 2001; van Dam und van Ee 2006). Um eine Beeinflussung der Perzeptsteuerung durch Augensakkaden zu minimieren, wurden alle Probanden in einem Übungsdurchgang vor dem eigentlichen Versuch instruiert, auf einen zentralen Fixationspunkt (Kreuz) innerhalb des „rotierenden“ Kreises zu fokussieren.

In der Gruppenanalyse aller Probanden wurde der Einfluss verschiedener zeitlicher Stimuluseigenschaften auf den Perzeptwechsel untersucht. Dabei war die Perzeptdauer signifikant von der Stimulusfrequenz, also der scheinbaren Rotationsgeschwindigkeit des Kreisbildes, abhängig. Eine höhere Stimulusfrequenz bewirkte eine kürzere Perzeptdauer bzw. eine höhere Perzeptwechselrate. Dies bestätigt die Ergebnisse von Brouwer, die eine Abhängigkeit der Perzeptdauer von Punktdichte und Punktgeschwindigkeit in einem Bewegungsparadigma zeigten (Brouwer und van Ee 2006). Kritisch muss angemerkt werden, dass auf Ebene der einzelnen Probanden kein signifikanter Einfluss der Stimulusfrequenz auf die Perzeptdauer nachgewiesen werden konnte.

4.1 Paradigma

Als wahrscheinliche Erklärung hierfür ist in erster Linie die geringe Einflussstärke der Frequenz anzuführen, so dass die Anzahl der Trials pro Proband ($n = 90$) für einen statistischen Nachweis nicht ausreichte. Ein wesentlicher Vorteil des angewandten Paradigmas gegenüber anderen bisher angewandten Paradigmen bestand in der Robustheit des Perzeptwechsel, d.h. einer reproduzierbaren, gleichförmigen und klar abgrenzbaren Drehrichtungsänderung. Der im ersten Teil des Verhaltensexperiments nachgewiesene signifikante Einfluss der Frequenz, also einer objektiven physikalischen Stimuluseigenschaft, auf die resultierende Perzeptwechselrate untermauert die Annahme eines zugrundeliegenden präsemantischen Regelmechanismus.

4.1.2 Extern getriggerte Perzeptwechsel

Im nächsten Durchgang wurde der Einfluss einer Irregularität der Stimuluspräsentation auf den Perzeptwechsel untersucht. Dabei wurde die Dauer eines einzelnen Frames pro Trial um 50 % bzw. 100 % verlängert. Ein grundlegendes Problem bei der Beurteilung des Effekts dieser vorgenommenen Manipulation lag darin, dass eine unmittelbare und objektive Unterscheidung zwischen spontan generierten und extern getriggerten Perzeptwechseln nicht möglich war. Die Versuchsteilnehmer berichteten unabhängig von der Bedingung, dass der Wechsel der Drehrichtung mit dem Eindruck eines kurzen „Stillstandes“ des Kreises einherging. Dieser Eindruck wurde zwar mehr oder weniger prägnant erlebt, jedoch keine unterschiedlichen Bedingungen erkannt. Die Wirksamkeit der Manipulation auf den Perzeptwechsel konnte somit nur durch eine statistische Analyse der zeitlichen Beziehung zwischen Manipulation und Perzeptdauer erfolgen. Um spontane und getriggerte Perzeptwechsel zu unterscheiden, erfolgte die Manipulation daher zeitlich vor dem mittleren spontanen Perzeptwechsel.

In der 7,5 Hz und 6,0 Hz Bedingung lies sich kein signifikanter Einfluss der Manipulation nachweisen. Eine signifikant verschiedene Perzeptdauer konnte einzig mit einem Switch von 200 ms bei einer Stimulusfrequenz von 5,0 Hz nachgewiesen werden. Als Erklärung hierfür lassen sich verschiedene Einflussfaktoren diskutieren. Da die Switch-Dauer relativ zur Stimulusfrequenz erfolgte und somit bei den 7,5 Hz und 6,0 Hz Frequenzen absolut gesehen kürzer war, könnte diese in den höheren Frequenzen nicht ausreichend lang gewesen sein. Des Weiteren bewirkten höhere Stimulusfrequenzen eine kürzere spontane Perzeptdauer, so dass bei höheren Frequenzen der spontane Perzeptwechsel näher am a

priori festgelegten Zeitfenster der Manipulation lag, was eine statistische Unterscheidung erschwert haben könnte. In der Gruppenanalyse lag die Korrelation zwischen der 200 ms-Manipulation und der Perzeptdauer bei 5,0 Hz zwischen 0,33 im Verhaltensexperiment und 0,50 im fMRT-Experiment. Die zeitliche Verteilung der Perzeptdauer der einzelnen Probanden wies erhebliche Unterschiede auf. Unter Berücksichtigung einer visuomotorischen Reaktionszeit von ca. 0,5 s lagen im Verhaltensexperiment bei 60 % und im fMRT-Experiment bei 70 % der Probanden 50 % Antworten in einem Bereich kleiner 0,5 s. Betrachtet man nur diese ausgewählten Probanden lag die Korrelation zwischen dem Auftreten des Switch und dem wahrgenommenen Perzeptwechsel mit einem Korrelationskoeffizienten von 0,7 deutlich höher als im gesamten Kollektiv. Die Perzeptdauer der übrigen Versuchsteilnehmer zeigte dahingegen keinen signifikanten Bezug zum Auftreten der Manipulation, was die Hypothese einer interindividuell unterschiedlichen Beeinflussbarkeit des Perzeptwechsels untermauert. Kanai untersuchte den Einfluss eines kurzen „Blitzes“, der neben verschiedenen ambigüen Stimuli präsentiert wurde (Kanai, Moradi et al. 2005). In Übereinstimmung mit unseren Ergebnissen beobachteten sie, dass ein Perzeptwechsel typischerweise 0,5 s bis 1 s nach dem Blitz auftrat. Die Aussagekraft der extern getriggerten Bedingungen muss kritisch diskutiert werden. Da der spontane Perzeptwechsel nicht willkürlich unterdrückbar war, konnte eine Differenzierung nur durch die „zeitliche Positionierung“ der Manipulation vor dem zu erwartenden spontanen Perzeptwechsel erzielt werden. Perzeptwechsel, die vor dem Auftreten der Manipulation erfolgten, wurden als spontan generiert gewertet. Die Wahl des Manipulationszeitpunktes bewegte sich also in einem Spannungsfeld unterschiedlicher Interessen. Zum einen ermöglichte ein „früher“ Manipulationszeitpunkt eine bessere Differenzierbarkeit der beiden Bedingungen. Zum anderen führte eine zunehmende Differenz der Perzeptdauer zu einer entsprechenden Konfundierung der fMRT-Untersuchung durch eine unterschiedlich lange visuelle Stimulationsdauer.

Zusammenfassend ergeben sich aus dem Verhaltensexperiment folgende Schlussfolgerungen. Die Analyse des Paradigmas bestätigt einen zeitlich nicht zufällig auftretenden, eindeutig abgrenzbaren und reproduzierbaren Perzeptwechsel. Dieser tritt zeitlich betrachtet intraindividuell relativ konstant auf und unterscheidet sich interindividuell in einem Bereich von wenigen Sekunden. Dabei konnten objektive und subjektive Einflussfaktoren auf die spontane Perzeptdauer bestätigt werden. Durch eine

4.1 Paradigma

Manipulation der Stimuluspräsentation gelang es, einen Perzeptwechsel experimentell auszulösen. Die Voraussetzungen hierzu waren von Eigenschaften des Stimulus und der Probanden abhängig.

4.2 Integration von visueller Information zu einem zeitlich ausgedehnten Perzept

4.2.1 Ergebnisse der Verhaltensuntersuchung

Hinsichtlich der einleitend dargestellten Debatte, ob Perzeptwechsel im visuellen System auf „Bottom-up“- oder „Top-down“-Mechanismen beruhen, ergibt sich aus der Analyse der Verhaltensdaten kein eindeutiges Votum, wenngleich die Ergebnisse auf eine zentrale Rolle früher Verarbeitungsprozesse hinweisen. Für eine „Bottom-up“-Steuerung spricht eine signifikante Beeinflussung des Perzeptwechsels durch physikalische Stimuluseigenschaften. Allerdings korrelierte die Perzeptdauer nicht mit der Anzahl an präsentierten Frames. Bei niedrigeren Stimulusfrequenzen (und entsprechend längerer Perzeptdauer) genügten weniger Frames um einen Perzeptwechsel auszulösen als bei höheren Frequenzen (mit vergleichsweise kürzerer Perzeptdauer). Setzt man die Anzahl der Frames mit der „Stärke“ der Stimulation gleich, wofür es allerdings keine physiologische Evidenz gibt, widerspräche diese Beobachtung der Annahme, dass spontane Perzeptwechsel allein durch „Sättigungseffekte“ auf einer frühen sensorischen Verarbeitungsebene bedingt sein könnten. Dass sich ein Perzeptwechsel allein durch eine Irregularität der Stimulusfrequenz auslösen lässt, unterstützt wiederum eine „Bottom-Up“-Theorie der Perzeptsteuerung. So könnte die Manipulation zu einem „Abbruch“ eines ansonsten autonom arbeitenden sensorischen Integrationsmechanismus führen und somit die Generation eines neuen Perzepts initiieren. Der eindeutige, aber absolut gesehen relativ geringe Einfluss der Stimulusfrequenz deutet auf einen relativ robusten, von äußeren Faktoren weitestgehend unabhängigen „hart implementierten“ Mechanismus hin.

Die nachgewiesene Adaption der spontanen Perzeptwechselrate lässt sich im Sinne beider Ansätze interpretieren. Zum einen deutet die im Verlauf des Experiments abnehmende Perzeptdauer auf Bahnungs- und Sättigungseffekte auf einer frühen sensorischen Verarbeitungsebene hin, zum anderen könnte die zunehmende Erfahrung der Probanden und damit einhergehende Veränderungen der visuellen Aufmerksamkeit und Erwartungshaltung die Perzeptwechsel „von oben herab“ beeinflussen.

Zusammenfassend weisen die Ergebnisse des Verhaltensexperiment jedoch darauf hin, dass die perzeptuelle Integration der dargebotenen sensorischen Information und die damit einhergehende ständige Aktualisierung des wahrgenommenen Perzepts in erster Linie auf Eigenschaften früher sensorischer Verarbeitungsprozesse des Gehirns beruhen (Poppel 2004), die jedoch Einflüssen höherer kognitiver Prozesse unterliegen.

4.2.2 Ergebnisse der fMRT-Untersuchung

Wahrnehmung und Differenzierung von ambigüser scheinbarer Bewegung

Das Ergebnis des Gesamtkontrastes („all > baseline“) entspricht dem Muster zahlreicher bildgebender Untersuchungen von visuellen Paradigmen mit scheinbarer Bewegung. Wird ein einzelner visueller Stimulus in einer geeigneten Frequenz an verschiedenen Lokalisationen des Gesichtsfeldes präsentiert, nehmen wir eine scheinbare Bewegung des Stimulus zwischen diesen Lokalisationen wahr. Dieses Phänomen wurde in verschiedenen fMRT-Paradigmen angewandt, um die eigentliche „Bewegungskomponente“ der Bewegungswahrnehmung zu untersuchen. Muckli konnte zeigen, dass scheinbare Bewegung zu einer Aktivierungen in hMT+ („human motion complex“) führte (Muckli, Kriegeskorte et al. 2002). Zahlreiche weitere bildgebende Studien bestätigten eine bewegungsabhängige Aktivierungszunahme in hMT+ (Zeki, Watson et al. 1991; Watson, Myers et al. 1993; Tootell und Taylor 1995; Sunaert, Van Hecke et al. 1999). Das Hauptcluster der mit spontanen Perzeptwechseln assoziierten Aktivierung im Bereich des occipitotemporalen Übergangs umfasst die Lokalisation von hMT+(V5), wie sie in einer Vielzahl von bildgebenden Studien über die Wahrnehmung von echter und scheinbarer Bewegung (Watson, Myers et al. 1993; Goebel, Khorrám-Sefat et al. 1998; Muckli, Kriegeskorte et al. 2002; Sterzer, Russ et al. 2002) und einer Metaanalyse der veröffentlichten Daten (Wilms, Eickhoff et al. 2005) beschrieben wurde. Die Aktivierung reichte darüber hinaus bis an den lateralen occipitalen Kortex und umfasste dort ein Areal, das als sog. kinetische occipitale Region beschrieben wird. Diese wird typischerweise durch bewegte Konturen aktiviert (Dupont, De Bruyn et al. 1997; Van Oostende, Sunaert et al. 1997) und wurde in einem ähnlichen Versuch beobachtet (Sterzer, Russ et al. 2002). Die Aktivierungen des rechten mittleren und lateralen präfrontalen Kortex sowie des frontalen Augenfeldes decken sich dahingegen mit Ergebnissen von Untersuchungen der zentralen Repräsentation von Augenbewegungen und Ausrichtung der visuell-räumlichen

4.2 Integration von visueller Information zu einem zeitlich ausgedehnten Perzept

Aufmerksamkeit (Gitelman, Parrish et al. 2002). In ähnlicher Weise werden die parietalen Areale mit Funktionen der räumlich-visuellen Verarbeitung, der räumlichen Aufmerksamkeit und des Arbeitsgedächtnisses in Verbindung gebracht (Fink, Halligan et al. 1996; Corbetta 1998). Im Bereich des ventralen occipitotemporalen Kortex reichte die Aktivierung bis an den fusiformen Gyrus heran, der bereits in einer der ersten Studien über die Wahrnehmung ambigüser Figuren beschrieben wurde (Kleinschmidt, Buchel et al. 1998). Darüber hinaus waren spontane Perzeptwechsel mit einer Aktivierung medialer und dorsolateraler präfrontaler Areale assoziiert, die weitestgehend mit Ergebnissen vorausgehender Studien über die Wahrnehmung von ambigüsen Stimuli übereinstimmen (Kleinschmidt, Buchel et al. 1998; Lumer, Friston et al. 1998; Sterzer, Russ et al. 2002; Sterzer und Kleinschmidt 2007). Die Rolle dieser Areale wird im folgenden Abschnitt diskutiert.

„Wer“ löst den spontan generierten Perzeptwechsel aus?

Um dieser Frage nachzugehen wurden zwei Untersuchungen durchgeführt, zum einen eine Analyse der Aktivierungsunterschiede zwischen spontan generierten und extern getriggerten Perzeptwechsel, zum anderen eine Analyse der zeitlichen Reihenfolge der Aktivierung.

Jede Bedingung für sich betrachtet, waren spontane und getriggerte Perzeptwechsel mit einer Aktivierung weitgehend übereinstimmender Hirnregionen assoziiert. Das bestätigt, dass das Paradigma tatsächlich nahezu identische Anforderungen und Inhalte verglich. Im direkten Vergleich zeigte sich eine relative Mehraktivierung bei spontan generierten Perzeptwechseln im Bereich des occipitotemporalen Übergangs rechts. Eine ergänzende Korrektur für kleine Volumina im Bereich des kontralateralen Areals zeigte hier den gleichen Effekt. Weitere, in vorausgehenden Studien berichtete Areale, wie z.B. im Bereich des rechts inferioren frontalen Kortex, zeigten auch nach Korrektur für entsprechend kleine Volumina keine signifikanten Unterschiede. Passend zur Interpretation der Verhaltensdaten weisen die Ergebnisse der funktionellen Analyse also darauf hin, dass spontan generierte Perzeptwechsel im wesentlichen mit einer Aktivierung auf Ebene der höheren sensorischen Verarbeitung assoziiert waren, d.h. mit Arealen, die im wesentlichen mit der Perzeptrepräsentation beschäftigt sind. Im Gegensatz dazu zeigten Areale im Bereich des dorsolateralen präfrontalen, superior temporalen und links inferior parietalen Kortex eine deutlichere Aktivierung bei getriggerten Perzeptwechseln, was darauf hinweist, dass jene

Regionen eher bei der Reaktion auf den Perzeptwechsel eine Rolle spielen als bei dessen Initiierung. Diese Interpretation wird durch die Beobachtung gestützt, dass der linke dorsolaterale Kortex, welcher den größten Aktivierungsunterschied zwischen den Bedingungen aufwies, in der spontanen Bedingung signifikant später aktiv war als in der getriggerten. Die differenzielle Mehraktivierung des linken dorsolateralen präfrontalen Kortex in der getriggerten Bedingung passt außerdem gut zu dessen postulierter Rolle bei der Integration von sensorischer Information im Rahmen von Wahrnehmungsentscheidungen (Heekeren, Marrett et al. 2004; Rorie und Newsome 2005; Heekeren, Marrett et al. 2006).

Lumer et al. untersuchten ambigüose und nichtambigüose Perzeptwechsel unter binokularer Rivalität (Lumer, Friston et al. 1998). Dabei beobachteten sie ein ähnliches Aktivierungsmuster des Gesamtkontrasts. Sie interpretierten die Aktivierung frontoparietaler Areale während Perzeptwechsel unter binokularer Rivalität im Sinne einer aktiven Steuerung der visuellen Aufmerksamkeit auf verschiedene „innere Interpretationen“ der dargebotenen visuellen Information. In einer Analyse der fMRT-Aktivierung während spontaner Perzeptwechsel von klassischen ambigüosen Bildern wie z.B. „Vase - Gesichter“ oder „Junge Frau - Alte Frau“ (s. Abb. 3) fanden Kleinschmid et al. nicht nur Aktivierungen im ventralen occipitalen Kortex sowie in parietalen, höheren visuellen Arealen, sondern gleichzeitig eine „Deaktivierung“ in Bereich der primären Sehrinde und des Pulvinars (Kleinschmidt, Buchel et al. 1998). Die Aktivierungen der höheren visuellen und parietalen Areale wurde als Ausdruck einer Re-Interpretation des primär visuellen Inputs gedeutet, wohingegen die „Deaktivierungen“ als eine Art transiente „Unterbrechung“ von Binding-Prozessen gedeutet wurde, welche sonst die perzeptuelle Stabilität aufrecht erhalten. Eine weitere Arbeit untersuchte eine „Spinning Wheel Illusion“, die ähnlich dem in dieser Arbeit vorgestellten Paradigma zwei bis auf die Drehrichtung identische Perzepte erzeugt (Sterzer, Russ et al. 2002). Die Perzeptwechselbezogene Analyse ergab eine Aktivierung frontaler, parietaler, occipitotemporaler und prämotorischer Arealen, die weitestgehend dem hier vorgestellten Aktivierungsmuster des Gesamtkontrastes entsprach. Die Ähnlichkeit der Ergebnisse bestätigt eine Beteiligung der entsprechenden Areale an der Prozessierung des Stimulus und der Aufgabe, klärt jedoch nicht deren Beitrag zum Perzeptwechsel. In einer späteren Studie haben die Autoren versucht, das Problem wechselnder Wahrnehmungsinhalte zu kontrollieren, in dem sie die

4.2 Integration von visueller Information zu einem zeitlich ausgedehnten Perzept

Wahrnehmung ambigüer Stimuli mit der Wahrnehmung von in der gleichen Abfolge präsentierten nichtambigüen Stimuli, der sog. "Replay-Bedingung" verglichen (Sterzer und Kleinschmidt 2007). Dabei beobachteten sie, dass die Aktivierung im Bereich des rechten inferioren frontalen Kortex in der ambigüen Bedingung im Vergleich mit der eindeutigen Bedingung signifikant früher auftrat. Daraus schlossen die Autoren, dass höhere kognitive Prozesse eine initiiierende Rolle bei spontanen Perzeptwechseln unter der Bedingung einer konstanten sensorischen Stimulation spielen.

Die hier vorgestellten Ergebnisse der Analyse der hämodynamischen Antwortlatenzen bestätigten eine relative frühe Aktivierung des rechten inferioren frontalen Kortex in der Bedingung der spontanen Perzeptwechsel. Zusammen mit den extrastriatalen Arealen im Bereich des occipitotemporalen Übergangs zeigte der rechte inferiore frontale Kortex die früheste Aktivierung. Eine den höheren sensorischen Arealen vorausgehende Aktivierung der frontalen Areale, wie sie berichtet wurde (Sterzer und Kleinschmidt 2007), konnte jedoch nicht bestätigt werden, so dass weder der Vergleich der Amplituden noch die Abfolge der Aktivierung auf eine initiiierende Rolle des frontalen Kortex bei spontanen Perzeptwechseln hindeutet. Dennoch weist die frühe Koaktivierung der occipitotemporalen und inferior frontalen Areale darauf hin, dass das wahrgenommene Perzept nicht alleine durch auf entsprechende Stimuluseigenschaften (in diesem Fall Bewegung) spezialisierte Areale repräsentiert wird sondern durch ein komplexes Netzwerk aus höheren sensorischen und präsemantischen Arealen. Im Vergleich dazu waren die dorsolateralen präfrontalen, parietalen sowie primären und supplementären motorischen Areale signifikant später involviert, was die Annahme einer Assoziierung mit sekundären Aufgaben- und Aufmerksamkeits-spezifischen Funktionen untermauert.

Dabei muss die Interpretation der hämodynamischen Latenzen mit Vorsicht erfolgen, da die beobachteten Unterschiede auch durch physiologische Eigenschaften der verschiedenen Hirnregionen bedingt sein könnten. Angesichts der plausiblen Abfolge der Aktivierung von primär sensorischen bis zu höheren kognitiven und motorischen Arealen, erscheint eine Verursachung durch rein hämodynamische Unterschiede der entsprechenden Areale jedoch sehr unwahrscheinlich. Ebenfalls gegen eine physiologische Erklärung spricht die Beobachtung, dass einzelne Areale einer anatomischen Region ein frühes Aktivierungsmaximum zeigten (wie der rechte inferiore frontale Kortex), wohingegen andere Areale der gleichen Region ein spätes Aktivierungsmaximum aufwiesen (wie der dorsolaterale präfrontale Kortex).

In Bezug auf die eingangs vorgestellte „Top-down vs. Bottom-up“-Debatte weisen die erhobenen Daten darauf hin, dass spontane Perzeptwechsel nicht durch den Einfluss „höherer“ kortikaler Areale ausgelöst werden, sondern aus sensorischen Integrationsprozessen auf der Ebene der höheren visuellen Verarbeitung und präsemantischen Perzeptrepräsentation resultieren.

5 Zusammenfassung

Das Phänomen der zweideutigen Perzeption offenbart eine fundamentale Eigenschaft des menschlichen Gehirns, die fortwährend ablaufende Integration von sensorischer Information zu einem zeitlich ausgedehnten Perzept. Diese sensorische Integration bildet die Grundvoraussetzung einer weiteren sequentiellen Prozessierung und Basis höherer kognitiver Operationen. Der „Sonderfall“ von zweideutigen visuellen Stimuli offenbart diesen ansonsten unbewusst ablaufenden Prozess einer ständigen Aktualisierung und Neuinterpretation der dargebotenen sensorischen Information. Anhand von klassischen ambigüen Stimuli ist es schwierig, zwischen dem auslösenden Mechanismus des Perzeptwechsels und sekundären Effekten zu unterscheiden, die durch den Wechsel der wahrgenommenen Perzepte und ihrer semantischen Verschiedenheit, eine Verschiebung der räumlichen Aufmerksamkeit oder aufgabenbezogene Aspekte bedingt sind.

Ziel der vorliegenden Arbeit war die methodische Entwicklung, verhaltensbezogene Validierung und funktionelle Untersuchung eines visuellen Paradigmas, welches eine Unterscheidung des auslösenden Mechanismus spontaner Perzeptwechsel und sekundärer Stimulus- und Aufgaben-bezogener Effekte erlaubt. Ein wesentliches methodisches Ziel bestand darin, einen ansonsten identischen Perzeptwechsel zu generieren, welcher sich entweder spontan (d.h. durch das Gehirn selbst) oder extern (d.h. durch eine experimentelle Manipulation) auslösen lässt. Wohlschläger konnte zeigen, dass sich durch die alternierende Präsentation von zwei rotationsversetzten aus Punkten bestehenden Kreisen mit einer geeigneten Frequenz eine mehrdeutige scheinbare Rotationsbewegung erzeugen lässt (Wohlschläger 2000). Darauf aufbauend entstand die Hypothese, dass sich durch eine unbemerkte Irregularität der Stimuluspräsentation, d.h. die Manipulation der Präsentationsdauer eines Einzelbildes, ein Perzeptwechsel extern auslösen („triggern“) ließe.

Das Verhaltensexperiment hatte zwei Ziele, erstens den Einfluss der zeitlichen Stimuluseigenschaften (d.h. der Stimulusfrequenz) auf den Perzeptwechsel (d.h. die Perzeptdauer und Perzeptwechselrate) zu untersuchen, und zweitens zu analysieren, ob und unter welchen Bedingungen ein Perzeptwechsel experimentell ausgelöst werden kann.

Die Ergebnisse des Verhaltensexperimentes bestätigen, dass die spontane Perzeptdauer von der Stimulusfrequenz, also einer objektiven physikalischen Stimuluseigenschaft, abhängig war. Dabei bewirkten höhere Stimulusfrequenzen eine signifikant kürzere Perzeptdauer. Des Weiteren zeigte sich ein deutlicher Adaptionseffekt mit einer im Laufe des Experiments abnehmenden spontanen Perzeptdauer bzw. zunehmenden spontan generierten Perzeptwechselrate. Die beobachtete intraindividuelle Homogenität und interindividuelle Varianz der Perzeptdauer weist auf einen beeinflussbaren, jedoch relativ robusten individuellen Integrationsmechanismus hin. Mit einer Stimulusfrequenz von 5,0 Hz und einem „Shift“ des Stimulus um 200 ms lies sich ein Perzeptwechsel extern triggern, wobei der Zeitpunkt der eingefügten Manipulation signifikant mit dem Auftreten des wahrgenommenen Perzeptwechsels korrelierte. Dabei wurde kein qualitativer Unterschied zwischen spontan generierten und extern getriggerten Perzeptwechsel wahrgenommen. Bei höheren Stimulusfrequenzen und kürzeren Manipulationszeiten konnte kein signifikanter Effekt beobachtet werden.

Die beobachteten psychophysischen Eigenschaften (d.h. die Abhängigkeit von physikalischen Stimuluseigenschaften, intraindividuelle Konstanz, Adaption im Laufe des Experiments und Beeinflussbarkeit durch eine zeitliche Irregularität der Präsentation) weisen darauf hin, dass die perzeptuelle Integration der kontinuierlich dargebotenen sensorischen Information auf relativ basalen präsemantischen Verarbeitungsprozessen des Gehirns beruht (Poppel 2004).

Die funktionelle MRT-Analyse zeigte, dass spontane Perzeptwechsel generell mit einer ausgedehnten beidseitigen Aktivierung extrastriatler Areale im Bereich des lateralen und ventralen occipitotemporalen Übergangs, dorsolateralen und medialen präfrontalen Kortex, somatosensorischen und motorischen Kortex, Thalamus und Kleinhirns assoziiert war. Die vergleichende Analyse der beiden Bedingungen zeigte eine differenzielle Mehraktivierung bei spontan ausgelösten Perzeptwechseln im Bereich der Hauptaktivierung am occipitotemporalen Übergang, wohingegen präfrontale, superior temporale und inferior parietale Areale eine stärkere Aktivierung in der experimentell getriggerten Bedingung zeigten. Dabei zeigte die zeitliche Analyse der hämodynamischen Latenzen eine klare Abfolge der an den spontanen Perzeptwechseln beteiligten Areale, von den an der Bewegungswahrnehmung beteiligten extrastriatler Arealen, über die mit Aspekten der räumlichen Aufmerksamkeit assoziierten parietalen Arealen bis hin zur Aktivierung von in

erster Linie an der Ausführung der Aufgabe beteiligten präfrontalen und motorischen Arealen. Im direkten Vergleich der beiden Bedingungen war der linke dorsolaterale präfrontale Kortex in der spontanen Bedingung signifikant später aktiviert als in der extern getriggerten, was darauf hinweist, dass dieser in der spontanen Bedingung eher in der Reaktion auf den wahrgenommenen Perzeptwechsel als bei dessen Initiierung involviert war.

Zusammenfassend deuten sowohl die Verhaltensdaten als auch die Ergebnisse der fMRT-Untersuchung darauf hin, dass die perzeptuelle Integration von visueller Information und daraus resultierende spontane Perzeptwechsel von ambigüen Stimuli aus fluktuierenden Prozessen auf Ebene der höheren sensorischen Verarbeitung und präsemantischen Perzeptrepräsentation resultieren.

Literaturverzeichnis

- Abeles, M. (1982). "Role of the cortical neuron: integrator or coincidence detector?" Isr J Med Sci **18**(1): 83-92.
- Adini, Y., D. Sagi und M. Tsodyks (2002). "Context-enabled learning in the human visual system." Nature **415**(6873): 790-3.
- Andrews, T. J., D. Schluppeck, D. Homfray, P. Matthews und C. Blakemore (2002). "Activity in the fusiform gyrus predicts conscious perception of Rubin's vase-face illusion." Neuroimage **17**(2): 890-901.
- Anstis, S. M. und G. Mather (1985). "Effects of luminance and contrast on direction of ambiguous apparent motion." Perception **14**(2): 167-79.
- Attneave, F. (1971). "Multistability in perception." Sci Am **225**(6): 63-71.
- Attwell, D. und C. Iadecola (2002). "The neural basis of functional brain imaging signals." Trends Neurosci **25**(12): 621-5.
- Baars, B. J. (1993). "How does a serial, integrated and very limited stream of consciousness emerge from a nervous system that is mostly unconscious, distributed, parallel and of enormous capacity?" Ciba Found Symp **174**: 282-90; discussion 291-303.
- Beauchamp, M. S., R. W. Cox und E. A. DeYoe (1997). "Graded effects of spatial and featural attention on human area MT and associated motion processing areas." J Neurophysiol **78**(1): 516-20.
- Bethe, A. (1931). Plasticity and localization theory, Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie **15**: 1175-1220.
- Bisley, J. W., D. Zaksas und T. Pasternak (2001). "Microstimulation of cortical area MT affects performance on a visual working memory task." J Neurophysiol **85**(1): 187-96.
- Bonhoeffer, T. und A. Grinvald (1991). "Iso-orientation domains in cat visual cortex are arranged in pinwheel-like patterns." Nature **353**(6343): 429-31.
- Bradley, D. C., G. C. Chang und R. A. Andersen (1998). "Encoding of three-dimensional structure-from-motion by primate area MT neurons." Nature **392**(6677): 714-7.
- Braitenberg, V. (1978). Cell assemblies in the cerebral cortex. Architectonics of the Cerebral Cortex Lecture Notes in Biomathematics 21, Theoretical Approaches in Complex Systems. R. Heim und G. Palm. Berlin, Springer-Verlag: 171-188.
- Brindley, G. S. und W. S. Lewin (1968). "The sensations produced by electrical stimulation of the visual cortex." J Physiol **196**(2): 479-93.
- Brouwer, G. J. und R. van Ee (2006). "Endogenous influences on perceptual bistability depend on exogenous stimulus characteristics." Vision Res **46**(20): 3393-402.
- Bruce, C., R. Desimone und C. G. Gross (1981). "Visual properties of neurons in a polysensory area in superior temporal sulcus of the macaque." J Neurophysiol **46**(2): 369-84.
- Buonomano, D. V. (2000). "Decoding temporal information: A model based on short-term synaptic plasticity." J Neurosci **20**(3): 1129-41.
- Buonomano, D. V. und M. M. Merzenich (1998). "Net interaction between different forms of short-term synaptic plasticity and slow-IPSPs in the hippocampus and auditory cortex." J Neurophysiol **80**(4): 1765-74.
- Callaway, E. M. (1998). "Local circuits in primary visual cortex of the macaque monkey." Annu Rev Neurosci **21**: 47-74.
- Carr, C. E. (1993). "Processing of temporal information in the brain." Annu Rev Neurosci **16**: 223-43.

- Castelo-Branco, M., S. Neuenschwander und W. Singer (1998). "Synchronization of visual responses between the cortex, lateral geniculate nucleus, and retina in the anesthetized cat." J Neurosci **18**(16): 6395-410.
- Corbetta, M. (1998). "Frontoparietal cortical networks for directing attention and the eye to visual locations: identical, independent, or overlapping neural systems?" Proc Natl Acad Sci U S A **95**(3): 831-8.
- De Angelis, G. C., B. G. Cumming und W. T. Newsome (1998). "Cortical area MT and the perception of stereoscopic depth." Nature **394**(6694): 677-80.
- De Charms, R. C. und M. M. Merzenich (1996). "Primary cortical representation of sounds by the coordination of action-potential timing." Nature **381**(6583): 610-3.
- De Marco, A., P. Penengo und A. Trabucco (1977). "Stochastic models and fluctuations in reversal time of ambiguous figures." Perception **6**(6): 645-56.
- Desimone, R. und J. Duncan (1995). "Neural mechanisms of selective visual attention." Annu Rev Neurosci **18**: 193-222.
- Desimone, R. und S. J. Schein (1987). "Visual properties of neurons in area V4 of the macaque: sensitivity to stimulus form." J Neurophysiol **57**(3): 835-68.
- Dobelle, W. H. und M. G. Mladejovsky (1974). "Phosphenes produced by electrical stimulation of human occipital cortex, and their application to the development of a prosthesis for the blind." J Physiol **243**(2): 553-76.
- Donoghue, J. P. und J. N. Sanes (1994). "Motor areas of the cerebral cortex." J Clin Neurophysiol **11**(4): 382-96.
- Donoghue, J. P., J. N. Sanes, N. G. Hatsopoulos und G. Gaal (1998). "Neural discharge and local field potential oscillations in primate motor cortex during voluntary movements." J Neurophysiol **79**(1): 159-73.
- Dupont, P., B. De Bruyn, R. Vandenberghe, A. M. Rosier, J. Michiels, G. Marchal, L. Mortelmans und G. A. Orban (1997). "The kinetic occipital region in human visual cortex." Cereb Cortex **7**(3): 283-92.
- Eckhorn, R., R. Bauer, W. Jordan, M. Brosch, W. Kruse, M. Munk und H. J. Reitboeck (1988). "Coherent oscillations: a mechanism of feature linking in the visual cortex? Multiple electrode and correlation analyses in the cat." Biol Cybern **60**(2): 121-30.
- Edeline, J. M., P. Pham und N. M. Weinberger (1993). "Rapid development of learning-induced receptive field plasticity in the auditory cortex." Behav Neurosci **107**(4): 539-51.
- Edelman, G. M. (1978). Group selection and phasic re-entrant signalling: a theory of higher brain function. The mindful brain. G. M. Edelman und V. B. Mountcastle. Boston, MIT Press: 51-100.
- Edelmann, G. M. (1987). Neural Darwinism: The Theory of Neuronal Group Selection. New York, Basic Books.
- Eickhoff, S. B., K. E. Stephan, H. Mohlberg, C. Grefkes, G. R. Fink, K. Amunts und K. Zilles (2005). "A new SPM toolbox for combining probabilistic cytoarchitectonic maps and functional imaging data." Neuroimage **25**(4): 1325-35.
- Engel, A. K., P. Konig, A. K. Kreiter und W. Singer (1991). "Interhemispheric synchronization of oscillatory neuronal responses in cat visual cortex." Science **252**(5010): 1177-9.
- Engel, A. K., A. K. Kreiter, P. Konig und W. Singer (1991). "Synchronization of oscillatory neuronal responses between striate and extrastriate visual cortical areas of the cat." Proc Natl Acad Sci U S A **88**(14): 6048-52.
- Felleman, D. J. und D. C. Van Essen (1991). "Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex." Cereb Cortex **1**(1): 1-47.

-
- Fink, G. R., P. W. Halligan, J. C. Marshall, C. D. Frith, R. S. Frackowiak und R. J. Dolan (1996). "Where in the brain does visual attention select the forest and the trees?" Nature **382**(6592): 626-8.
- Fox, P. T. und M. E. Raichle (1986). "Focal physiological uncoupling of cerebral blood flow and oxidative metabolism during somatosensory stimulation in human subjects." Proc Natl Acad Sci U S A **83**(4): 1140-4.
- Friston, K., A. Holmes, K. Worsley, J. Poline, C. Frith und R. Frackowiak (1995). "Statistical Parametric Maps in Functional Imaging: A General Linear Approach." Human Brain Mapping **2**: 189-210.
- Friston, K. J. (1998). "Imaging neuroscience: principles or maps?" Proc Natl Acad Sci USA **95**(3): 796-802.
- Gegenfurtner, K. R., D. C. Kiper und S. B. Fenstemaker (1996). "Processing of color, form, and motion in macaque area V2." Vis Neurosci **13**(1): 161-72.
- Gilbert, C. D. und T. N. Wiesel (1989). "Columnar specificity of intrinsic horizontal and corticocortical connections in cat visual cortex." J Neurosci **9**(7): 2432-42.
- Gitelman, D. R., T. B. Parrish, K. J. Friston und M. M. Mesulam (2002). "Functional anatomy of visual search: regional segregations within the frontal eye fields and effective connectivity of the superior colliculus." Neuroimage **15**(4): 970-82.
- Glickstein, M. (1988). "The discovery of the visual cortex." Sci Am **259**(3): 118-27.
- Goebel, R., D. Khorrám-Sefat, L. Muckli, H. Hacker und W. Singer (1998). "The constructive nature of vision: direct evidence from functional magnetic resonance imaging studies of apparent motion and motion imagery." Eur J Neurosci **10**(5): 1563-73.
- Gomez, C., E. D. Argandona, R. G. Solier, J. C. Angulo und M. Vazquez (1995). "Timing and competition in networks representing ambiguous figures." Brain Cogn **29**(2): 103-14.
- Goodale, M. A. und A. D. Milner (1992). "Separate visual pathways for perception and action." Trends Neurosci **15**(1): 20-5.
- Hasson, U., T. Hendler, D. Ben Bashat und R. Malach (2001). "Vase or face? A neural correlate of shape-selective grouping processes in the human brain." J Cogn Neurosci **13**(6): 744-53.
- Hebb, D. O. (1949). The organization of behavior. New York, Wiley.
- Heekeren, H. R., S. Marrett, P. A. Bandettini und L. G. Ungerleider (2004). "A general mechanism for perceptual decision-making in the human brain." Nature **431**(7010): 859-62.
- Heekeren, H. R., S. Marrett, D. A. Ruff, P. A. Bandettini und L. G. Ungerleider (2006). "Involvement of human left dorsolateral prefrontal cortex in perceptual decision making is independent of response modality." Proc Natl Acad Sci U S A **103**(26): 10023-8.
- Heinze, H. J., M. Matzke, G. Dorfmueller und H. G. Smid (1997). "Flexibility in the structure of human information processing." Adv Neurol **73**: 359-75.
- Henson, R. N., C. J. Price, M. D. Rugg, R. Turner und K. J. Friston (2002). "Detecting latency differences in event-related BOLD responses: application to words versus nonwords and initial versus repeated face presentations." Neuroimage **15**(1): 83-97.
- Herzog, M. H. und M. Fahle (1997). "The role of feedback in learning a vernier discrimination task." Vision Res **37**(15): 2133-41.
- Hodges, W. F. und R. Fox (1965). "Effect Of Arousal And Intelligence On Binocular Rivalry Rate." Percept Mot Skills **20**: 71-5.
- Hubel, D. H. und T. N. Wiesel (1962). "Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex." J Physiol **160**: 106-54.

- Hubel, D. H. und T. N. Wiesel (1965). "Binocular interaction in striate cortex of kittens reared with artificial squint." J Neurophysiol **28**(6): 1041-59.
- Hyder, F., D. L. Rothman, G. F. Mason, A. Rangarajan, K. L. Behar und R. G. Shulman (1997). "Oxidative glucose metabolism in rat brain during single forepaw stimulation: a spatially localized $^1\text{H}[^{13}\text{C}]$ nuclear magnetic resonance study." J Cereb Blood Flow Metab **17**(10): 1040-7.
- Kanai, R., F. Moradi, S. Shimojo und F. A. Verstraten (2005). "Perceptual alternation induced by visual transients." Perception **34**(7): 803-22.
- Karni, A. (1995). "When practice makes perfect." Lancet **345**(8946): 395.
- Karni, A., G. Meyer, P. Jezard, M. M. Adams, R. Turner und L. G. Ungerleider (1995). "Functional MRI evidence for adult motor cortex plasticity during motor skill learning." Nature **377**(6545): 155-8.
- King, D. P. und J. S. Takahashi (2000). "Molecular genetics of circadian rhythms in mammals." Annu Rev Neurosci **23**: 713-42.
- Kleinschmidt, A., C. Buchel, S. Zeki und R. S. Frackowiak (1998). "Human brain activity during spontaneously reversing perception of ambiguous figures." Proc Biol Sci **265**(1413): 2427-33.
- Kleinschmidt, A., C. Buchel, S. Zeki und R. S. Frackowiak (1998). "Human brain activity during spontaneously reversing perception of ambiguous figures." Proc R Soc Lond B Biol Sci **265**(1413): 2427-33.
- Kobatake, E. und K. Tanaka (1994). "Neuronal selectivities to complex object features in the ventral visual pathway of the macaque cerebral cortex." J Neurophysiol **71**(3): 856-67.
- Konig, P., A. K. Engel und W. Singer (1995). "Relation between oscillatory activity and long-range synchronization in cat visual cortex." Proc Natl Acad Sci U S A **92**(1): 290-4.
- Kreiman, G., C. Koch und I. Fried (2000). "Category-specific visual responses of single neurons in the human medial temporal lobe." Nat Neurosci **3**(9): 946-53.
- Krubitzer, L. (1998). Constructing the neocortex: influence on the pattern of organization in mammals. Brain and Mind: Evolutionary Perspectives. M. S. Gazzaniga und J. S. Altman. Strasbourg, HFSP: 19-34.
- Kwong, K. K., J. W. Belliveau, D. A. Chesler, I. E. Goldberg, R. M. Weisskoff, B. P. Poncelet, D. N. Kennedy, B. E. Hoppel, M. S. Cohen, R. Turner und et al. (1992). "Dynamic magnetic resonance imaging of human brain activity during primary sensory stimulation." Proc Natl Acad Sci U S A **89**(12): 5675-9.
- Lack, L. C. (1970). "Effects of knowledge of results and spacing of practice trials in training of control of binocular rivalry." Percept Mot Skills **31**(3): 827-30.
- Lashley, K. (1960 [1951]). The problem of serial order in behavior. The Neuropsychology of Lashley. New York, Beach F. A., Hebb D. O., Morgan C. T., Nissen H. W.: 506-21.
- Leopold, D. A. und N. K. Logothetis (1999). "Multistable phenomena: changing views in perception." Trends Cogn Sci **3**(7): 254-264.
- Lumer, E. D., K. J. Friston und G. Rees (1998). "Neural correlates of perceptual rivalry in the human brain." Science **280**(5371): 1930-4.
- Maass, W., T. Natschlager und H. Markram (2002). "Real-time computing without stable states: a new framework for neural computation based on perturbations." Neural Comput **14**(11): 2531-60.
- Mauk, M. D. und D. V. Buonomano (2004). "The neural basis of temporal processing." Annu Rev Neurosci **27**: 307-40.

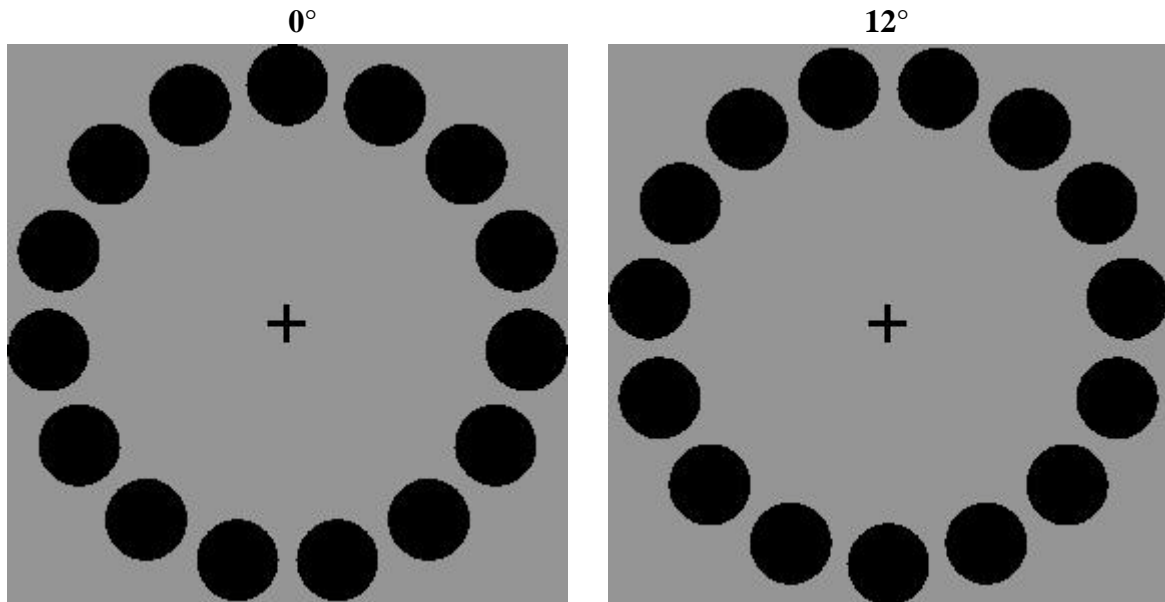
-
- Mauk, M. D. und N. H. Donegan (1997). "A model of Pavlovian eyelid conditioning based on the synaptic organization of the cerebellum." Learn Mem **4**(1): 130-58.
- Mechler, F., J. D. Victor, K. P. Purpura und R. Shapley (1998). "Robust temporal coding of contrast by V1 neurons for transient but not for steady-state stimuli." J Neurosci **18**(16): 6583-98.
- Medina, J. F. und M. D. Mauk (2000). "Computer simulation of cerebellar information processing." Nat Neurosci **3 Suppl**: 1205-11.
- Meenan, J. P. und L. A. Miller (1994). "Perceptual flexibility after frontal or temporal lobectomy." Neuropsychologia **32**(9): 1145-9.
- Mesulam, M. M. (1990). "Large-scale neurocognitive networks and distributed processing for attention, language, and memory." Ann Neurol **28**(5): 597-613.
- Mountcastle, V. B. (1979). An organizing principle for cerebral function: The unit module and the distributed system. The mindful brain. V. B. Mountcastle und G. M. Edelman. Boston, MIT Press: 7-50.
- Mountcastle, V. B. (1998). Perceptual Neuroscience: the cerebral cortex, Harvard University Press.
- Muckli, L., N. Kriegeskorte, H. Lanfermann, F. E. Zanella, W. Singer und R. Goebel (2002). "Apparent motion: event-related functional magnetic resonance imaging of perceptual switches and States." J Neurosci **22**(9): RC219.
- Necker, L. A. (1832/1964). 'On an apparent change of position in a drawing or engraved figure of a crystal'. Visual perception: Nineteenth century. W. N. Dember. New York, Wiley.
- Ogawa, S., T. M. Lee, A. S. Nayak und P. Glynn (1990). "Oxygenation-sensitive contrast in magnetic resonance image of rodent brain at high magnetic fields." Magn Reson Med **14**(1): 68-78.
- Orbach, J. und R. Olson (1969). "Perceptual reversals, eye blinks and "preferred orientation"." Percept Mot Skills **29**(3): 902.
- Peterson, M. A. und B. S. Gibson (1994). "Object recognition contributions to figure-ground organization: operations on outlines and subjective contours." Percept Psychophys **56**(5): 551-64.
- Pettigrew, J. D. und S. M. Miller (1998). "A 'sticky' interhemispheric switch in bipolar disorder?" Proc Biol Sci **265**(1411): 2141-8.
- Poeppel, D. (1996). "A critical review of PET studies of phonological processing." Brain Lang **55**(3): 317-51; discussion 352-85.
- Poggio, T., M. Fahle und S. Edelman (1992). "Fast perceptual learning in visual hyperacuity." Science **256**(5059): 1018-21.
- Poppel, E. (2004). "Lost in time: a historical frame, elementary processing units and the 3-second window." Acta Neurobiol Exp (Wars) **64**(3): 295-301.
- Ricci, C. und C. Blundo (1990). "Perception of ambiguous figures after focal brain lesions." Neuropsychologia **28**(11): 1163-73.
- Rock, I., S. Hall und J. Davis (1994). "Why do ambiguous figures reverse?" Acta Psychol (Amst) **87**(1): 33-59.
- Rock, I. und K. Mitchener (1992). "Further evidence of failure of reversal of ambiguous figures by uninformed subjects." Perception **21**(1): 39-45.
- Rorie, A. E. und W. T. Newsome (2005). "A general mechanism for decision-making in the human brain?" Trends Cogn Sci **9**(2): 41-3.
- Sakurai, Y. (1996). "Population coding by cell assemblies--what it really is in the brain." Neurosci Res **26**(1): 1-16.
- Salzman, C. D., K. H. Britten und W. T. Newsome (1990). "Cortical microstimulation influences perceptual judgements of motion direction." Nature **346**(6280): 174-7.

- Sarris, V. (1989). "Max Wertheimer on seen motion: theory and evidence." Psychol Res **51**(2): 58-68.
- Scannell, J. W., C. Blakemore und M. P. Young (1995). "Analysis of connectivity in the cat cerebral cortex." J Neurosci **15**(2): 1463-83.
- Scannell, J. W., G. A. Burns, C. C. Hilgetag, M. A. O'Neil und M. P. Young (1999). "The connectional organization of the cortico-thalamic system of the cat." Cereb Cortex **9**(3): 277-99.
- Seung, H. S., H. Sompolinsky und N. Tishby (1992). "Statistical mechanics of learning from examples." Physical Review A **45**(8): 6056-6091.
- Sigala, N. und N. K. Logothetis (2002). "Visual categorization shapes feature selectivity in the primate temporal cortex." Nature **415**(6869): 318-20.
- Singer, W. (2001). "Consciousness and the binding problem." Ann N Y Acad Sci **929**: 123-46.
- Softky, W. (1994). "Sub-millisecond coincidence detection in active dendritic trees." Neuroscience **58**(1): 13-41.
- Stehling, M. K., R. Turner und P. Mansfield (1991). "Echo-planar imaging: magnetic resonance imaging in a fraction of a second." Science **254**(5028): 43-50.
- Steinmetz, P. N., A. Roy, P. J. Fitzgerald, S. S. Hsiao, K. O. Johnson und E. Niebur (2000). "Attention modulates synchronized neuronal firing in primate somatosensory cortex." Nature **404**(6774): 187-90.
- Sterzer, P. und A. Kleinschmidt (2007). "A neural basis for inference in perceptual ambiguity." Proc Natl Acad Sci U S A **104**(1): 323-8.
- Sterzer, P., M. O. Russ, C. Preibisch und A. Kleinschmidt (2002). "Neural correlates of spontaneous direction reversals in ambiguous apparent visual motion." Neuroimage **15**(4): 908-16.
- Stratford, K. J., K. Tarczy-Hornoch, K. A. Martin, N. J. Bannister und J. J. Jack (1996). "Excitatory synaptic inputs to spiny stellate cells in cat visual cortex." Nature **382**(6588): 258-61.
- Sunaert, S., P. Van Hecke, G. Marchal und G. A. Orban (1999). "Motion-responsive regions of the human brain." Exp Brain Res **127**(4): 355-70.
- Thorpe, S., D. Fize und C. Marlot (1996). "Speed of processing in the human visual system." Nature **381**(6582): 520-2.
- Tononi, G., O. Sporns und G. M. Edelman (1994). "A measure for brain complexity: relating functional segregation and integration in the nervous system." Proc Natl Acad Sci U S A **91**(11): 5033-7.
- Tononi, G., O. Sporns und G. M. Edelman (1999). "Measures of degeneracy and redundancy in biological networks." Proc Natl Acad Sci U S A **96**(6): 3257-62.
- Tootell, R. B. und J. B. Taylor (1995). "Anatomical evidence for MT and additional cortical visual areas in humans." Cereb Cortex **5**(1): 39-55.
- Treisman, A. (1996). "The binding problem." Curr Opin Neurobiol **6**(2): 171-8.
- Tsodyks, M. und C. Gilbert (2004). "Neural networks and perceptual learning." Nature **431**(7010): 775-81.
- Vaadia, E., I. Haalman, M. Abeles, H. Bergman, Y. Prut, H. Slovin und A. Aertsen (1995). "Dynamics of neuronal interactions in monkey cortex in relation to behavioural events." Nature **373**(6514): 515-8.
- Van Dam, L. C. und R. van Ee (2006). "The role of saccades in exerting voluntary control in perceptual and binocular rivalry." Vision Res **46**(6-7): 787-99.
- Van Oostende, S., S. Sunaert, P. Van Hecke, G. Marchal und G. A. Orban (1997). "The kinetic occipital (KO) region in man: an fMRI study." Cereb Cortex **7**(7): 690-701.

-
- Vanzetta, I. und A. Grinvald (1999). "Increased cortical oxidative metabolism due to sensory stimulation: implications for functional brain imaging." Science **286**(5444): 1555-8.
- Verstraten, F. A., I. T. Hooge, J. Culham und R. J. Van Wezel (2001). "Systematic eye movements do not account for the perception of motion during attentive tracking." Vision Res **41**(25-26): 3505-11.
- Villringer, A. und U. Dirnagl (1995). "Coupling of brain activity and cerebral blood flow: basis of functional neuroimaging." Cerebrovasc Brain Metab Rev **7**(3): 240-76.
- Watanabe, M. (1992). "Frontal units of the monkey coding the associative significance of visual and auditory stimuli." Exp Brain Res **89**(2): 233-47.
- Watson, J. D., R. Myers, R. S. Frackowiak, J. V. Hajnal, R. P. Woods, J. C. Mazziotta, S. Shipp und S. Zeki (1993). "Area V5 of the human brain: evidence from a combined study using positron emission tomography and magnetic resonance imaging." Cereb Cortex **3**(2): 79-94.
- Weinberger, N. M. und D. M. Diamond (1987). "Physiological plasticity in auditory cortex: rapid induction by learning." Prog Neurobiol **29**(1): 1-55.
- Wilms, M., S. B. Eickhoff, K. Specht, K. Amunts, N. J. Shah, A. Malikovic und G. R. Fink (2005). "Human V5/MT+: comparison of functional and cytoarchitectonic data." Anat Embryol (Berl) **210**(5-6): 485-95.
- Wohlschlagel, A. (2000). "Visual motion priming by invisible actions." Vision Res **40**(8): 925-30.
- Wolpaw, J. R. (1997). "The complex structure of a simple memory." Trends Neurosci **20**(12): 588-94.
- Young, M. P. und S. Yamane (1992). "Sparse population coding of faces in the inferotemporal cortex." Science **256**(5061): 1327-31.
- Zeki, S. (1980). "The representation of colours in the cerebral cortex." Nature **284**(5755): 412-8.
- Zeki, S., J. D. Watson, C. J. Lueck, K. J. Friston, C. Kennard und R. S. Frackowiak (1991). "A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex." J Neurosci **11**(3): 641-9.
- Zhaoping, L., M. H. Herzog und P. Dayan (2003). "Nonlinear ideal observation and recurrent preprocessing in perceptual learning." Network **14**(2): 233-47.

Anhang

Stimulusmaterial:



Statistiken und Tests Verhaltensdaten — Verhaltensexperiment

1. Durchgang:

Univariate Statistiken

	Stimulusfrequenz		Statistik	Standardfehler
Perzeptdauer (s)	7,5 Hz	Mittelwert	3,090434	,0588916
		95 % Konfidenzintervall des Mittelwerts	2,974833	
		Untergrenze		
		Obergrenze	3,206034	
		5 % getrimmtes Mittel	2,929669	
		Median	2,583500	
		Varianz	2,771	
		Standardabweichung	1,664665	
		Minimum	1,0582	
		Maximum	9,9927	
		Spannweite	8,9345	
		Interquartilbereich	1,9042	
		Schiefe	1,413	,086
Kurtosis	1,818	,173		

Perzeptdauer (s)	Stimulusfrequenz	Mittelwert		3,117490	,0569230		
6,0 Hz		95 %	Untergrenze	3,005754			
		Konfidenzintervall des Mittelwerts	Obergrenze	3,229226			
		5 % getrimmtes Mittel		2,964651			
		Median		2,683000			
		Varianz		2,599			
		Standardabweichung		1,612035			
		Minimum		1,0135			
		Maximum		9,9679			
		Spannweite		8,9544			
		Interquartilbereich		1,9441			
		Schiefe		1,423	,086		
		Kurtosis		2,210	,172		
		5,0 Hz		Mittelwert		3,381353	,0626458
				95 %	Untergrenze	3,258385	
Konfidenzintervall des Mittelwerts	Obergrenze			3,504322			
5 % getrimmtes Mittel				3,221380			
Median				2,850350			
Varianz				3,163			
Standardabweichung				1,778524			
Minimum				1,0672			
Maximum				9,8712			
Spannweite				8,8040			
Interquartilbereich				2,1832			
Schiefe				1,309	,086		
Kurtosis				1,396	,172		

Test auf Normalverteilung

	Stimulusfrequenz	Kolmogorov-Smirnov ^a			Shapiro-Wilk		
		Statistik	df	Signifikanz	Statistik	df	Signifikanz
Perzeptdauer (s)	7,5 Hz	,135	799	,000	,866	799	,000
	6,0 Hz	,117	802	,000	,878	802	,000
	5,0 Hz	,129	806	,000	,878	806	,000

a Signifikanzkorrektur nach Lilliefors

Nichtparametrische Rangvarianzanalyse der Perzeptdauer (n. Friedman)

Stimulusfrequenz	N	Mittlerer Rang		Perzeptdauer (s)
7,5 Hz	799	1,89	Chi-Quadrat Df Asympt. Signifikanz	34,896
6,0 Hz	799	1,95		2
5,0 Hz	799	2,17		,000

Nichtparametrische Rangvarianzanalyse der Perzeptdauer (n. Wilcoxon)

Stimulusfrequenz		N	Mittlerer Rang	Rangsumme		Perzeptdauer (s)
6,0 Hz – 7,5 Hz	Negative Ränge	384	389,62	149613,00		
	Positive Ränge	408	402,98	164415,00	Z*	-1,149
	Bindungen	0			Asympt. Signifikanz	(2-seitig) ,250
5,0 Hz – 7,5 Hz	Negative Ränge	318	378,77	120447,50		
	Positive Ränge	474	408,40	193580,50	Z*	-5,678
	Bindungen	0			Asympt. Signifikanz	(2-seitig) ,000
5,0 Hz – 6,0 Hz	Negative Ränge	341	376,85	128507,50		
	Positive Ränge	451	411,35	185520,50	Z*	-4,426
	Bindungen	0			Asympt. Signifikanz	(2-seitig) ,000

2. Durchgang:

Univariate Statistiken

		Statistik	Standardfehler
Perzeptdauer (s) bei Stimulusfrequenz: 7,5 Hz Switch-Dauer: 67 ms	Mittelwert	3,069943	,0841535
	95 % Untergrenze		
	Konfidenzintervall des Mittelwerts	2,904463	
	Obergrenze		
		3,235422	
	5 % getrimmtes Mittel	2,895341	
	Median	2,471700	
	Varianz	2,627	
	Standardabweichung	1,6209117	
	Minimum	1,0441	
	Maximum	9,7421	
	Spannweite	8,6980	
	Interquartilbereich	1,7522	
	Schiefe	1,636	,127
	Kurtosis	2,648	,253

		Statistik	Standardfehler
Perzeptdauer (s) bei Stimulus- frequenz: 5,0 Hz Switch-Dauer: 100 ms	Mittelwert	3,078751	,0839938
	95 % Konfidenzintervall des Mittelwerts	Untergrenze 2,913544	
		Obergrenze 3,243959	
	5 % getrimmtes Mittel	2,926112	
	Median	2,479050	
	Varianz	2,427	
	Standardabweichung	1,5578530	
	Minimum	1,1211	
	Maximum	9,5567	
	Spannweite	8,4356	
	Interquartilbereich	1,8946	
	Schiefe	1,484	,131
	Kurtosis	2,105	,262
	Perzeptdauer (s) bei Stimulus- frequenz: 5,0 Hz Switch-Dauer: 200 ms	Mittelwert	2,788217
95 % Konfidenzintervall des Mittelwerts		Untergrenze 2,640161	
		Obergrenze 2,936273	
5 % getrimmtes Mittel		2,628962	
Median		2,265700	
Varianz		1,881	
Standardabweichung		1,3713732	
Minimum		1,2935	
Maximum		9,6944	
Spannweite		8,4009	
Interquartilbereich		1,4618	
Schiefe		1,997	,134
Kurtosis		4,835	,267

Nichtparametrische Rangvarianzanalyse der Perzeptdauer bei 7,5 Hz (n. Friedman)

Switch-Dauer	N	Mittlerer Rang		Perzeptdauer (s)
—	352	1,99	Chi-Quadrat	,040
67 ms	352	2,01	Df	2
133 ms	352	2,00	Asympt. Signifikanz	,980

Nichtparametrische Rangvarianzanalyse der Perzeptdauer bei 6,0 Hz (n. Friedman)

Switch-Dauer	N	Mittlerer Rang		Perzeptdauer (s)
—	342	2,03	Chi-Quadrat	2,129
83 ms	342	2,04	Df	2
167 ms	342	1,94	Asympt. Signifikanz	,345

Nichtparametrische Rangvarianzanalyse der Perzeptdauer bei 5,0 Hz (n. Friedman)

Switch-Dauer	N	Mittlerer Rang		Perzeptdauer (s)
—	332	2,15	Chi-Quadrat	19,343
100 ms	332	2,03	Df	2
200 ms	332	1,82	Asympt. Signifikanz	,000

Nichtparametrische Rangvarianzanalyse der Perzeptdauer bei 5,0 Hz (n. Wilcoxon)

Switch-Dauer		N	Mittlerer Rang	Rang-summe		Perzeptdauer (s)
100 ms – kein Switch	Negative Ränge	184	168,84	31066,00		
	Positive Ränge	148	163,59	24212,00	Z*	-1,958
	Bindungen	0			Asympt. Signifikanz	(2-seitig) ,050
200 ms – kein Switch	Negative Ränge	199	182,16	36250,50		
	Positive Ränge	133	143,06	19027,50	Z*	-4,920
	Bindungen	0			Asympt. Signifikanz	(2-seitig) ,000
200 ms – 100 ms	Negative Ränge	194	171,02	33178,00		
	Positive Ränge	138	160,14	22100,00	Z*	-3,165
	Bindungen	0			Asympt. Signifikanz	(2-seitig) ,002

Nichtparametrische Korrelationsanalyse zwischen Zeitpunkt Ende Switch und Perzeptdauer bei 5,0 Hz (n. Spearman)

			Zeitpunkt (s) Ende Switch [100 ms]	Perzeptdauer (s) bei Stimulusfrequenz 5,0 Hz
Spearman -Rho	Zeitpunkt (s) Ende Switch [100 ms]	Korrelationskoeffizient	1,000	,209(**)
		Sig. (2-seitig)	.	,000
		N	344	344
	Perzeptdauer (s) bei Stimulusfrequenz 5,0 Hz	Korrelationskoeffizient	,209(**)	1,000
		Sig. (2-seitig)	,000	.
		N	344	344
Spearman -Rho	Zeitpunkt (s) Ende Switch [200 ms]	Korrelationskoeffizient	1,000	,328(**)
		Sig. (2-seitig)	.	,000
		N	332	332
	Perzeptdauer (s) bei Stimulusfrequenz 5,0 Hz	Korrelationskoeffizient	,328(**)	1,000
		Sig. (2-seitig)	,000	.
		N	332	332

** Die Korrelation ist auf dem 0,01-Niveau signifikant (zweiseitig).

Nichtparametrische Korrelationsanalyse zwischen Zeitpunkt Ende Switch und Perzeptdauer bei 5,0 Hz selektives Probandenkollektiv (Nr. 1, 2, 3, 6, 8-14, 17, 18, 21, 26, 27) (n. Spearman

			Zeitpunkt (s) Ende Switch [200 ms]	Perzeptdauer (s) bei Stimulusfrequenz 5,0 Hz
Spearman- Rho	Zeitpunkt (s) Ende Switch [200 ms]	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig) N	1,000 . 184	,669(**) ,000 184
	Perzeptdauer (s) bei Stimulusfrequenz 5,0 Hz	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig) N	,669(**) ,000 184	1,000 . 184

3. Durchgang:

Univariate Statistiken

	Stimulusfrequenz [Switch-Dauer]		Statistik	Standard- fehler
Perzeptdauer (s)	6,0 Hz	Mittelwert	2,749015	,0498121
		95 % Konfidenzintervall des Mittelwerts	Untergrenze Obergrenze	2,651258 2,846772
5 % getrimmtes Mittel			2,618573	
Median			2,370200	
Varianz			2,317	
Standardabweichung			1,522329 3	
Minimum			,8864	
Maximum			9,6134	
Spannweite			8,7270	
Interquartilbereich			1,9385	
Schiefe			1,293	,080
Kurtosis			1,777	,160
		6,0 Hz [167 ms]	Mittelwert	2,788163
95 % Konfidenzintervall des Mittelwerts	Untergrenze Obergrenze		2,688217 2,888108	
5 % getrimmtes Mittel			2,640471	
Median			2,331400	
Varianz			1,749	
Standardabweichung			1,322474 6	
Minimum			1,2910	
Maximum			9,3726	
Spannweite			8,0816	
Interquartilbereich			1,3002	
Schiefe			1,876	,094
Kurtosis			3,954	,188

Nichtparametrische Rangvarianzanalyse der Perzeptdauer bei 6,0 Hz (n. Wilcoxon)

Experiment		N	Mittlerer Rang	Rangsumme		Perzeptdauer (s)
3. Experiment	Negative Ränge	498	410,89	204624,0		
–	Positive Ränge	303	384,74	116577,0	Z*	-6,721
1. Experiment	Bindungen	1			Asympt. Signifikanz	(2-seitig) ,000

Nichtparametrische Rangvarianzanalyse der Perzeptdauer bei 6,0 Hz
Switch-Dauer 167 ms (n. Wilcoxon)

Experiment		N	Mittlerer Rang	Rangsumme		Perzeptdauer (s)
3. Experiment	Negative Ränge	168	170,78	28691,50		
–	Positive Ränge	175	173,17	30304,50	Z*	-,439
2. Experiment	Bindungen	0			Asympt. Signifikanz	(2-seitig) ,661

Statistiken und Tests Verhaltensdaten — fMRT-Untersuchung

Statistiken

	Pobandennummer		Statistik	Standardfehler
Differenz Perzeptdauer - Ende Switch (s) (manipulierte Bedingung)	1	Mittelwert	,782113	,1215852
		Median	,348700	
		Interquartilbereich	,6468	
	2	Mittelwert	2,806257	,2795700
		Median	2,611600	
		Interquartilbereich	3,4904	
	3	Mittelwert	,583311	,0437879
		Median	,487200	
		Interquartilbereich	,1917	
4	Mittelwert	,683550	,1608869	
	Median	,320300		
	Interquartilbereich	,1391		
5	Mittelwert	,313957	,0289015	
	Median	,310900		
	Interquartilbereich	,2254		
6	Mittelwert	,736183	,1559210	
	Median	,388400		
	Interquartilbereich	,3356		

Differenz Perzeptdauer - Ende Switch (s) (manipulierte Bedingung)	7	Mittelwert	,241164	,0381974
		Median	,195500	
		Interquartilbereich	,1013	
	8	Mittelwert	,602117	,0283471
		Median	,656150	
		Interquartilbereich	,2186	
	9	Mittelwert	,516170	,1052007
		Median	,284450	
		Interquartilbereich	,1419	
	10	Mittelwert	,809685	,0917215
		Median	,524950	
		Interquartilbereich	,3896	
	11	Mittelwert	1,246944	,0859216
		Median	1,232300	
		Interquartilbereich	1,0228	
	12	Mittelwert	1,463081	,2433280
		Median	,578300	
		Interquartilbereich	1,5605	
	13	Mittelwert	2,259735	,3219073
		Median	,641600	
Interquartilbereich		4,0895		
14	Mittelwert	2,196931	,1783554	
	Median	1,913600		
	Interquartilbereich	1,9549		
15	Mittelwert	,583049	,1171781	
	Median	,332300		
	Interquartilbereich	,2568		
16	Mittelwert	,429215	,0682250	
	Median	,351200		
	Interquartilbereich	,1135		
17	Mittelwert	1,083221	,1672576	
	Median	,535200		
	Interquartilbereich	,3870		
18	Mittelwert	,781357	,1041400	
	Median	,487300		
	Interquartilbereich	,4640		
19	Mittelwert	,513459	,0359252	
	Median	,491700		
	Interquartilbereich	,1744		
20	Mittelwert	,692782	,1008046	
	Median	,383650		
	Interquartilbereich	,3352		

Univariate Statistiken

	Stimulusfrequenz [Switch-Dauer]		Statistik	Standard- fehler	
Perzeptdauer (s)	5,0 Hz	Mittelwert	3,068925	,0430918	
		95 % Konfidenzintervall des Mittelwerts	Untergrenze Obergrenze	2,984392 3,153459	
		5 % getrimmtes Mittel		2,908651	
		Median		2,637550	
		Varianz		2,533	
		Standardabweichung		1,591483	
		Minimum		1,0418	
		Maximum		9,8538	
		Spannweite		8,8120	
		Interquartilbereich		1,8670	
	Schiefe		1,541	,066	
	Kurtosis		2,528	,132	
	5,0 Hz [200 ms]	Mittelwert		2,680839	,0408674
		95 % Konfidenzintervall des Mittelwerts	Untergrenze Obergrenze	2,600654 2,761023	
		5 % getrimmtes Mittel		2,483056	
		Median		2,279700	
		Varianz		1,896	
		Standardabweichung		1,376813	
		Minimum		1,2279	
		Maximum		9,4238	
Spannweite			8,1959		
Interquartilbereich			,8377		
Schiefe		2,569	,073		
Kurtosis		7,232	,145		

**Nichtparametrische Rangvarianzanalyse der Perzeptdauer 5,0 Hz
Switch-Dauer 200 ms (n. Wilcoxon)**

Bedingung		N	Mittlerer Rang	Rang- summe		Perzeptdauer (s)
Extern getriggert –	Negative Ränge	659	613,35	404196,0		
	Positive Ränge	476	505,22	240484,0	Z*	-7,411
Spontan generiert	Bindungen	0			Asympt. Signifikanz	(2-seitig) ,000

Nichtparametrische Korrelationsanalyse zwischen Zeitpunkt Ende Switch und Perzeptdauer bei 5,0 Hz gesamtes Probandenkollektiv (n. Spearman)

			Zeitpunkt (s) Ende Switch [200 ms]	Perzeptdauer (s) bei Stimulusfrequenz 5,0 Hz
Spearman-Rho	Zeitpunkt (s) Ende Switch [200 ms]	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig) N	1,000 . 1135	,496(**) ,000 1135
	Perzeptdauer (s) bei Stimulusfrequenz 5,0 Hz	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig) N	,496(**) ,000 1135	1,000 . 1135

** Die Korrelation ist auf dem 0,01-Niveau signifikant (zweiseitig).

Nichtparametrische Korrelationsanalyse zwischen Zeitpunkt Ende Switch und Perzeptdauer bei 5,0 Hz selektives Probandenkollektiv (Nr. 3 - 10, 15 – 20) (n. Spearman)

			Zeitpunkt (s) Ende Switch [200 ms]	Perzeptdauer (s) bei Stimulusfrequenz 5,0 Hz
Spearman-Rho	Zeitpunkt (s) Ende Switch [200 ms]	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig) N	1,000 . 771	,688(**) ,000 771
	Perzeptdauer (s) bei Stimulusfrequenz 5,0 Hz	Korrelationskoeffizient Sig. (2-seitig) N	,688(**) ,000 771	1,000 . 771

** Die Korrelation ist auf dem 0,01-Niveau signifikant (zweiseitig).

Danksagung

Besonderer Dank gilt meinem Doktorvater Herrn Prof. Dr. Bernhard Hemmer, der es mir erst ermöglichte, das Ziel von der Idee, Umsetzung und Vollendung dieser Arbeit zu erreichen. Für die vielfältige Unterstützung in Rat und Tat möchte ich mich auch sehr bei Frau Dr. Afra Wohlschläger und Herrn PD Dr. Stefan Wagenpfeil bedanken.

Innigsten Dank möchte ich Herrn Dr. Rüdiger Ilg aussprechen. Für seine unendliche Geduld und profunde Hilfe sowie den freundschaftlichen Rückhalt in der Promotionsbetreuung zolle ich ihm größten Respekt. Ohne sein Esprit und die konstruktive Kritik in allen Belangen dieser Arbeit wäre diese nicht entstanden.

